www.e-rara.ch

Handbuch der physiologischen Botanik

Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne

Bary, Anton de

Leipzig, 1877

ETH-Bibliothek Zürich

Shelf Mark: Rar 30218: 3

Persistent Link: https://doi.org/10.3931/e-rara-74479

www.e-rara.ch
Die Plattform e-rara.ch macht die in Schweizer Bibliotheken vorhandenen Drucke online verfügbar. Das Spektrum reicht von Büchern über Karten bis zu illustrierten Materialien – von den Anfängen des Buchdrucks bis ins 20. Jahrhundert.

e-rara.ch provides online access to rare books available in Swiss libraries. The holdings extend from books and maps to illustrated material – from the beginnings of printing to the 20th century.

e-rara.ch met en ligne des reproductions numériques d'imprimés conservés dans les bibliothèques de Suisse. L'éventail va des livres aux documents iconographiques en passant par les cartes – des débuts de l'imprimerie jusqu'au 20e siècle.

e-rara.ch mette a disposizione in rete le edizioni antiche conservate nelle biblioteche svizzere. La collezione comprende libri, carte geografiche e materiale illustrato che risalgono agli inizi della tipografia fino ad arrivare al XX secolo.

Nutzungsbedingungen Dieses Digitalisat kann kostenfrei heruntergeladen werden. Die Lizenzierungsart und die Nutzungsbedingungen sind individuell zu jedem Dokument in den Titelinformationen angegeben. Für weitere Informationen siehe auch [Link]

Terms of Use This digital copy can be downloaded free of charge. The type of licensing and the terms of use are indicated in the title information for each document individually. For further information please refer to the terms of use on [Link]

Conditions d'utilisation Ce document numérique peut être téléchargé gratuitement. Son statut juridique et ses conditions d'utilisation sont précisés dans sa notice détaillée. Pour de plus amples informations, voir [Link]

Condizioni di utilizzo Questo documento può essere scaricato gratuitamente. Il tipo di licenza e le condizioni di utilizzo sono indicate nella notizia bibliografica del singolo documento. Per ulteriori informazioni vedi anche [Link]

Visual Library

Bibliothek

81 187. 3
Rar 30218:3
3

Legat
von Herrn Professor
Oswald Heer.

ETH-BIBLIOTHEK ZÜRICH

HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGISCHEN BOTANIK

IN VERBINDUNG MIT

A. DE BARY UND J. SACHS

HERAUSGEGEBEN VON

WILH. HOFMEISTER.

DRITTER BAND.

ANATOMIE DER VEGETATIONSORGANE DER GEFÄSSPFLANZEN

VON

A. DE BARY.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1877.

VERGLEICHENDE ANATOMIE

DER

VEGETATIONSORGANE

DER

PHANEROGAMEN UND FARNE.

VON

Dr. A. DE BARY,

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG.

MIT 241 HOLZSCHNITTEN UND EINEM NAMENREGISTER.



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1877.

Das Recht einer Uebersetzung in die französische und englische Sprache haben sich der Verfasser und der Verleger vorbehalten.

81 187:3

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

An die Leser.

Mit dem vorliegenden Bande soll das seit 1865 von dem verewigten Hofmeister herausgegebene Handbuch der physiologischen Botanik abgeschlossen sein. Wie das Vorwort zum I. Bande mittheilt, wurde der Plan des Buches im Jahre 1861 festgestellt und die nach dem damaligen Stande der Wissenschaft zu bearbeitenden Hauptabschnitte auf vier Bände und unter sechs Mitarbeiter vertheilt. Die Verabredungen waren derart getroffen, dass das Erscheinen der Bände in rascher Folge erwartet werden konnte. Die Sache kam aber anders. Von den Mitarbeitern traten zunächst zwei zurück, so dass, nachdem zuerst der IV., dann des II. Bandes erste Abtheilung erschienen war, im Jahre 1866 das Programm in der Vorrede des I. Bandes sämmtliche Bände an vier, die noch restirenden an drei Mitarbeiter vertheilt. Auch von diesen ist dann noch einer zurückgetreten. Nichtsdestoweniger wurde das Unternehmen nicht aufgegeben, die Bearbeitung der noch fehlenden Theile vielmehr von Hofmeister und dem Verfasser des vorliegenden Bandes übernommen.

Zu Anfang des verflossenen Jahres wurde Hofmeister von schwerer Krankheit betroffen. Er erlag derselben am 12. Januar d. J. Nach seinem Tode trat an die überlebenden Mitarbeiter die Frage nach dem Schicksal des Handbuchs heran. In dem Nachlass des Verstorbenen fanden sich zwar Vorarbeiten und Anfänge für die von ihm übernommenen Theile. Dieselben haben jedoch zu sehr den Charakter unvollendeter Entwürfe und Fragmente, als dass die Unterzeichneten einen Augenblick darüber im Zweifel bleiben konnten, dass ihre Publication weder dem Zwecke des Handbuchs noch den Intentionen ihres Verfassers entsprechen würde. Nach diesem Sachverhalt müssten also die rückständigen Theile jetzt von einem anderen Mitarbeiter übernommen werden. Auch wenn sich ein solcher sofort bereit fände, so müsste er seinerseits von vorn anfangen und die Fortsetzung des Handbuchs im besten Falle jahrelange

Verzögerung erfahren. Läge ein dringendes Bedürfniss vor, so würde der Versuch der Fortsetzung dennoch gemacht werden. In den seit Planung des Handbuchs verflossenen 16 Jahren hat sich aber der Stand unserer Wissenschaft geändert. Angesichts der heute vorhandenen Literatur ist eine neue Zusammenfassung der »Morphologie der Gefässkryptogamen« und der »geschlechtlichen Fortpflanzung der Phanerogamen« mindestens entbehrlich, eine separate Bearbeitung der »Algen«, wie sie anfangs projectirt war, kaum mehr möglich. Diese Gründe haben für den Abschluss des Handbuchs entschieden. Dasselbe soll, wie es jetzt vorliegt, folgende Eintheilung haben:

Band I. 1. Abtheilung. Die Lehre von der Pflanzenzelle von W. Hofmeister.

2. Abtheilung. Allgemeine Morphologie der Gewächse von Demselben.

Band II. Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten von A. de Bary.

Band III. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Gefässpflanzen von Demselben.

Band IV. Experimentalphysiologie der Pflanzen von Julius Sachs. —

Strassburg und Würzburg, im Juni 1877.

A. de Bary. J. Sachs.

Vorwort.

Die Bearbeitung des vorliegenden Bandes wurde vom Verfasser im Jahre 1865 begonnen, nachdem ein anderer Mitarbeiter des »Handbuchs«, welcher sie ursprünglich übernommen hatte, zurückgetreten war. Sie war ziemlich weit gediehen, als sie im Jahre 1867 in Folge anderer nothwendiger Beschäftigungen fast zwei Jahre lang ganz liegen bleiben musste, und erfuhr auch nachher durch die wechselnden dienstlichen Verhältnisse des Verfassers öftere und längere Unterbrechungen.

Die Aufgabe der Arbeit war eine Zusammenfassung der vorhandenen Kenntnisse über die »Anatomie der Vegetationsorgane der Gefässpflanzen«, wie es im Programm des Handbuchs lautete. Von Anfang an trat dabei die Nothwendigkeit zahlreicher Nachuntersuchungen hervor, denn die vorhandenen Angaben stammten aus sehr verschiedenen Zeiten und von sehr verschiedenen Autoren, und eine Beurtheilung und Sichtung der hiernach nothwendig vorhandenen Differenzen war nur auf Grund von Autopsie möglich. Dies führte zu vielen eigenen Untersuchungen; es ergaben sich neue Resultate und neue Fragen, die Arbeit dehnte sich bald über das ursprünglich beabsichtigte Maass hinaus. Und wenn dann ein Abschnitt glücklich fertig geworden, andere in Bearbeitung waren, kamen neue Publicationen

welche wiederum Aenderungen des Fertigen erheischten. Es stellte sich daher zuletzt die Nothwendigkeit heraus, um überhaupt etwas geben zu können, ein thatsächliches Ende der Danaidenarbeit nachträglichen Flickens und Corrigirens eintreten zu lassen, einen thatsächlichen Abschluss zu machen. Dies geschah vor ungefähr 3 Jahren; seither wurde im Wesentlichen nur die redactionelle Arbeit zu Ende geführt.

In diesem Gange der Arbeit mag zunächst mancherlei Ungleichmässigkeit der Ausführung ihre Erklärung und Entschuldigung finden. Sodann machte die so zu sagen erzwungene Herbeiführung des Abschlusses Einschränkungen nothwendig. In sachlicher Beziehung zuvörderst die Ausschliessung alles Paläontologischen und Pathologischen, unter letzterem Namen die Erscheinungen von Verwundung, Ueberwallung u. s. w. verstanden. Auch die kleinen Abschnitte über Abwurf, Laubfall u. dergl. blieben als minder wesentlich weg. Ferner musste eine Einschränkung eintreten in der Benutzung der neuesten Literatur. Manches in den letzten Jahren Erschienene ist zu meinem Bedauern, aber wissentlich und absichtlich unbenutzt geblieben, ich bitte dafür, unter Berufung auf die angegebenen Gründe, ausdrücklich um Entschuldigung.

Von der älteren Literatur habe ich vielleicht für Manche zu viel, für Andere zu wenig citirt. Aber auch hier stellt sich die Nothwendigkeit heraus, ein bestimmtes Maass zu halten, um überhaupt etwas fertig zu bringen. Ueber Pflanzenanatomie ist so unsäglich viel geschrieben worden, dass in einer Zusammenfassung fast zu jedem Worte ein oder mehrere Autoren citirt werden können. Dies durchzuführen, auch nur in dem Maasse wie es z. B. in dem Abschnitt Epidermis geschehen ist, bringt aber die Darstellung über die Grenzen der Geniessbarkeit hinaus und übersteigt auf die Dauer menschliche Geduld und Kräfte. Ich habe daher auch hier eingeschränkt und will eventuellen Reclamationen gegenüber gern ein für allemal zugeben, dass jedes Wort in diesem Buche schon früher seinen Autor, Drucker und Verleger gehabt hat. Auf die fundamentalen Arbeiten hoffe ich überall zur Genüge hingewiesen zu haben; doch sei noch zum Ueberfluss hervorgehoben, dass meine Hauptquellen und Fundamente die Arbeiten

Mohl's, Nägeli's, Sanio's, Th. Hartig's und aus neuester Zeit van Tieghem's sind, auch da, wo etwa versäumt sein sollte, dies ausdrücklich zu sagen. — Die Bekanntschaft mit Sachs' Lehrbuch setze ich voraus; wo dasselbe citirt und nichts anderes angegeben wird, ist immer die 4. Auflage gemeint.

Die alte Literatur ist nur soweit unbedingt nothwendig erwähnt, weil Geschichte der Pflanzenanatomie zu schreiben ausserhalb der gestellten Aufgabe liegt. In Sachs' Geschichte der Botanik, Treviranus' Physiologie, Meyen's Phytotomie und System der Pflanzenphysiologie wird der Leser das hier Fehlende finden.

Plan und Gang der Darstellung sind in der Einleitung näher bezeichnet. Das Buch beschäftigt sich in erster Linie mit dem thatsächlichen fertigen Bau der höhern Gewächse, und behandelt die Entwickelungsgeschichte nur als Hülfsmittel. Es ist hierbei nicht verkannt worden, dass die Darstellung der fertigen Zustände nur auf entwickelungsgeschichtlicher Grundlage geschehen kann, weil ja das, was man fertig nennt, nichts weiter ist als ein vorgeschrittener Abschnitt der gesammten individuellen Entwickelungsbewegung. Es muss daher auch auf frühere Entwickelungsstadien selbstverständlich immer hingewiesen und an solche angeknüpft werden. Es war aber um so mehr die Aufgabe dieser Arbeit, jenes Entwickelungsstadium, welches man fertig nennt, möglichst in den Vordergrund zu stellen, als die derzeit dominirende Vorliebe für die früheren Stadien vielfach dahin geführt haben, dass über das voir venir die Dinge selbst, die da kommen sollen, vernachlässigt werden.

Ich weiss nur zu gut, wie weit das Buch hinter dem Ziele zurückbleibt, welches sein Titel bezeichnet. Der Name Vorarbeiten, Prodromus einer vergleichenden Anatomie, würde der Leistung besser entsprechen. Jener Titel wurde nur der Kürze halber vorgezogen, und in der Erwägung, dass ja jede Arbeit der Vorläufer einer bessern sein soll. —

Die meisten Abbildungen sind vom Verfasser nach der Natur auf Holz gezeichnet; bei den Copien und aus andern Büchern entlehnten die Quelle jedes-

mal angegeben. Meinem verehrten Collegen Sachs bin ich besonders dankbar für die Erlaubniss, die Holzschnitte seines Lehrbuchs zu verwenden, und ich würde von derselben noch ausgedehnteren Gebrauch gemacht haben, wenn nicht eine Anzahl der hier gegebenen Abbildungen schon vor dem Erscheinen der früheren Auflagen des Lehrbuches fertig geschnitten gewesen wäre. Ich darf diesen Ausdruck des Dankes wohl ohne Anmassung nicht nur in des Verfassers, sondern auch in des Lesers Namen darbringen; und, ebenfalls in Beider Namen, den andern, für die Herstellung des Namenregisters hinzufügen, welche Dr. von Rostafinski in Krakau ausgeführt hat.

Schiesslich seien zwei durch meine Schuld eingetretene Versehen in der Paragraphenbezeichnung hier berichtigt: Seite 144 soll §. 32 statt 31 stehen und S. 348, unter Fig. 157: §. 102. —

Strassburg, den 15. Juni 1877.

A. de Bary.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 1

Erster Theil. Die Gewebearten.

Capitel I. Zellengewebe.

§ 1. Allgemeine Vorbemerkungen 29

Abschnitt I. Epidermis.

§ 2. Allgemeine Definitionen 31

1. Gliederung der Epidermis.

§ 3. Bezeichnung der Bestandtheile 32
§ 4. Epidermiszellen 32
§ 5. Spaltöffnungen 36
§ 6. Luft- und Wasserspalten 48
§ 7. Luftspalten 48
§ 8. Wasserspalten 54
§ 9. Lücken der Epidermis 57
§ 10. Haarbildungen 58

2. Structur der Epidermiselemente.

a. Protoplasma und Zellinhalt.

§ 11. Epidermiszellen 70
§ 12. Spaltöffnungen 71
§ 13. Haarbildungen 71

b. Wandstructur.

§ 14. Cellulosemembranen 74
§ 15. Ein- und Auflagerungen 77
§ 16. Schleim, Cuticula, Cuticularschichten 77
§ 17. Wachs 86
§ 18. Restio diffusus 93
§ 19. Hautdrüsen 93
§ 20. Bestäubte Haare 105
§ 21. Digestionsdrüsen 106
§ 22. Verkieselung, Verkalkung, Cystolithen 108
§ 23. Kalk-Auflagerungen 113

Abschnitt II. Kork.

§ 24. Entstehung und Bau des Korkes 114

Abschnitt III. Parenchym.

§ 25. Dünnwandige Formen 121
§ 26. Collenchym, Sklerotische Zellen 126
§ 27. Endodermis (Schutzscheide) 129

Seite

Capitel II. Sklerenchym.

§ 28. Allgemeines 133
§ 29. Kurzes Sklerenchym, Steinsklerenchym 134
§ 30. Sklerenchymfasern 136

Capitel III. Secretbehälter.

§ 31. Uebersicht 141
§ 32. Krystallschläuche 144
§ 33. Schleimführende Schläuche 150
§ 34. Harz- und Gummiharzschläuche 152
§ 35. Gerbstoffschläuche 160

Capitel IV. Tracheen.

§ 36. Uebersicht 161
§ 37. Faserige Wandverdickung 163
§ 38. Hoftüpfel 165
§ 39. Querbalken 170
§ 40. Tracheiden 172
§ 41. Gefässe 173
§ 42. Inhalt der Tracheen, Thyllen 177

Capitel V. Siebröhren.

§ 43. Angiospermen 179
§ 44. Gymnospermen und Farne 188

Capitel VI. Milchröhren.

§ 45. Der Milchsaft 191
§ 46. Die Röhren 195
§ 47. Gegliederte Röhren 198
§ 48. Ungegliederte Röhren 199
Geschichte. Allgemeines 204

Capitel VII. Anhang. Intercellularräume.

§ 49. Allgemeines, Entwickelung 209
§ 50. Intercellulare Secretbehälter 210
§ 51. Intercellulare Luft- und Wasserbehälter 220
§ 52. Diaphragmen 227
§ 53. Innere Haare 230

Zweiter Theil. Anordnung der Gewebearten.

Erste Abtheilung. Primäre Anordnung.

§ 54. Allgemeines. Epidermis. Hypoderma 235

Capitel VIII. Anordnung der Tracheen und Siebröhren.

1. Ausserhalb der Gefässbündel.

§ 55. Zerstreute Tracheiden 236
§ 56. Tracheidenhülle von Luftwurzeln 237
§ 57. Zerstreute Siebröhren 241

2. Gefässbündel.

§ 58. Allgemeines 242

Seite

A. Anordnung der Gefässbündel

a. in der Wurzel.

§ 59. 243

b. im einzelnen beblätterten Stamm.

§ 60. Allgemeine Regeln 243
I. § 61. Dicotyledonen-Typus. Dicotyledonen 246
Gymnospermen 255
II. § 62. Anomale Dicotyledonen. Markständige Bündel 258
§ 63. Rindenständige Bündel 266
III. § 64. Palmentypus; Einfacher 271
§ 65—67. Modificationen des Palmentypus 274
§ 68. Monocotyle Keimpflanzen. Aroideen 277
IV. § 69. Commelineen-Typus 279
V. § 70—71. Anomale Monocotyledonen 284
VI. § 72. Phanerogamen mit axilem Strang 287
VII. § 73. Farnartige Pflanzen. Allgemeines 289
§ 74. Equisetum 290
§ 75. Osmundaceen 290
§ 76. Isoëtes 291
§ 77. Psilotum und Lycopodium 291
§ 78. Selaginella 292
§ 79. Filices und Hydropteriden. Allgemeines 294
§ 80—83. Axiler Strang. Bündelrohr 294
§ 84. Concentrische Bündelringe 300
§ 85—87. Mark- und rindenständige Bündel 302

c. Bündelverlauf in Blättern und Laubausbreitungen.

§ 88. Knoten, Stipulae 307
§ 89. Blattstiel 310
§ 90. Lamina. Nervation 310
§ 91. Flächenausbreitung der Bündel 311
§ 92. Stellung im senkrechten Durchschnitt 317
Anm. Verbreitung der Nervationsformen 318

d. Verbindung der Bündel verschiedener Spross- und Zweigordnungen.

§ 93. Allgemeines 319

I. Gleichnamige Verzweigung beblätterter Stengel.

I. Normale Zweige.

§ 94. Dicotyledonen- und Gymnospermen-Typus 319
§ 95. Andere Phanerogamen 323
§ 96. Farngewächse 324

II. Adventivsprosse.

§ 97. 327

II. Wurzeln.

§ 98. 327

B. Bau des Gefässbündels.

§ 99. Allgemeines 328

1. Bündelstämme.

§ 100. Uebersicht 330
§ 101. Collaterale Bündel 331
§ 102. Bündel der Cycadeen- und Isoëtenblätter 348
§ 103. Bicollaterale Bündel 351
§ 104—105. Concentrische Bündel 352
§ 106. Concentrische Bündel der Farne 355
§ 107. Radiale Bündel 361

Seite

§ 108. Radiale Bündel typischer Wurzeln 365
§ 109. Wurzelbündel abweichenden Baues 379
§ 110. Unvollkommene und rudimentäre Bündelstämme 381

2. Bündel-Enden und -Verbindungen.

§ 111. Endigungen in der Rinde und den Laubausbreitungen 386
§ 112. Besonderheiten der Coniferenblätter 395
§ 113. Endigungen in Wurzeln und Haustorien 398
§ 114. Bündelverbindungen 401

C. Entwickelungsgeschichtliches.

§ 115. Entwicklung des einzelnen Bündels 404
§ 116. Entwicklung des Bündelsystems im Stengel. Succession der Bündel. Morphologischer Ort 408
§ 117. Entwicklung der Seitenwurzeln 413
Schlussanmerkung 416

Capitel IX. Anordnung des primären Parenchyms.

§ 118. Allgemeines 418
§ 119. Mark, Markstrahlen, Aussenrinde 418
§ 120. Blattstiele, Blattrippen 421
§ 121. Blattlamina (Mesophyll, Diachym) 422
§ 122. Wurzelrinde, Wurzelhaube 428
§ 123. Parenchymscheiden, Endodermis, Stärkeschicht. — Pleromscheide . . 430

Capitel X. Sklerenchym und sklerotische Zellen.

§ 124. Allgemeines 433
§ 125. Faserschichten und -Stränge 433
§ 126. Einzelfasern 439
§ 127. Kurze Sklerenchymelemente 441
§ 128. Dornen, Stacheln, Warzen 441
§ 129. Sklerotische Elemente der Farne 442

Capitel XI. Secretbehälter.

§ 130. 446

Capitel XII. Milchröhren.

§ 131. 447

Capitel XIII. Anordnung der Intercellularräume.

§ 132. Luftführende Räume 454
§ 133. Intercellulare Secretbehälter 455

Zweite Abtheilung. Secundäre Veränderungen.

Capitel XIV. Secundäres Dickenwachsthum der normalen Dicotyledonen-Stämme und -Wurzeln.

I. Cambium. Secundärer Zuwachs.

§ 134. Entstehung des Cambium im Stamm. Zwischenstränge 468
§ 135. Gliederung des secundären Zuwachses im Stamm 472
§ 136. Cambium und Jungzuwachs 475
§ 137. Gesammtanordnung der secundären Elemente im Querschnitt 483

Seite
§ 138. Längsverlauf derselben 485
§ 139. Cambium und Secundärzuwachs der Wurzeln 487

II. Holzkörper.

1. Gliederung und Gestalt der Zuwachszonen.

§ 140. 490

2. Die Gewebe des secundären Holzes.

§ 141. Uebersicht 493
§ 142. Tracheen 493
§ 143. Holzfasern 496
§ 144. Zellen 499
§ 145. Krystallschläuche, Milchröhren 502
Krit. Anmerkung 502

3. Vertheilung der Gewebe im Holz.

§ 146. Allgemeines 503

a. § 147. Markstrahlen 504
§ 148. Markflecke 507

b. Holzstränge.
§ 149. Normale Holzstränge 508
§ 150. Besondere Formen 513

c. Abänderung der Gewebe im Jahresring.
§ 151. 515

d. Normale Verschiedenheiten successiver Zuwachszonen.
§ 152. Innerster Ring. Markscheide 519
§ 153. Successive Grössenzunahme der Elemente 520
§ 154. Splint und Kernholz 523

e. Individuelle und locale Abänderungen.
§ 155. Differenzen nach der Stärke des Jahresrings 527
§ 156. Undeutliche Ringgrenzen 528
§ 157. Individuelle Variationen 529

f. Verschiedenheiten ungleichnamiger Glieder.
§ 158. Stamm, Aeste, Wurzeln 530
§ 159. Fleischige Wurzeln 531

III. Bast.

§ 160. Allgemeines 534
§ 161. Gewebearten des Bastes 535
§ 162. Parenchym. Siebröhren 536
§ 163. Milchröhren 540
§ 164. Secretführende Gänge und Schläuche 541
§ 165. Sklerenchym. Bastfasern 542
§ 166. Krystallschläuche 544
§ 167. Abänderungen nach den successiven Zonen, Individuen etc. 546

Capitel XV. Secundäre Veränderungen ausserhalb der Zuwachszone.

§ 168. Mark 548
§ 169. Aussen von der Cambiumzone liegende Theile 550
§ 170. Epidermis 550
§ 171. Rindenparenchym. Dilatation. Nachträgl. Sklerose 551
§ 172. Siebröhren, Sklerenchym, Secretschläuche 557
§ 173. Desorganisationserscheinungen 558

Periderma.

§ 174. Entwicklung und Gliederung der Periderme 560
§ 175. Oberflächen-Periderm 563

Seite

§ 176. Innere erste Peridermbildung 566
§ 177. Wiederholte innere Periderme. Borke 570
§ 178. Combinationen der verschiedenen Peridermbildungen an Gehölzen . . 573
§ 179. Lenticellen 575

Capitel XVI. Anomaler Dickenzuwachs bei Dicotyledonen und Gymnospermen.

§ 180. Allgemeines. Excentrische Stämme und Wurzeln 582
§ 181. Uebersicht der Zuwachsanomalien 583
§ 182. Anomale Gewebevertheilung bei normalem Cambium, Senega-Wurzel . 585
§ 183. Rankende Bignoniaceen 586
§ 184. Phytocrene 591
§ 185. Malpighiaceen, Apocyneen, Asclepiadeen, Celastrus, Tournefortia . . . 593
§ 186. Siebröhren im Holze: Strychnos, Dicella 594
§ 187. Cambium an der Innenseite der Holzkörper: Tecoma radicans 597
§ 188. Partielle Cambien und Holzringe der Sapindaceen 598
§ 189. Desgl. bei den Calycantheen, Melastomeen 601
§ 190. Desgl. im Rheum-Rhizom 602
§ 191. Successive erneute Zuwachszonen 603
§ 192. Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctagineen, Mesembryanthema, Tetragonieen 607
§ 193. Anomale Dilatation des alten Parenchyms. Intercalare Zuwachszonen bei Lianenstämmen 618
§ 194. Desgl. bei Wurzeln, Convolvulaceen etc. 623
§ 195. Cycadeen 625
§ 196. Welwitschia 631

Capitel XVII. Secundärer Dickenzuwachs des Stammes und der Wurzeln von Monocotyledonen und Kryptogamen.

§ 197. Stamm von Dracaeneen, Aloineen, Beaucarnea 636
§ 198. Dioscoreaceen-Knollen 640
§ 199. Dracaeneen-Wurzeln 641
§ 200. Isoëtes-Stamm 641
Register der Pflanzennamen 644

Einleitung.

Der Körper der Pflanze baut sich auf aus Formtheilen bestimmter gegenseitiger Stellung, Succession, Structur und Wachsthumsrichtung, welche wir mit alleiniger Rücksicht auf diese ihre Betheiligung beim Aufbau als seine Glieder[1]) bezeichnen. Die Untersuchung lehrt uns Glieder verschiedener, bei den Pflanzen complicirteren Aufbaues zahlreicher Ordnungen kennen: Wurzeln und beblätterte Sprosse; Internodien, Blätter, Segmente und Meristemschichten, Zellcomplexe, endlich die einzelne, wiederum in Glieder zerlegbare Zelle.

Jedes Glied jeglicher Ordnung wird in dem Maasse, als es sich ausbildet, bestimmten physiologischen Arbeiten angepasst; es wird zum Werkzeug, zum Organ dieser Arbeit. Der Gliederung entsprechend sind auch Organe verschiedener Ordnung — einfachere und successive zusammengesetztere zu unterscheiden. Indem ein Organ sich bestimmter Leistung anpasst, erhält es bestimmte, von denen anderer Organe verschiedene Eigenschaften der Gestalt und des Baues.

Die Darstellung und Erklärung der gesammten Erscheinungen der Gestaltung und des Baues ist Aufgabe der Morphologie. Nach den beiden hervorgehobenen Gesichtspunkten ist zu unterscheiden die Morphologie der Gliederung und die Morphologie der Organe. Jene hat sich, streng abgegrenzt, mit den Erscheinungen und Gesetzen zu beschäftigen, nach welchen sich der Organismus aus den Gliedern verschiedener Ordnung aufbaut; die Morphologie der Organe mit den Eigenschaften des Baues und der Gestaltung, durch welche die Glieder zu Organen werden, und mit der Unterscheidung der Organe verschiedener Ordnung nach denselben. Die Morphologie der Organe setzt die der Gliederung streng genommen als bekannt voraus, weil die Anlegung eines Gliedes seiner Ausbildung zum Organe vorhergehen muss. Thatsächlich lässt sich allerdings eine strenge Trennung beider Disciplinen kaum durchführen, weil beide mit demselben Material arbeiten und dieses aus dem Gebiete der einen in das der andern ohne scharfe Unterbrechung übergeht.

Der Gegenstand des vorliegenden Buches ist ein nach Zweckmässigkeitsrücksichten abgegrenzter Theil der Morphologie der Organe der Pflanzen. Es soll nach dem Programme des Handbuchs, von welchem es einen Abschnitt bildet, die »Anatomie der Vegetationsorgane der Gefässpflanzen« behandeln, beschäftigt sich daher nur mit diesen letzteren, den Phanerogamen und Pteridophyten, d. h. den farnartigen Gewächsen im weitesten

1) S. Sachs, Lehrb. p. 152.

Sinne des Wortes. Es setzt ferner die äussere, ohne anatomische Untersuchung erkennbare Gestaltung der Organe höherer Ordnung, der Laubsprosse, Wurzeln u. s. w., mit denen es sich befasst, als aus anderen Disciplinen bekannt voraus und behandelt lediglich ihren innern Bau; es beschränkt sich endlich auf die Vegetationsorgane. Auf Grund der oben dargelegten Gesichtspunkte, zu welchen noch Rücksichten auf den zugemessenen Raum hinzutreten, hat es die Morphologie der Gliederung — allgemeine Morphologie der Pflanze und allgemeine Zellenlehre nach anderweitigem Sprachgebrauche — ebenfalls als bekannt vorauszusetzen und nur soweit nöthig zu berühren.

Indem die Untersuchung sich erstreckt über drei grosse Hauptabtheilungen des Pflanzenreiches, hat sie die Aufgabe, die Erscheinungen, in welchen die Repräsentanten dieser Abtheilungen übereinstimmen oder verschieden sind, vergleichend darzustellen, also eine vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane zu geben.

Vegetationsorgane nennt man bei den Pflanzen die Gesammtheit derjenigen Organe, welche nicht Fortpflanzungsorgane sind, d. h. nicht der (ungeschlechtlichen oder geschlechtlichen) Keimbildung oder ihrer unmittelbaren Vorbereitung dienen, welche also die gesammten Arbeiten der Erhaltung des physiologischen Individuums übernehmen und sich eventuell in dieselben theilen.

Bei den in Rede stehenden, stets in reicher Abstufung gegliederten Pflanzen finden sich Glieder jeder Art und jeder Ordnung zu Vegetationsorganen ausgebildet. Von den äusserlich vortretenden höchster Ordnung die Wurzeln, die Laubsprosse, ihre Internodien und Blätter; von successive niederen Ordnungen angehörigen bestimmte Zellcomplexe und endlich Einzelzellen oder ihre Umwandlungsproducte. Die Untersuchung lehrt aber, dass die Anpassung an und Theilung in die vegetativen Arbeiten, die Ausbildung also zu Organen bestimmter Leistung und diese anzeigender Structur, bei weitem am reichsten und schärfsten durchgeführt ist für die Glieder niederer Ordnungen, Zellen und Zellcomplexe, resp. deren Umwandlungsproducte. Diese sind es, welche sich zunächst in die vegetativen Arbeiten theilen und nach denselben charakteristische Gestalt und besonders Structur erhalten. Ein aus ihnen aufgebautes Glied höherer Ordnung ist nur in soweit Vegetationsorgan höherer Ordnung, als es aus ihnen besteht. Der für ein solches Organ charakteristische Bau wird bestimmt durch den Bau und die Vertheilung der Organe niederer Ordnung, welche es zusammensetzen. Der in Rede stehende vegetative Bau ist nicht allgemein an bestimmte Glieder höherer Ordnung gebunden. Gleichnamige Glieder werden allerdings sehr oft zu gleichnamigen Organen; die Functionen des Laubes, Kohlenstoffassimilation, Transpiration u. s. w., sind z. B. meistens Blättern übertragen, die meisten Wurzeln sind einander in beiderlei Beziehung gleich. Andrerseits ist aber auch der umgekehrte Fall nicht selten, ungleichnamige Glieder gleichnamige Organe. An den Laubfunctionen nehmen ausser den Blättern bei vielen Pflanzen auch die zu jenen gehörigen Internodien Theil; bei andern, mit »blattartigen« Stengeln geht die Function und der entsprechende Bau den Blättern verloren und an die Internodien über. Trapa natans hat einen Theil des Laubblattstiels zum Schwimmapparat ausgebildet; dieselbe Function und entsprechenden Bau übernehmen bei schwimmenden Desmanthus-Arten die Stengelinternodien, bei Jussiaea-Arten bestimmte Wurzeln.

Auf Grund dieser Erfahrungen hat die Darstellung des Baues der Vegetationsorgane von der Betrachtung jener einfacheren, zunächst der Zellen auszugehen. Indem sich an die Untersuchung der einzelnen die ihrer Verbindung mit andern und ihrer Anordnung zu Complexen verschiedenen Grades nothwendig anschliesst, ergibt sich successive der Bau der aus diesen Complexen zusammengesetzten Organe.

Die als bestimmte Vegetationsorgane charakterisirten Zellen oder Umwandlungsproducte solcher kommen bei den in Rede stehenden Pflanzen selten einzeln zwischen ungleichartigen, vorwiegend zu grössern Gruppen oder Complexen gleichartiger verbunden vor. Man nennt einen gemeinsam wachsenden Zellverband im Allgemeinen Gewebe (tela, contextus; ἱστίον in der Wortzusammensetzung)[1]. Jedes durch bestimmte Eigenschaften charakterisirte und vor andern ausgezeichnete Gewebe wird als eine Gewebeform oder wohl besser Gewebeart bezeichnet. Für die einzelne einem Gewebe angehörige Zelle oder jeden von einer solchen abstammenden Formbestandtheil sei der Ausdruck Gewebeelement hier beibehalten. Gewebeelemente, welche einzeln zwischen ungleichartigen (idioblastisch nach Sachs' Terminologie) vorkommen, stimmen in ihren Eigenschaften meist mit andern, in gleichartigem Verbande befindlichen überein, sie sind alsdann mit letztern der gleichen Gewebeart zuzurechnen. Dem entsprechend werden endlich solche Gewebeelemente, welche nur als Idioblasten auftreten, wie z. B. manche Milchröhren, mit einander eine besondere Gewebeart bilden. Als eine Gewebeart ist hiernach zusammenzufassen die Gesammtheit aller durch bestimmte gleichartige Eigenschaften übereinstimmender Gewebeelemente, sowohl idioblastischer als mit gleichartigen verbundener.

Aus Vorstehendem ergibt sich der in diesem Buche befolgte Gang der Darstellung. Dasselbe beschäftigt sich zunächst mit der Charakterisirung und Unterscheidung der als Vegetationsorgane fungirenden Gewebearten, sodann mit ihrer Gruppirung und Anordnung in und zu den Gliedern resp. Organen höherer Ordnung. Bei diesem Gange der Darstellung tritt allerdings eine Schwierigkeit ein und diese kann nur durch Feststellung einer einigermassen willkürlichen Grenzlinie überwunden werden. Die als vegetative Organe fungirenden Gewebe setzen sich vielfach bei den in Rede stehenden Pflanzen auch in solche höhere Glieder fort, welche ihrer wesentlichsten Anpassung nach Fortpflanzungsorgane sind. Das als Prothallium fungirende Glied vieler Farne ist grösstentheils aus chlorophyllhaltigem Parenchym, ähnlich dem der Laubblätter aufgebaut. Dieselbe Gewebeart, nebst Gefässen, Gefässbündeln u. s. w. nimmt Theil an dem Aufbau der Blüthentheile vieler Phanerogamen u. s. f. Manche Eigenthümlichkeiten der vegetativen Gewebe treten an diesen Orten auf, weit weniger allerdings in den Eigenschaften der einzelnen Gewebeelemente als in der Anordnung derselben. Da diese Eigenthümlichkeiten zunächst mit der generativen Anpassung in Beziehung stehen, so wird ihre Betrachtung auch im Zusammenhange mit dieser am Platze und hier auszuschliessen sein. Bei scharf abgegrenzten Gliederungsabschnitten ergibt sich die thatsächlich zu ziehende Grenze von selbst; die Betrachtung der Farnprothallien z. B. wird hier Nie-

1) Vgl. Unger, Anatomie, p. 138. Sachs, Lehrb. p. 70.

mand erwarten. Bei den Phanerogamen dagegen findet vielfach ein allmählicher Uebergang zwischen rein vegetativen und Fortpflanzungsorganen statt. Um hier der Nothwendigkeit einer bestimmten Abgrenzung der zu behandelnden Gegenstände zu genügen, ist Alles, was zur Blüthe und zu eigenartigen Inflorescenzen und Inflorescenztheilen gerechnet wird, von der Betrachtung ausgeschlossen.

Wie schon angedeutet wurde, ist die Sonderung der Gewebearten eine mit der Fertigbildung eines Pflanzentheils eintretende Erscheinung. Ursprünglich sind die Zellen eines Theils zwar nach Gestalt und Theilungsrichtungen in bestimmten Beziehungen verschieden, übereinstimmend dagegen in ihrem Bau und darin, dass sie bei mässiger Volumenzunahme successive Theilungen eingehen, deren Endproducte sich zu den Gewebeelementen ausbilden. Nach diesen Theilungserscheinungen werden solche Zellcomplexe Meristem genannt, insofern sie die erste Anlage eines Gliedes bilden, ursprüngliches, Ur-Meristem[1]). Die Zellen des Meristems sind ihrem Bau nach ausgezeichnet durch zarte, homogene (nur in bestimmten Ausnahmefällen mit flacher Tüpfelung verdickte) Membran und homogen-feinkörnigen Protoplasmakörper mit Zellkern, ohne weitere erkennbare Formbestandtheile. Sie stehen in Folge der andauernden Theilungen mit einander überall in lückenlosem Verbande.

Die Theilungen gehen in jedem Meristemabschnitte durch eine bestimmte Zahl von Ordnungen fort, um dann allmählich zu erlöschen, und in dem Maasse, als letzteres geschieht, nehmen die als Glieder des Meristems angelegten Zellen die Eigenschaften an, nach welchen die ferneren Gewebearten unterschieden werden: erhebliche Volumenvermehrung, Structur- und Gestaltveränderungen, welche letztere theilweise Lösung des ursprünglich lückenlosen Verbandes, Entstehung vom Intercellularräumen zur Folge haben können.

Die aus dem Meristem hervorgehenden Gewebeelemente erhalten in Form, Structur u. s. w. einen im Vergleich zu jenen hohen Grad von Beständigkeit. Man hat sie hiernach als Dauergewebe, Standgewebe, fertige Gewebe bezeichnet. Fasst man den Begriff von Gewebe in dem oben angegebenen allgemeinen Sinne, so fällt natürlich auch das Meristem unter denselben; man unterscheidet also das Meristem, Neubildungsgewebe einer- und die Standgewebe andererseits als zwei Hauptkategorien der Gewebe. Der Kürze des Ausdruckes halber wird aber auch die Bezeichnung Gewebe für die Standgewebe schlechthin und im Gegensatz zum Meristem gebraucht. In diesem Sinne und mit Bezugnahme auf die vorstehende Erläuterung soll in Folgendem von den vegetativen, als Vegetationsorgane dienenden Geweben die Rede sein.

Die vergleichende Untersuchung zeigt, dass die Zellen des Meristems in den allgemeinen Eigenschaften ihres Baues überall in hohem Grade übereinstimmen, und dasselbe gilt von den Haupterscheinungen des Vegetationsprocesses bei den uns beschäftigenden Pflanzen. Dieser Uebereinstimmung ihres Ursprungs und ihrer functionellen Anpassung entsprechend finden sich auch

---

1) Nägeli, Beiträge, I, p. 2. — Schleiden (Grundz. 3. Aufl. I, 253) und Karsten (Veg. Org. d. Palmen) begreifen dieselben unter dem vieldeutigen Namen Cambium, Unger (Anat. u. Physiol. 180) nennt sie Bildungszellen, Schacht (Pflanzenzelle, p. 165) Urparenchym.

die Gewebearten in dem ganzen uns beschäftigenden Gebiete ihren Haupteigenschaften nach übereinstimmend, unbeschadet zahlreicher Modificationen nach den Specialfällen, und kehren überall die nämlichen, wenig zahlreichen Gewebearten wieder.

Die Gewebeelemente jeder Art gehen aus den Zellen des Meristems hervor, jedes hat ursprünglich die Eigenschaften einer Zelle. Mit der definitiven Ausbildung tritt nun zunächst der Hauptunterschied ein, dass die einen zeitlebens den Bau und alle charakteristischen Eigenschaften typischer Zellen *behalten*, die anderen die Zellqualitäten *verlieren*. Erstere gliedern sich also in ringsum geschlossene Zellmembran, thätiges Protoplasma mit Zellkern und Zellinhalt, sie behalten die Fähigkeit selbständigen Wachsthums und bleiben theilungsfähig; in Folge letzterer Eigenschaft kann aus ihnen selbst wiederum Meristem werden, welches im Gegensatze zu dem ursprünglichen als secundäres oder *Folgemeristem* (Nägeli l. c.) unterschieden wird. Die anderen verlieren mit ihrer Ausbildung die Fähigkeit der Zelltheilung und des selbständigen Wachsthums; in der Regel hören sie überhaupt zu wachsen auf, in manchen Fällen findet ein andauerndes wirkliches Wachsen solcher Elemente in Folge ihrer Ernährung durch benachbarte Zellen statt. In ihrem Bau wird das Aufgeben der Zellqualität angezeigt dadurch, dass der Protoplasmakörper entweder gänzlich verschwindet und durch andere Körper, meist Luft oder Flüssigkeiten, ersetzt wird, oder dass er nach den Einzelfällen verschiedene charakteristische Veränderungen erfährt. Letzteres ist mit specieller Rücksicht auf die Siebröhren gesagt, von deren Inhalt zweifelhaft bleibt, ob er Protoplasma ist oder nicht. Die Zellmembranen der in Rede stehenden Elemente bleiben ganz oder grossentheils erhalten.

Nach den angegebenen Verschiedenheiten, welche in den nachfolgenden Einzelbetrachtungen weiter auszuführen sein werden, sondern sich die Gewebe also in solche, welche aus *Zellen* (Cellulae) dauernd bestehen, und solche, deren Elemente Abkömmlinge, Derivate, Producte der Umwandlung, *Metamorphose* von Zellen sind. Je nach ihrer Gestalt und ihren sonstigen Eigenschaften werden solche als *Röhren* (Tubi, Tubuli), *Schläuche* (Utriculi), *Fasern* (Fibrae) bezeichnet und von den Zellen unterschieden werden.

Die meisten Gewebelemente jeder Art werden durch Umwandlung von Meristemzellen direct und rasch gebildet. Ausnahmen hiervon treten nur insofern ein, als in bestimmten Fällen Zellen, nachdem sie längere Zeit — selbst Jahre lang — als solche fungirt haben, *nachträglich* in eine andere Gewebeform übergehen können. Es findet dies statt bei der in Cap. II und XV. zu besprechenden nachträglichen Sklerenchymbildung.

Von dieser *nachträglichen Gewebemetamorphose* ist zu unterscheiden das *Absterben* und die mit demselben eventuell verbundenen Veränderungen, welche in bestimmten anderen Fällen in den Geweben eintreten, wie das Absterben älterer Haare, Korkzellen, Zellen des Markes vieler Pflanzen, der Elemente der Borke und des alten Holzes der Dicotylen u. s. w.; Erscheinungen, welche an der eintretenden Zerstörung, Verwitterung u. s. w. von denen der Gewebemetamorphose meistens leicht unterschieden werden können.

Nach den vorausgeschickten Erwägungen hat die Unterscheidung der als Vegetationsorgane fungirenden Gewebearten und die Eintheilung ihrer Betrach-

tung sich in erster Linie zu gründen auf ihren Bau, d. h. den Bau der einzelnen Gewebeelemente und die Verbindung dieser mit einander — sowohl mit gleichnamigen als mit ungleichnamigen. Dass bestimmte Eigenthümlichkeiten und Verschiedenheiten des Baues jeweils mit bestimmten Entwicklungserscheinungen im Zusammenhang stehen, ist bei organisirten Körpern selbstverständlich. Nicht minder, dass Verschiedenheiten des Baues der Regel nach auch mit bestimmten Verschiedenheiten der Form der einzelnen Gewebeelemente in Correlation stehen. Die Erfahrung lehrt aber, dass zwischen Form und Bau eine constante Beziehung nicht, wenigstens nicht überall besteht und dass, im Gegensatz zu älteren, in erster Linie die Form der Elemente berücksichtigenden Eintheilungen, diese bei der Unterscheidung von untergeordneter Bedeutung ist.

Nach den dargelegten Grundsätzen sind derzeit folgende Hauptarten vegetativer Gewebe zu unterscheiden.

I. Zellengewebe, d. h. die aus bleibenden typischen Zellen bestehenden; mit den Haupt-Unterarten: Epidermis, Kork, Parenchym. II. Sklerenchym. III. Secretbehälter. IV. Tracheen. V. Siebröhren. VI. Milchröhren. Der Betrachtung der Gewebe schliesst sich zweckmässiger, wenn auch nicht nothwendiger Weise, eine gesonderte Besprechung der Intercellularräume an.

An die Betrachtung der einzelnen Gewebe-Arten und -Unterarten für sich knüpft sich allenthalben die ihrer Anordnung zu Verbänden verschiedener Ordnung — zu den Vegetationsorganen successive höherer Ordnungen an, derart dass beiderlei Betrachtungsweisen nirgends ganz vollständig von einander getrennt werden können.

Ihrer Gestalt nach sind Verbände jeglicher Ordnung zu unterscheiden in Schichten, Stränge, Massen (Gruppen, Nester) — Ausdrücke, deren Sinn sich aus der allgemeinen Wortbedeutung ergibt und für welche eine schärfere Definition hier weder nothwendig noch möglich ist. Insofern eine (einfache oder mehrfache) Schicht ungleichnamige Gewebe umgibt, wird sie in Beziehung zu diesen als Scheide bezeichnet. Gewebecomplexe irgend welcher Art und Ordnung können mit einander auf weite Strecken oder durch den ganzen Pflanzenkörper in ununterbrochenem Zusammenhange stehen. In sofern dieses der Fall ist, sagt man, sie bilden mit einander ein System. Ein System irgend welcher Ordnung kann sich sowohl aus Systemen niederer Ordnungen aufbauen, als auch mit anderen zu Systemen höherer Ordnung zusammentreten. Das System der Gefässbündel z. B. setzt sich bei den meisten Pflanzen zusammen aus dem der Siebröhren und dem der Tracheen; jedes der beiden letztern ist ein System für sich, beide treten in der Regel zu dem genannten System höherer Ordnung zusammen, zu welchem häufig noch das System der Sklerenchymfasern als dritter Bestandtheil des Gesammtsystems hinzukommt.

Je nach dem Gesichtspunkte, von welchem man jedesmal ausgeht, kann man hiernach Systeme in verschiedenstem Sinne unterscheiden, wie sich in den späteren Kapiteln ergeben wird, z. B. in dem Stamme der Dicotyledonen mit jedesmal gleicher Berechtigung ein Gefässbündel- und ein Hautsystem oder ein Holz- und Rindensystem, welch letzteres, alsdann Hautsystem, einen Theil des Gefässbündelsystems und noch anderes umfasst.

Sachs (Lehrb. p. 79 ff.) geht bei der Darstellung der Anatomie der höhern Pflanzen aus von der Unterscheidung von 3 Gewebesystemen, welche er als Haut-, Strang- und Grundgewebe bezeichnet. Unter dem ersten Namen begreift er die Gewebearten, durch welche Pflanzen mit körperlich geordneten Zellverbänden ihre Aussenseite abschliessen; im wesentlichen Epidermis und Periderma (vgl. § 2, 23 und Cap. XV.). Sein Stranggewebe entspricht im wesentlichen dem vorstehend genannten Gefässbündelsystem (Cap. VIII.). Der Name Grundgewebe bezeichnet, was nach Ausscheidung der beiden andern übrig bleibt. So sehr diese Unterscheidung auch geeignet sein mag, den Anfänger zu orientiren, so entspricht sie, wie ich glaube, doch nicht ihrem Zweck, einer gleichmässigen Darstellung der verschiedenen Differenzirungen der Pflanzengewebe als Basis zu dienen. Denn die Namen Haut- und Stranggewebe bezeichnen bei den Gefässpflanzen Gewebesysteme, welche durch bestimmte Gewebearten positiv charakterisirt sind; der Name Grundgewebe aber nur den Rest, dieser kann aber ebenfalls aus verschiedenen positiv charakterisirten Gewebearten und Gewebesystemen bestehen, welche dem Haut- und Strangsystem aequivalent sind. Wenn es sich daher darum handelt, bei Darstellung des Strang- und Hautsystems für das ausser diesen Vorhandene einen kurzen Collectivnamen zu gebrauchen, so ist Grundgewebe oder Grundmasse oder Zwischenmasse hierfür sehr geeignet, ebenso wie in Nägeli's Darstellung der Gefässbündel oder der Fibrovasalmassen seine Unterscheidung dieser von den Nichtfibrovasalmassen (»Proten«) oder wie Schwendener's Collectivname für die Theile der Gefässbündel, welche ihn bei seiner Darstellung der mechanischen Einrichtungen an diesen nicht interessiren. Und bei Besprechung einer Art oder eines Systems irgend welcher Ordnung wird ein derartiges Verfahren immer anzuwenden sein. Als Grundlage für die gleichmässige Darstellung des uns hier beschäftigenden Gegenstandes und die zu wählenden Bezeichnungen hat dagegen, wie ich glaube, zunächst die Unterscheidung der Gewebearten zu dienen und sich erst hieran die Untersuchung zu knüpfen, in wieweit diese sich an der Bildung von Verbänden und Systemen höherer Ordnung betheiligen.

Wenn nun auch einerseits der in Vorstehendem motivirte Gang der Darstellung auf alle Fälle eine bestimmte Berechtigung hat und aus nicht zu wiederholenden Gründen hier durchgeführt werden soll; wenn ferner die Unterscheidung der einzelnen Gewebearten unter allen Umständen zunächst ohne weitere Rücksicht als die auf den Bau der Elemente geschehen muss, so fragt es sich doch auf der andern Seite, ob nicht die Unterscheidung bestimmter Systeme naturgemässer nach anderen als den dargelegten rein histiologischen Principien geschähe, nämlich nach solchen, welche aus der Gliederungsmorphologie (Entwicklungsgeschichte) hergeleitet sind. Die Untersuchung hat gelehrt, dass das ursprüngliche Meristem von der ersten (embryonalen) Anlegung ab eine scharfe Gliederung in differente — immer aber meristematische — Schichten oder Abschnitte erhält, und dass bei den uns hier beschäftigenden Pflanzen in manchen Fällen bestimmte, scharf begrenzte Gewebecomplexe (ich nenne einstweilen den axilen Gefässstrang vieler Wurzeln) aus bestimmten dieser Schichten ihren Ursprung nehmen, andere aus andern, wie die verschiedenen Gewebesysteme des Thierkörpers aus den verschiedenen embryonalen Keimblättern. Es kann daher die Frage entstehen, ob nicht — neben und ausser der Unterscheidung der Gewebearten nach definitivem Bau — die Darstellung der Gewebesysteme und des Aufbaus der Glieder höchster Ordnung aus ihnen auf jene Meristemgliederung zurückzugehen und sie zum Grunde zu legen habe. Die Entscheidung hierüber wird von der Beantwortung der andern Frage abhängen, ob für jedes oder für einzelne Gewebe und Gewebesysteme der Ursprung aus einem und demselben bestimmten Gliederungstheile des primären Meristems allgemein nachgewiesen werden kann oder nicht. Denn sobald letzteres der Fall ist, sobald also Theile des gleichen Gewebesystems aus ungleichen Meristemgliedern ihren Ursprung

nehmen, muss der fragliche Gang der Darstellung als undurchführbar unterbleiben.

Um über diese Fragen Klarheit zu gewinnen, ist ein Ueberblick der ursprünglichen Meristemgliederungen nothwendig; und wenn solcher auch ausserhalb der streng umgrenzten Aufgaben dieses Buches liegt, so möge er doch um so mehr hier eingeschaltet werden, als die folgenden Capitel, wiederholt auf jene Gliederungen Rücksicht nehmen müssen.

I. Wie Hanstein[1] gezeigt hat, sondert sich die noch wenigzellige, rein meristematische Embryoanlage der angiospermen Phanerogamen in drei durch Anordnung und Theilungsrichtungen verschiedene Zellschichten — resp. Gruppen, welche von ihrem Entdecker als Dermatogen, Periblem und Plerom bezeichnet werden.[2] An dem Wurzelende kommt hiezu noch eine vierte, in ihrer embryonalen Anlegung noch näher zu untersuchende, welche Janczewski[3] die calyptrogene Schicht nennt, und auf welche weiter unten zurückzukommen sein wird. Die dermatogene Schicht sondert sich durch einmalige tangentiale Theilung der wenigen Zellen, welche die ursprüngliche Embryoanlage bilden, als einfache, oberflächliche Zellenlage ab. Sie verbleibt eine einfache Zellschicht, indem in ihr alle successiven Meristemtheilungen nur durch senkrecht zur Oberfläche gestellte Scheidewände stattfinden. Nur an der künftigen Wurzelspitze treten andere, hier nicht näher zu erörternde Erscheinungen auf. Weitere Theilungen der von dem Dermatogen umschlossenen Zellen sondern dann einen axilen Längsstrang, das Plerom, dessen Zellen vorwiegend longitudinale Theilungen und entsprechende Anordnung zeigen, von dem Periblem, d. h. der zwischen Plerom und Dermatogen gelegenen, von ersterem durch häufigere und unregelmässigere Quertheilungen unterschiedenen Zone.

Diese Gliederung des Meristems verbleibt den Vegetationspunkten des ersten Stengels und der Hauptwurzel, welche an dem wachsenden Embryo hervortreten, sie tritt ferner an allen Vegetationspunkten seitlicher Stengel- und Wurzelauszweigungen auf, je nach dem einzelnen Falle allerdings mit sehr ungleicher Schärfe, und bei den Wurzeln durch die Anwesenheit der Calyptrogenschicht complicirt. In den Stengeln findet sie sich genau dem beschriebenen Schema entsprechend an den Vegetationspunkten mancher dünnstengeligen Wasserpflanzen, wie Elodea, Hippuris u. a., bei welchen Sanio[4] die später von Hanstein weiter verfolgten, in Rede stehenden Erscheinungen zuerst gefunden hat. Der abgerundet conische Scheitel des Vegetationspunktes von Hippuris (Fig. 1) wird von einer einfachen Dermatogenschicht (*e*) überzogen. Dann folgen nach innen meist fünf regelmässig concentrische Lagen isodiametrischer Zellen, welche das Periblem darstellen, und dieses umschliesst den oben stumpf conisch verjüngten, oft nur in eine einzige Zelle endigenden, nach unten verbreiterten

1) Hanstein, Botan. Abhandl. I. Bezüglich der Einzelheiten der embryonalen Anlegung und die erheblichen Differenzen derselben bei den untersuchten Di- und Monocotyledonen ist hier auf diese Abhandlung und auf Sachs' Lehrb. p. 565 bis 569 zu verweisen. Ferner Fleischer, in Flora 1874, 369 ff. Hegelmaier, Bot. Zeitg. 1874, 631 ff.

2) Hanstein, Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Bonn 1868.

3) Ann. sc. nat. 5. Sér., Tom. XX.

4) Bot. Zeitg. 1864, 223.

Pleromstrang ($p-p$). In den meisten andern Fällen ist die Zahl der Periblemlagen geringer, nur 2—3.

Bei dem akropetalen Längswachsthum des Stengelendes sind die drei Meristemzonen, gesondert bleibend, gleichmässig betheiligt. Jede wird stets erneuert durch die Theilungen in der Zellgruppe (oder Zelle), welche ihre Scheitelregion bildet, während mit der Entfernung vom Scheitel der Uebergang aus dem Meristem in den definitiven Gewebezustand stattfindet. Jede setzt sich nach abwärts in bestimmte, nachher zu erwähnende Gewebe oder Gewebesysteme fort. Jene die Schicht erneuernde, die weiteren Zelltheilungen in derselben daher immer einleitende Scheitelgruppe oder, wie im Plerom von Hippuris, Einzelzelle wird die initiale (Initialzelle, Initialgruppe) der Schicht genannt.

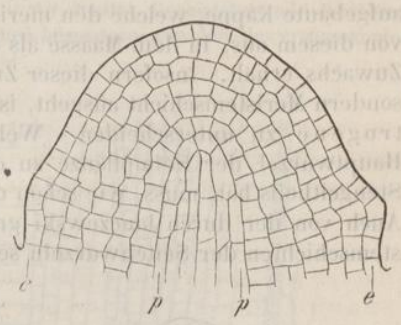


Fig. 1.

Bei allen angiospermen Pflanzen ist die dermatogene Schicht mit der gleichen Schärfe von den darunter liegenden unterschieden und durch ihre nur senkrecht zur Oberfläche gestellten — im übrigen allseitswendigen — Theilungswände ausgezeichnet. Nicht in allen Fällen tritt dagegen die Sonderung von Plerom und Periblem mit der gleichen Schärfe hervor, wie in den vorangestellten. Zumal bei breiten, flacheren Stammscheiteln muss es oft unentschieden bleiben, ob nicht beide aus einer gemeinsamen Initialgruppe ihren Ursprung nehmen und erst in einiger Entfernung vom Scheitel, beim allmählichen Uebergang in bestimmte Gewebesysteme deutlicher gesondert werden.

Die Anlegung der normalen seitlichen Auszweigungen des Stammendes, der Blätter und Seitensprosse, als Emergenzen der Oberfläche beginnt unter dem Scheitel durch Vorwachsen bestimmter, zuvor durch nichts ausgezeichneter Meristemgruppen, welche die Initialen für die Emergenz sind. Und zwar betheiligen sich bei der Anlegung Elemente der Dermatogenschicht und unter diesem liegende des Periblems, beide in ihrem Wachsthum und ihren Theilungen gleichen Schritt haltend (vgl. Fig. 1), die dem Dermatogen angehörigen Zellen aber in allem weitern Wachsthum nur senkrecht zur Oberfläche getheilt, so dass sich die dermatogene Schicht immer als einfache Zellenlage auch über die Auszweigung fortsetzt. Der Pleromstrang des Muttersprosses ist, soweit die Untersuchungen reichen, bei der Anlage der Auszweigung nicht betheiligt. In den angelegten Seitensprossen tritt erst nach einiger Zeit die Sonderung der von Dermatogen bedeckten Meristemmasse in Periblem und Plerom hervor. Beide nehmen hier also ihren Ursprung aus einer gemeinsamen Initialgruppe, welche von dem Periblem des Muttersprosses abstammt.

In dem Vegetationspunkt der Angiospermen-Wurzeln treten vielfach ähnliche Gliederungen des Meristems und zum Theil noch weit schärfer als in

Fig. 1. (225) Hippuris vulgaris. Medianer Längsschnitt durch den Scheitel eines ganz jungen Laubtriebs, welcher erst den 2ten Blattwirtel angelegt hat. An älteren Trieben ist der Scheitel viel länger gestreckt, vgl. Sachs, Lehrb. p. 158. Weitere Erklärung im Text.

dem des Stengels hervor. Sie sollen mit den gleichen Namen wie diese bezeichnet werden, soweit sie denselben genau entsprechen. Zu dem den Körper der Wurzeln aufbauenden Meristem kommt aber bei allen Wurzeln hinzu die als Wurzelhaube (Calyptra) bekannte, conische, aus Zellschichten aufgebaute Kappe, welche den meristematischen Vegetationspunkt bedeckt und von diesem aus, in dem Maasse als die Zellen an ihrer Aussenfläche absterben, Zuwachs erhält. Insofern dieser Zuwachs in bestimmten Fällen von einer besondern Meristemschicht ausgeht, ist letztere, nach Janczewski, als die calyptrogene zu unterscheiden. Welche genetischen Beziehungen sie bei der Hauptwurzel der Keimpflanze zu den ersten Meristemzellen des hypocotylen Stengeltheils hat, muss, wie schon oben gesagt wurde, hier unerörtert bleiben. Auch von der durch Janczewski grösstentheils bekannten Anlegung der Meristemschichten der Seitenwurzeln sei hier abgesehen.

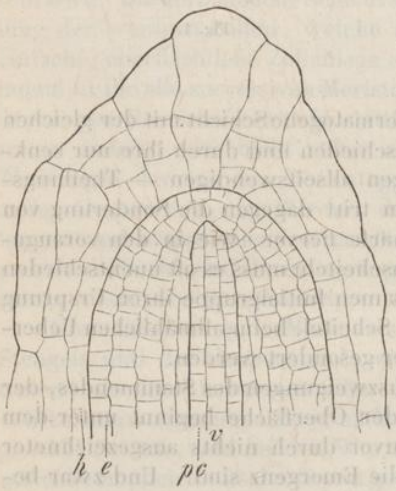


Fig. 2.

An dem bereits im Längenwachsthum begriffenen, thätigen Vegetationspunkt der Angiospermen-Wurzeln sind durch Janczewski vier nach den Arten, resp. Gruppen verschiedene Fälle der Gliederung bekannt.

1. Das Meristem des Scheitels gliedert sich in 4 scharf gesonderte Schichten: Pleromstrang, Periblem, Dermatogen und die dieses bedeckende und in ihrer wenig ausgiebigen Thätigkeit bald erlöschende Calyptrogenschicht. Diese Gliederung ist nur bei 2 monocotylen Wasserbewohnern gefunden, nämlich Hydrocharis und Pistia Stratiotes (Fig. 2).

2. Scharf abgegrenzter Pleromstrang und Calyptrogenschicht. Zwischen beiden in dem Scheitel des Vegetationspunktes eine einschichtige Initialgruppe, welche sich dicht hinter dem Scheitel spaltet in Periblem und Dermatogen (resp. Rinde und Epidermis). So bei der Mehrzahl der untersuchten Monocotyledonen: Allium-, Canna-Arten, Hordeum vulgare, Triticum vulgare, Zea Mais (Fig. 3), Stratiotes aloides, Alisma Plantago, Acorus Calamus (Janczewski).

Treub[1]) gibt, nach seinen ausgedehnten Untersuchungen, diese Gliederung an für die Juncaceen, Haemodoraceen, Cannaceen, Zingiberaceen, Typha, Cyperaceen, Gramineen, Commelineen, Potameen, Juncagineen, Sagittaria, Limnocharis, Stratiotes. Er differirt dagegen von Janczewski bezüglich Allium, Acorus, Alisma, insofern er bei den Liliaceen,

Fig. 2. (450) Pistia Stratiotes. Medianer Längsschnitt durch eine junge Seitenwurzel. *h* Wurzelhaube, resp. Calyptrogenschicht. *e* Dermatogen, *pc* äussere Lage des Pleromstrangs (Pericambium), *v* axile Gefässanlage in diesem. Zwischen *e* und *pc* das im Scheitel einschichtige Periblem.

1) M. Treub, Le méristème primitif de la racine dans les monocotylédones. Leiden, 1876.

Astelieen, Xerotideen, Aspidistreen, Ophiopogoneen, Amaryllideen, Hypoxideen, Dioscoreen, Taccaceen, Bromeliaceen, Musaceen, Orchideen, Palmen, Pandaneen, Cyclantheen, Aroideen ausser Pistia, ferner den Irideen, Pontederieen, Sparganium, Butomus und mit Zweifel Alisma — indem er bei diesen Familien distincte Calyptrogeninitialen nicht zugibt. Er findet vielmehr über dem scharf umschriebenen Plerомscheitel eine meist zwei Schichten starke Gruppe gemeinsamer Initialen für Haube, Dermatogen und Periblem. Hiernach würden die letztgenannten Familien einen besondern, von dem der erstgenannten einigermassen verschiedenen Typus darstellen. —

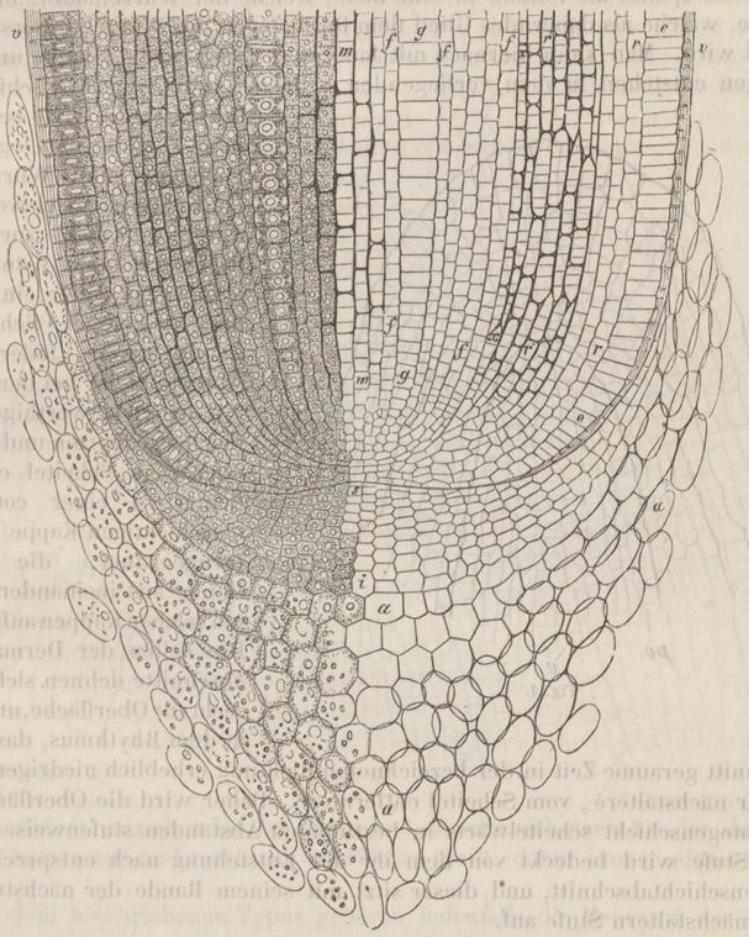


Fig. 3.

Fig. 3. Medianer Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Zea Mais, aus Sachs' Lehrb. *a—a* äussere, *i* innere Lagen der Wurzelhaube, *s* Calyptrogen-Schicht. *m g f f* Plerom; *g* Gefässanlage. *x*, *r—r* Periblem, resp. die aus diesem hervorgegangene Rinde. *e* Epidermis, resp. Dermatogenschicht (*v* verdickte Aussenwände ihrer Zellen). — Ueber dem zwischen *m* und *s* deutlichen Plerom-Scheitel gehen die Dermatogen- und Periblemschichten in vorliegender Figur in zwei, die vertiefte Mitte einnehmende Initialschichten über; nach Janczewski müsste die Initialgruppe einschichtig sein.

3. (Fig. 4) Pleromstrang und Periblem scharf abgegrenzt, letzteres über dem Pleromscheitel bedeckt von einer gemeinsamen Initialschicht für Dermatogen und Wurzelhaube. Die zur Oberfläche des stumpf conischen Scheitels parallelen Theilungen der Initialschicht fügen über dem Scheitel einerseits nur neue Zellen zur Wurzelhaube und regeneriren andrerseits die Initialschicht selbst. Mit der Entfernung von dem durch das Längenwachsthum vorrückenden Periblemscheitel werden diese Theilungen seltener und hören zuletzt auf. Die letzte derselben spaltet die Initiale in eine Zelle, welche der Wurzelhaube, und eine andere, welche als dauerndes Glied dem Dermatogen des Wurzelkörpers hinzugefügt wird. Man kann hiernach mit Janczewski auch sagen, Haube und Dermatogen entstehen in dem vorliegenden Falle aus der Calyptrogenschicht. —

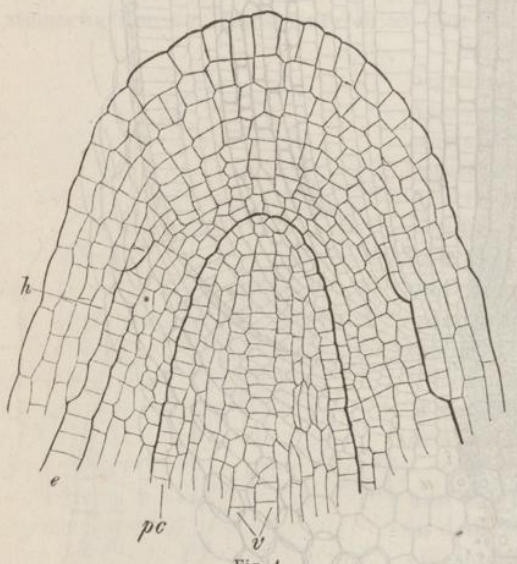


Fig. 4.

Die durch die letzte beschriebene Theilung angelegte Dermatogen- und Wurzelhaubenzelle theilen sich weiterhin durch senkrecht zur Oberfläche gerichtete Wände, aus jeder geht daher ein mehr- bis vielzelliger Schichtabschnitt hervor. Jeder dieser Abschnitte ist bei der Haube mit den gleichwerthigen seitlich benachbarten und andern über dem Scheitel entstandenen zu einer conischen einschichtigen Kappe zusammengeordnet, die ganze Haube aus ineinandergesetzten solchen Kappen aufgebaut. Die Zellen der Dermatogenabschnitte dehnen sich senkrecht zur Oberfläche, und zwar in dem Rhythmus, dass jeder Abschnitt geraume Zeit in der bezeichneten Richtung erheblich niedriger bleibt als der nächstältere, vom Scheitel entferntere. Daher wird die Oberfläche der Dermatogenschicht scheitelwärts in bestimmten Abständen stufenweise enger. Jede Stufe wird bedeckt von dem ihr der Entstehung nach entsprechenden Haubenschichtabschnitt, und dieser sitzt mit seinem Rande der nächstuntern, resp. nächstältern Stufe auf.

Eine nicht ganz unwesentliche Verschiedenheit innerhalb des in Rede stehenden Gliederungstypus kommt nach Janczewski in sofern vor, als bei der Mehrzahl der untersuchten Pflanzen das Periblem an seinem Scheitel aus einer einzigen (Fig. 4) oder zwei in einer Schicht neben einander liegenden Initialzellen besteht und erst unterhalb des Scheitels mehrschichtig wird, in einem

Fig. 4. (210) Polygonum Fagopyrum, Wurzelspitze, medianer Längsschnitt. *pc* Pericambium, Aussengrenze des Pleromstrangs. *e* Dermatogen, resp. Epidermis, zwischen *pc* und *e* Periblem, *h* Wurzelhaube.

Falle dagegen, nämlich bei Linum usitatissimum, der Periblem-Scheitel aus zwei Initialschichten besteht. Die eine, innere oder untere dieser verhält sich wie in dem soeben genannten ersten Falle. Die andere, äussere gehört einer das

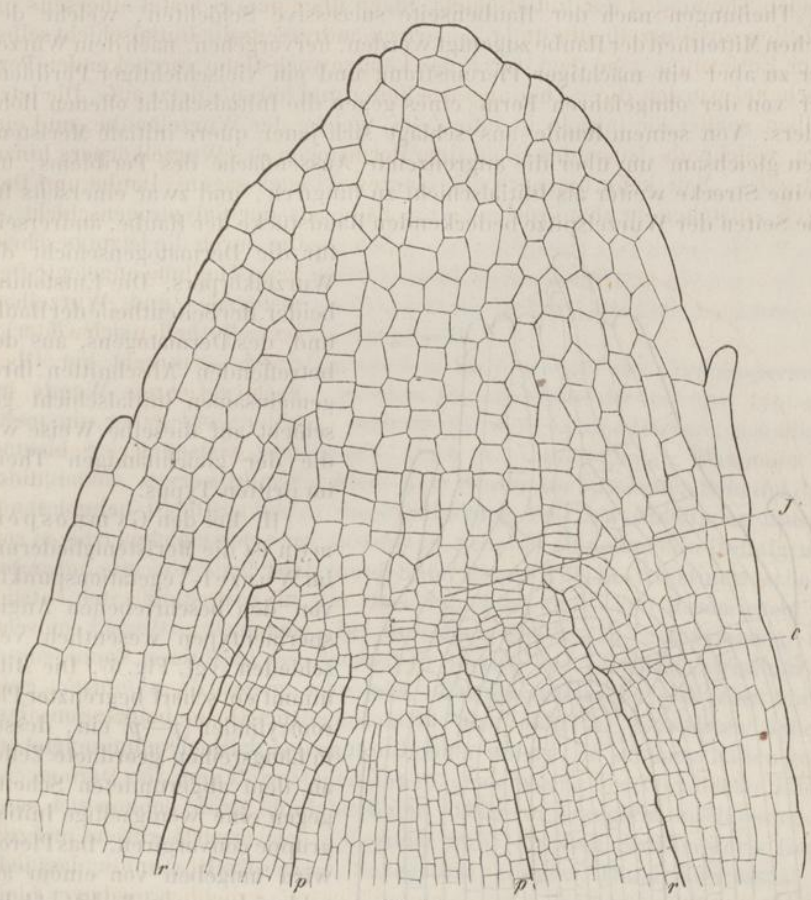


Fig. 5.

ganze Periblem umziehenden Zellenlage an, welche sich nach Art der dermatogenen immer nur senkrecht zur Oberfläche theilt, daher immer einschichtig bleibt.

Zu dem beschriebenen Typus gehören jedenfalls die Mehrzahl der Dicotyledonen. Helianthus annuus, Fagopyrum, Raphanus sativus, Myriophyllum, Salix-Arten, Casuarina stricta, Linum usitatissimum, Primulaceen [1]) sind genauer untersucht.

Fig. 5. (210) Pisum sativum. Medianer Längsschnitt durch die Wurzelspitze, nach Janczewski. *p—p* Plerom, *p—r* Periblem, *J* die gemeinsame quere Initialzone, *c* ihre seitliche Fortsetzung.

1) Kamienski, Zur vergl. Anatomie d. Primeln. Strassburg 1875.

4. Der vierte Angiospermen-Typus (Fig. 5) ist beobachtet bei den untersuchten Cucurbitaceen (Cucurbita) und Papilionaceen (Pisum, Phaseolus, Cicer). Hier geht quer über den Vegetationspunkt eine gemeinsame Initialzone, aus deren Theilungen nach der Haubenseite successive Schichten, welche dem conischen Mitteltheil der Haube zugefügt werden, hervorgehen, nach dem Wurzelkörper zu aber ein mächtiger Plerom strang und ein vielschichtiger Periblemkörper von der ohngefähren Form eines gegen die Initialschicht offenen Hohlcylinders. Von seinem Rande aus schlägt sich jener quere initiale Meristemstreifen gleichsam um über die angrenzende Aussenfläche des Periblems, um hier eine Strecke weiter als Initialschicht zu fungiren, und zwar einerseits für die die Seiten der Wurzelspitze bedeckenden Randstücke der Haube, andrerseits für die Dermatogenschicht des Wurzelkörpers. Die Entstehung beider, der Seitentheile der Haube und des Dermatogens, aus den betreffenden Abschnitten ihrer gemeinsamen Initialschicht geschieht auf dieselbe Weise wie die der gleichnamigen Theile im dritten Typus.

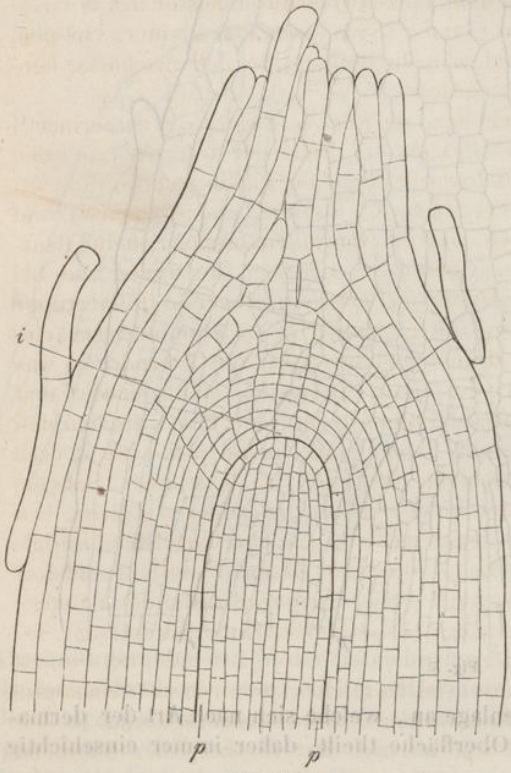


Fig. 6.

II. Bei den Gymnospermen ist die Meristemgliederung im Wurzel-Vegetationspunkt[1]) von den beschriebenen Angiospermentypen wesentlich verschieden (vgl. Fig. 6). Die Mitte nimmt ein scharf begrenzter Pleromcylinder (*p—p*) ein, dessen in Längsreihen geordnete Zellen an dem abgerundeten Scheitel gegen eine wenigzellige Initialgruppe convergiren. Das Plerom wird umgeben von einem aus zahlreichen — z. B. 12—14 bei Thuja occidentalis — ziemlich regelmässig concentrischen Schichten gebildeten Periblemmantel. Von den (bei Thuja 8—10) inneren Schichten dieses Mantels hat eine jede über dem Plerom-scheitel ihre Initialgruppe, deren zur Oberfläche senkrechte (radiale) Theilungen die Vermehrung der Flächenelemente der Schicht einleiten. Zugleich

Fig. 6. (190) Juniperus Oxycedrus. Medianer Längsschnitt durch die Spitze einer Seitenwurzel. *p—p* Plerom, umgeben von etwa 16 Periblemschichten, deren äusserste die Haube darstellen. *i* die Region der Periblem- und Plerominitialen.

1) Strasburger, Die Coniferen etc. p. 340. Reinke, Morpholog. Abhandl. p. 1. Janczewski, l. c.

finden in der Scheitelregion successive Theilungen parallel der Oberfläche, also Verdoppelungen der Schichten statt (Fig. 6, *i*). Indem die radialen Wände der successiven Schichten ziemlich genau auf einander passen, sind die Zellen des Periblemmantels über dem Scheitel in entsprechend regelmässige Reihen geordnet. In dem Maasse als die Schichten durch die successiven Verdoppelungen über dem Scheitel nach aussen gedrängt werden, erlischt in ihnen die Theilung und findet Volumzunahme der Zellen statt; die im Scheitel jedesmal äussersten werden successive gelockert und als Wurzelhaube abgestossen. Es ist also hier weder eine calyptrogene noch eine dermatogene Schicht zu unterscheiden; als Haube über dem Meristemscheitel fungirt das äusserste Periblem. Der radial gereihte Scheitelstrang dieser ist in allen Fällen relativ stark entwickelt, seine Höhe ist in der Regel dem ganzen Querdurchmesser des Wurzelkörpers gleich oder grösser, selten (Taxus, Cycas circinalis) kleiner. In dem Maasse als er stärker entwickelt wird, tritt die Reihung der Zellen schärfer hervor, z. B. Pinus, Ephedra, Zamia integrifolia.

Die Gliederung des Meristemscheitels im Stamme der Gymnospermen[1] zeigt verschiedenes Verhalten, welches sie einerseits der bei den typischen Angiospermen vorkommenden, andrerseits den Lycopodiaceen anschliesst. Während bei Araucaria brasiliensis, auch A. Cunninghami, Dammara und Cunninghamia, Dermatogen, Periblem und Plerom im äussersten Scheitel deutlich geschieden bleiben, laufen diese Schichten bei den Abietineen und bei Cycas in eine gemeinsame, den äussersten Scheitel einnehmende Initialgruppe zusammen; erst in einiger Entfernung unter dieser tritt, bei Abietineen schärfer als bei Cycas, Sonderung in die drei Schichten auf. Von besonderem Interesse ist Ephedra, weil hier, bei derselben Species (E. campylopoda) und wahrscheinlich wechselnd bei demselben Spross, das Verhalten zwischen den beiden genannten Extremen schwankt. Das einemal findet sich eine überall scharf unterschiedene Dermatogenschicht über den im äussersten Scheitel mehr oder minder deutlich getrennten beiden innern; in anderen Fällen gehen beide in eine mit dem Dermatogen ihnen gemeinsame oberflächlichste Initialgruppe zusammen. Eine ähnliche Reihe theils an Araucaria anschliessender, theils dem andern Extrem sich nähernder Fälle ergaben Strasburger's Untersuchungen an Taxus, Podocarpus, Saxegothea, Gingko, Thuja, Cupressus, Sequoja, Cryptomeria.

Bei der Anlegung der Blätter und normalen Seitensprosse sind Dermatogen und Periblem hier wie bei den Angiospermen allein betheiligt und in den meisten Fällen auch in derselben Form wie bei diesen. Bei den Abietineen finden jedoch auch der Oberfläche parallele Theilungen im Dermatogen der jungen Blattanlage statt.

III. Wie schon erwähnt, schliesst sich die Gliederung des Meristemscheitels der Lycopodien[2] jener der Gymnospermen zunächst an. Das äusserste Stammende wird eingenommen von einer aus 2—4 prismatischen, mit ihrer

1) Strasburger, l. c. p. 323, Taf. 22, 23, 25. Pfitzer in Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 56.

2) Cramer, Pflanzenphysiol. Unters. Heft III, p. 10. Strasburger, Coniferen, p. 336. Hegelmaier, Botan. Zeitg. 1872, 798 ff. 1874 773. Bruchmann, Ueber Wurzeln von Lycopodium und Isoëtes. Jena 1874. Vgl. auch Russow, Vergl. Unters. p. 176.

Längsaxe zur Oberfläche senkrechten Zellen gebildeten Gruppe, welche die gemeinsam initiale ist für Periblem und Dermatogen, resp. eine diesem entsprechende Oberflächenschicht. Die gemeinsamen Initialen theilen sich durch zur Oberfläche senkrechte Wände und die Producte dieser Theilung, in dem Maasse als sie durch die Vorschiebung des längswachsenden Scheitels von diesem entfernt werden, theilen sich weiter parallel der Oberfläche in Initialen für die dermatogene und für Periblemschichten. Ein seitlich von dem Periblem begrenzter Pleromcylinder verlängert sich selbständig mit Hülfe einer eigenen Initialgruppe (oder Einzelzelle), welche die Mitte seines conisch verjüngten Scheitels einnimmt und direct unter der Initialgruppe der äussern Schichten liegt. Man trifft übrigens, wie schon Hegelmaier hervorhebt, auch Zustände, welche auf die Abstammung der Plerominitialen von der gemeinsamen Initialgruppe in der Scheiteloberfläche (durch Quertheilung) hindeuten. Möglich also, dass ein ähnliches Schwanken der Schichtenabgrenzung, wie bei den Coniferen, hier stattfindet. Die Blattanlegung geht bei den Lycopodien aus von einer Zelle der äussersten (Dermatogen-) Schicht, welche sich, nach Vorwölbung, zuerst parallel der Oberfläche und dann weiter theilt. Die Gliederung des Wurzel-Meristemscheitels bei den Lycopodien ist nach den Untersuchungen von Strasburger und von Bruchmann die gleiche, wie bei dem Typus 1 der Angiospermenwurzeln.

Für die Isoëtes-Wurzeln ergeben Bruchmann's Untersuchungen Uebereinstimmung mit dem 3. Angiospermentypus. Nach den Resultaten desselben Beobachters, welche mit denen Hegelmaier's[1]) bis auf eine minder wesentliche Differenz übereinstimmen, wird der Stammscheitel der Isoëten eingenommen von einer kleinen Gruppe für sämmtliches Meristem gemeinsamer Initialzellen. Längstheilungen dieser bilden die Mutterzellen für die peripherischen Meristemschichten und erneuern die Initialen; Quertheilungen derselben fügen dem Mitteltheil des Meristems neue Elemente zu. Eine Sonderung in die 3 distincten Schichten ist nicht wahrzunehmen.

An den Bau des Stammscheitels von Isoëtes schliesst sich zunächst die einigen Selaginellen und den Marattienwurzeln eigene Meristemgliederung an. Sie sei daher hier erwähnt, ihre Beschreibung aber der Kürze wegen erst weiter unten nachgetragen.

IV. Der Isoëtes-Stamm und die genannten Selaginellen und Marattiaceen bilden den Uebergang zwischen der vorstehend besprochenen und der für die überwiegende Mehrzahl der Pteridophyten geltenden Gliederung des Urmeristems (vgl. Fig. 7—9). Das Charakteristische für diese besteht darin, dass die gesammte Meristembildung des Scheitels ausgeht von einer einzigen Gesammtinitiale, welche nach ihrer apicalen Stellung auf Stamm- und Wurzelkörper die Scheitelzelle[2]) heisst. Successive Zweitheilungen spalten die Scheitelzelle jedesmal in eine apicale, welche die ursprüngliche Stellung und Gestalt behält, resp. durch Wachsthum wiederergänzt und also Scheitelzelle bleibt; und eine basale, untere, welche dem wachsenden Meristemkörper hinzugefügt wird. Letztere heisst Segmentzelle[3]). Fernere Theilungen der

1) Bot. Zeitg. 1874, 481.
2) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. II, 121 (1845), III, 157.
3) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. III, 491.

Segmentzelle bilden die Meristem- resp. späteren Gewebekörper weiter. Jeder aus einer Segmentzelle entstandene Meristemabschnitt wird ein Segment genannt. Bei den Wurzeln tritt zu diesen Vorgängen die ebenfalls von der Scheitelzelle ausgehende Haubenbildung hinzu, von welcher hier vorläufig abgesehen werden soll.

Die Scheitelzelle (Fig. 7—9) hat in den meisten hierhergehörigen Fällen die Gestalt einer dreiseitigen Pyramide, mit convexer Grundfläche, welche die Scheitelfläche (Aussenwand) darstellt, während die Seitenflächen in den Meristemkörper eingesenkt sind. So bei allen hierher gehörigen Wurzeln mit Ausnahme der bezüglich der Scheitelzellform zweifelhaften der Selaginellen, und in der Mehrzahl der Stammscheitel. In anderen Fällen ist die Scheitelzelle keilförmig-zweischneidig, die gewölbte Grundfläche und die Spitze im übrigen ebenso orientirt wie bei den dreiseitigen: Stammscheitel von Salvinia, Azolla, manchen Selaginellen (S. Martensii, Kraussiana) und Polypodiaceen (Pteris aquilina, Polypodium rupestre, Lingua, aureum, punctulatum, phymatodes, Platycerium alcicorne, Stolonen von Nephrolepis undulata nach Hofmeister[1]).

An den Stolonen der letztgenannten Species nimmt sie mit der Erstarkung des Scheitels dreiseitig pyramidale Form an; bei Polypodium vulgare wechselt sie zwischen beiden Gestalten (Hofmeister).

In der Keimpflanze von Selaginella Martensii erhält die Scheitelzelle des Hauptsprosses und der ersten beiden Gabelsprosse in Folge entsprechender Theilungen vierseitig keilförmige Gestalt, welche jedoch bald in die zweischneidige zurückgeht.[2])

Jedes Segment wird als eine tafelförmige Zelle von der Scheitelzelle abgetrennt durch eine Theilungswand, welche einer Seitenfläche jener annähernd parallel ist und Hauptwand[3]) des Segments heisst. Jedes Segment hat zwei Hauptwände, die eine (akroskope), durch welche es von der Scheitelzelle abgetrennt wurde, die andere (basiskope), mit welcher es an ein älteres Segment angrenzt. Seine Aussenwand ist das durch die Ansatzlinie der akroskopen Hauptwand von der Aussenwand der Scheitelzelle abgeschnittene Stück; seine Seitenwände die durch die Ansatzlinien derselben Hauptwand von den akroskopen Hauptwänden seitlich angrenzender Segmente abgeschnittenen Stücke.

Die Hauptwände, welche die successiven Segmente von der Scheitelzelle abschneiden, sind den Seitenflächen oder Hauptwänden dieser der Reihe nach abwechselnd parallel; sie stehen also bei zweischneidiger Scheitelzelle wechselnd vor der einen und der andern Seitenfläche dieser, jede vor der zweitältern Hauptwand; bei dreikantiger Scheitelzelle in spiraliger Folge successive vor den drei Seitenflächen, jede vor der drittältern Hauptwand und an die beiden nächstältern seitlich angesetzt. Sämmtliche Segmente eines Meristemscheitels stehen demnach (von späteren Verschiebungen abgesehen) in so vielen geraden, der Axe parallelen Zeilen als die Scheitelzelle Seitenflächen hat.

---

1) Hofmeister, Beitr. zur Kenntniss der Gefässkryptogamen II. Abhandl. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. V.

2) Pfeffer, Entw. d. Keims v. Selaginella. Hanstein, Bot. Abhandl. Bd. I.

3) Cramer, Ueber Equisetum, in Nägeli u. Cramer, Pflanzenphysiol. Untersuchungen, 3. Heft, p. 21. (1855).

Die Hauptwände eines eben abgeschnittenen Segments sind der Form der Scheitelzelle entsprechend zu der gerade und senkrecht gedachten Axe des Meristemscheitels spitzwinklig geneigt. Mit dem fortschreitenden Wachsthum ändert sich die Gestalt des Segments und mit derselben auch die Richtung der Hauptwände, resp. der diesen entsprechenden Flächen, derart dass letztere, auf die senkrechte Axe bezogen, horizontale Lage erhalten. Eingehende Erörterungen dieser Erscheinungen und des Wachsthums der Scheitelzelle selbst s. bei Nägeli u. Leitgeb. l. c. p. 91. Die Figur 7 *A*, welche diesen Autoren entnommen ist, mag den Vorgang veranschaulichen.

Die von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente werden successive durch weitere Theilungen zu mehr- bis vielzelligen Meristemkörpern. Jedes stellt in Folge der angegebenen, mit dem Gesammtwachsthum eintretenden Gestalt- und Lagenänderung ein Stück einer mehr und mehr horizontal gestellten Scheibe dar, welches in der Mittellinie mit den genetisch nächsten scheibenförmigen Segmentstücken zusammenstösst. Ein in einiger Entfernung vom äussersten Scheitel geführter Querschnitt trifft ebensoviele mit einander vereinte Segmente als gerade Zeilen dieser vorhanden sind, also bei zweischneidiger Scheitelzelle 2, bei dreiseitiger 3. Die Theilungen schreiten rasch voran und erfolgen in den successiven Segmenten — wenn man, was hier geschehen soll, von den seitlichen Ausgliederungen absieht — in den successiven Segmenten gleichsinnig und in gleicher Folge. Man findet daher die Segmente jedes Querschnitts in annähernd dem gleichen Theilungsstadium.

In den Fällen, wo es gelungen ist, die successiven Theilungen genau zu verfolgen — Stammende der Equiseten, Azolla, Selaginella Martensii, theilweise auch Salvinia und besonders an den Wurzeln von Equisetum, Azolla, zahlreichen Filices und Marsiliaceen — sind für die ersten Stadien der Weiterbildung eines Segments dreierlei nach ihren Richtungen und Resultaten verschiedene Theilungen zu unterscheiden, nämlich

1) Etagentheilungen, d. h. Zerlegung des Segments in übereinander stehende und einander ähnliche Stockwerke, mittelst den Hauptwänden wenigstens annähernd paralleler Theilungswände.

2) Radiale Halbirung, Zerlegung eines Segments in nebeneinander liegende, niemals ganz gleiche Hälften durch eine (nicht genau) radial gestellte Wand; bei zweireihig angeordneten, in dem kreisförmig gedachten Querschnitt also Kreishälften entsprechenden Segmenten theilt die in Rede stehende Radialhalbirung den Querschnitt in (ungleiche) Quadranten; bei dreireihiger Anordnung in Sextanten; die betr. Wände werden hiernach bezeichnet. In dem ersteren Falle folgt der Quadrantentheilung entweder abermalige Halbirung durch Octantenwände (Stamm von Salvinia, Azolla) oder nur jeder grössere Quadrant wird noch einmal halbirt, also jedes Segment durch 2 Radialwände in 3 Zellen getheilt (Stamm von Selaginella Martensii).

3) Schichtentheilungen, d. h. Theilungen durch tangentiale Wände in concentrische, der Oberfläche parallele Schichten.

Diesen als erste successive Theilungsschritte auftretenden folgen in jedem Stockwerke und jeder Schicht fernere Theilungen nach den 3 Hauptrichtungen,

je nach Species mannichfach wechselnd und den definitiven Aufbau des Abschnitts zu Ende führend.

Von jenen drei ersten Theilungsschritten ist der unter 3) genannte selten der erste. Sie treten meistens auf, wenn man sie nach obigen Ziffern kurz bezeichnet, in den Successionen 1, 2, 3 (Stammspitze von Equisetum, Salvinia) oder 2, 3, 1 (Farnwurzeln), 2, 1, 2, 3 (Stammspitze von Azolla); nur in der Wurzel von Azolla fand Strasburger die Folge 3, 2 u. s. f. In Beziehung zu den zu bildenden Meristem-, resp. späteren Gewebeschichten sind also die ersten Theilungsproducte der Segmente, mit Ausnahme des letztgenannten Falles, noch gemeinsame Initialen.

Aus den unter 3) genannten Schichtentheilungen gehen Meristemschichten hervor, welche den drei Hauptschichten der Angiospermenwurzel, Plerom, Dermatogen und Periblem ihrer Anordnung nach entsprechen und auch in vielen — wenngleich nicht allen — Fällen, z. B. den Farn- und Equiseten-Wurzeln, die gleiche Weiterbildung erfahren wie die gleichnamigen Schichten in dem gleichnamigen Gliede der Angiospermen. Sie sind in der Mehrzahl der Fälle scharf abgegrenzt dadurch, dass die sie abtrennenden Wände (gleich den übrigen Längswänden) der successiven Segmente immer ziemlich genau auf einander passen. Wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, handelt es sich bei der in Rede stehenden Erscheinung um mehr als eine, mindestens um 2 successive Theilungen.

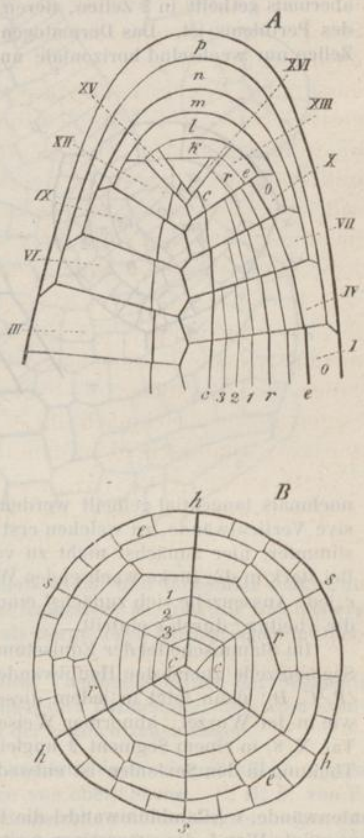


Fig. 7.

Schon in den ersten Theilungsschritten herrschen, wie aus vorstehender Zusammenstellung ersichtlich, nach den Einzelfällen mehrfache Verschiedenheiten. In noch höherem Maasse gilt dieses von den spätern, die Segmente ihrer definitiven Ausbildung entgegenführenden. Auf die Eigenthümlichkeiten der Einzelfälle hier gleichmässig einzugehen, würde viel zu weit führen. Es seien daher, unter Hinweisung auf die Specialliteratur, zumal auf Strasburger's Schilderung der vielen Besonderheiten bei Azolla, hier nur einige Beispiele hervorgehoben, zugleich mit Rücksicht auf manche in Obigem unerörtert gebliebene Gestaltverhältnisse.

In dem Wurzelkörper der Equiseten, Polypodiaceen, Marsiliaceen (Fig. 7, 8) beginnt, nach Nägeli und Leitgeb, die Theilung jedes Segments (*h*—*h*, Fig. 7 *B*) mit dem Auftreten

Fig. 7. Schema der Zellfolge in der Wurzelspitze von Equisetum hiemale, nach Nägeli und Leitgeb. *A* Längsschnitt, *B* Querschnitt am untern Ende von *A*. *h* Hauptwände, *s* Sex-

der Sextantenwand *s*. Dieselbe steht vertical und, wie oben angegeben wurde, ohngefähr, aber nicht genau radial; sie setzt in der Mitte der Aussenwand jedes Segments an, reicht aber mit ihrem innern Rande nicht in den innern Winkel dieses, sondern stösst, leicht gebogen, ausserhalb des letztern an den innern Theil der Seitenwand. Die Ausbiegungen successiver Sextantenwände sind in der Regel, doch nicht immer homodrom und gegen die Aufsteigeseite der Segmentumläufe gerichtet. Die Sextanten eines Querschnitts sind hiernach abwechselnd nach Gestalt und Grösse in dem Maasse ungleich, als die Ansatzstelle der Sextantenwände von dem innern Segmentwinkel entfernt ist; am meisten unter den beobachteten Fällen bei Equisetum, am wenigsten bei den Marsiliaceen. — Auf ähnlichen Verhältnissen beruht bei den oben genannten Pflanzen mit 2 Segmentreihen die Ungleichheit der Quadranten, Octanten u. s. w. eines Querschnitts. — Jeder Sextant wird zweitens durch eine tangentiale Wand (*c*) getheilt in eine meist kleinere innere und eine grössere äussere Zelle, der Grössenunterschied zwischen beiden ist in dem bezeichneten Sinne zu Gunsten der äussern um so beträchtlicher, je dünner die Wurzel ist. Die innere Zelle ist Pleromini-tiale, die äussere wird im einfachsten Falle zunächst durch eine tangentiale Wand (*e*) abermals getheilt in 2 Zellen, deren äussere die Initiale des Dermatogens, die andere die des Periblems ist. Das Dermatogen bleibt im einfachsten Falle einschichtig, indem seine Zellen nur wechselnd horizontale und verticale Radialtheilungen erleiden, kann aber auch

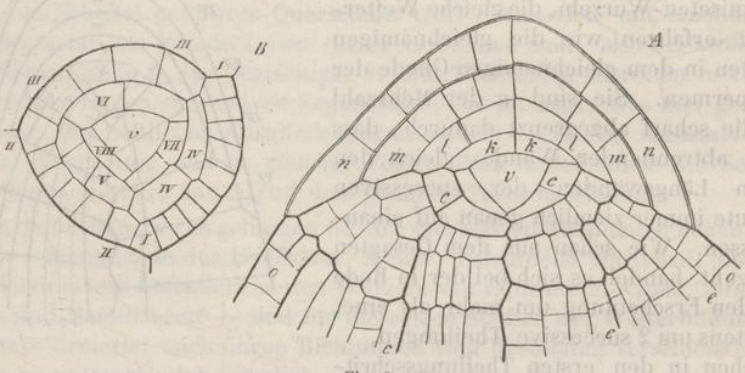


Fig. 8.

nochmals tangential getheilt werden. Die beiden andern Schichten werden durch successive Verticalwände, zu welchen erst später quere Etagentheilungen hinzukommen, in bestimmter, hier zunächst nicht zu verfolgender Ordnung weiter getheilt und ausgebildet. Bei stark in die Dicke wachsenden Wurzeln kann übrigens schon nach Auftreten der Wand *c* jede Aussenzelle sich zunächst einmal radial senkrecht in 2 theilen, in welchen dann erst die Theilung durch *e* eintritt.

Im Stammscheitel der Equisetum-Arten (Fig. 9) wird, nach Cramer, Reess, Sachs, jede Segmentzelle zuerst den Hauptwänden parallel in 2 annähernd gleiche Stockwerke getheilt (*B*, *C*, *D*); dann folgt in jedem dieser die Theilung in wechselnd ungleiche Sextanten (*E*) wie in der Wurzel; abnormer Weise in manchen Fällen (Vgl. Reess, Pringsh. Jahrb. VI, Taf. X, 8) in einem Segment 2 ungleichsinnig ausbiegende Sextantenwände. Die nächste Theilung in den Sextanten ist entweder, dem Wurzelschema entsprechend, eine tangential

tantenwände, *c* (»Cambiumwand«) die 1te, *e* (Epidermiswand) die 2te, *r* (Rindenwand) die 3te tangentiale Wand, die successiven weiteren Tangentialtheilungen zwischen *c* und *r* durch die Ziffern 1, 2, 3 bezeichnet.

In *A* bezeichnen die Ziffern I—XVI die successiven Segmente; die Buchstaben *k*, *l*, *m*, *n*, *p* die successive älteren Wurzelkappen. *o* Epidermis (Dermatogen). — Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 8. (250) *A* Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Pteris hastata, *B* Querschnitt durch die Scheitelzelle der Wurzel und die angrenzenden Segmente von Athyrium filix femina, beide nach Nägeli und Leitgeb. *v* Scheitelzelle, die übrigen Buchstaben und Ziffern wie in Fig. 7. Aus Sachs, Lehrb.

senkrechte in Aussen- und Innenzelle, oder eine nicht genau radial senkrechte, welcher die tangentiale erst nachfolgt (*E*). Beides kommt neben einander vor; die Anordnung der als Plerom-Initialen anzusprechenden Innenzellen, welche hinfort wechselnd allseitswendige Theilungen erfahren, wird hierdurch vielfach unregelmässig. In den Aussenzellen folgen

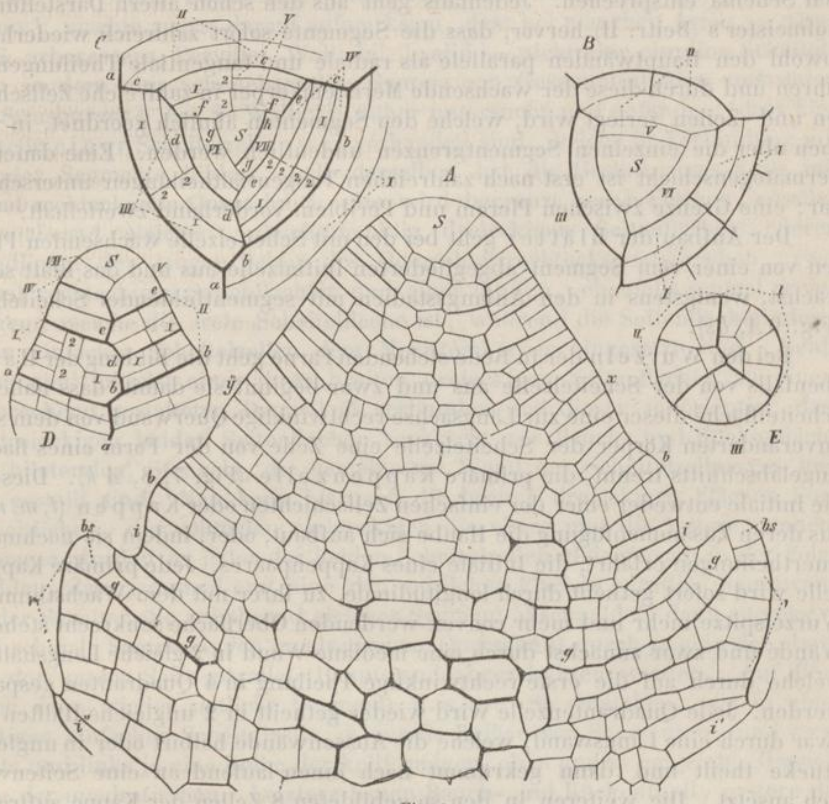


Fig. 9.

nun lebhafte, theils den Hauptwänden parallele, theils radial und tangential senkrechte Theilungen, für welche eine bestimmte Ordnung nicht festgestellt ist, und aus welchen erst in sehr vorgeschrittenem Entwicklungsstadium eine als Dermatogen anzusprechende Oberflächenschicht abgegrenzt wird.

In den drei ersten (hier allein genauer festgestellten) Theilungsschritten der Segmente entspricht der Stammscheitel von Salvinia, nach Pringsheim's Darstellung, dem vom Equisetum, mit den Differenzen, welche aus der Zweizahl der Segmentzeilen folgen.

Fig. 9. Stammscheitel von Equiseten. *A* (350) Längsschnitt durch einen kräftigen Spross von E. Telmateja, *B* Ansicht des Scheitels eines solchen von oben (Sachs). *C*, *D*, *E*, von E. arvense nach Cramer. *C* schematischer Grundriss der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente. *D* Optischer Längsschnitt einer Stammspitze. *E* Querschnitt durch I in *D*. *S* überall Scheitelzelle. Die römischen Ziffern I, II . . (in *B* lies IV statt VI) bezeichnen überall die Segmente; die arabischen Ziffern 1, 2, 3 . . . die successiven Theilungswände innerhalb eines Segments; die Buchstaben *a*, *b* . . . in *C* und *D* die successiven Hauptwände. In *A* bezeichnen ferner: *x*, *y* die oberste, jüngste Anlage eines zum Scheidenblatt werdenden Ringwulstes. *b b* eine ältere solche. *b s* Scheitelzellen einer noch ältern Blattanlage. *g* Zellreihen, aus welchen die Gefässbündel hervorgehen; *i* die untersten Zellschichten der Segmente. *r* Anlage der Rinde der Internodien. Der breite Mittelstreif zwischen *g* und *g* Plerom. (Aus Sachs, Lehrbuch).

Für die Mehrzahl der Stammspitzen der Farne[1] ist es zweifelhaft und bedarf noch weiterer Untersuchung, ob und wie weit die ersten Theilungsschritte der Segmente dem aus vorstehend besprochenen einfacheren Fällen gewonnenen Schema entsprechen. Jedenfalls geht aus den schon ältern Darstellungen Hofmeister's (Beitr. II) hervor, dass die Segmente sofort zahlreich wiederholte, sowohl den Hauptwänden parallele als radiale und tangentiale Theilungen erfahren und durch diese der wachsende Meristemkörper in zahlreiche Zellschichten und -Zeilen zerlegt wird, welche den Segmenten ähnlich geordnet, in welchen aber die einzelnen Segmentgrenzen undeutlich werden. Eine dauernde Dermatogenschicht ist erst nach zahlreichen Tangentialtheilungen unterscheidbar; eine Grenze zwischen Plerom und Periblem vorderhand zweifelhaft.

Der Aufbau der Blätter geht bei den mit Scheitelzelle wachsenden Pflanzen von einer vom Segment abgegliederten Initialzelle aus und das Blatt selbst wächst, wenigstens in den Anfangsstadien mit segmentbildender Scheitelzelle (Fig. 9 *A*, *bs*).

Bei den Wurzeln der in Rede stehenden Farne geht die Bildung der Haube ebenfalls von der Scheitelzelle aus und zwar beginnt sie damit, dass nahe der Scheitelfläche dieser eine zur Längsachse rechtwinklige Querwand von dem sonst unveränderten Körper der Scheitelzelle eine Zelle von der Form eines flachen Kugelabschnitts trennt, die primäre Kappenzelle (Fig. 7, 8, *A k*). Diese ist die Initiale entweder einer der einfachen Zellschichten oder Kappen (*l*, *m*, *n*, *p*), aus deren Zusammenfügung die Haube sich aufbaut, oder, indem sie nochmalige Quertheilungen erfährt, die Initiale eines Kappenpaares. Jede primäre Kappenzelle wird sofort getheilt durch longitudinale, zu ihrer mit dem Wachsthum der Wurzelspitze mehr und mehr convex werdenden Oberfläche senkrecht stehende Wände und zwar zunächst durch eine mediane Wand in 2 gleiche Längshälften, welche durch auf die erste rechtwinklige Theilung in 4 Quadranten gespalten werden. Jede Quadrantenzelle wird wieder getheilt in 2 ungleiche Hälften und zwar durch eine Längswand, welche die Aussenwände halbirt oder in ungleiche Stücke theilt und dann gekrümmt nach innen laufend an eine Seitenwand sich ansetzt. Die weiteren in den so gebildeten 8 Zellen der Kappe auftretenden Theilungen werden successive unregelmässiger und mögen bei Nägeli und Leitgeb nachgesehen werden. Wo die primäre Kappe sich in 2 theilt, geschieht dies nach Beendigung der 3 ersten Längstheilungen.

Nach Hofmeister, Hanstein, Nägeli und Leitgeb wird in der Regel eine primäre Kappenzelle nach je einem Segmentumlauf des Wurzelkörpers von der Scheitelzelle abgeschnitten. Im Längsschnitt wird daher in den oberen jüngern Querzonen jedes folgende Segment seitlich von einer neuen Kappe (beziehungsweise einem Kappenpaare) bedeckt. Abweichungen von dieser Regel kommen jedoch vor. Jede Kappenzelle setzt sich ferner an die Hauptwände des ihrer Abtrennung vorangehenden Segmentumlaufes an und dieses Verhalten bleibt vielfach eine Zeit lang daran erkennbar, dass jede Kappe im Längsschnitt einer treppenartigen Abstufung der Aussenwände zweier successiver Segmente mit ihrem Rande aufsitzt, es wird jedoch früher oder später durch die in Folge des Wachsthums eintretende Ausglättung der Stufen verwischt.

[1] Ueber die von den übrigen Filices im engern Sinne abweichenden Erscheinungen bei Ceratopteris vgl. Kny, Entwickl. d. Parkeriaceen, Abhandl. d. K. Leop. Acad. Bd. 37 (1875).

Hier ist endlich noch zurückzukommen auf die oben unerledigt gelassenen Erscheinungen bei manchen Selaginellen und den Marattiaceen.

Von den Arten der erstgenannten Gattung hat eine Anzahl, wie oben angegeben, am Stamm zweiseitige Scheitelzelle und zweiseitige Segmentbildung. Russow[1] machte zuerst darauf aufmerksam, dass bei manchen Arten — nämlich S. arborescens, Pervillei, Wallichii, Lyallii — nicht eine einzelne Scheitelzelle, sondern eine scheitelständige Gruppe von Gesammtinitialen vorhanden ist. Strasburger[2] hat S. Wallichii näher untersucht und gefunden, dass hier an Stelle einer Scheitelzelle zwei vorhanden sind, welche in Verbindung mit einander Segmente bilden. Jede derselben hat die Gestalt eines Keils mit schmal rechteckigem Querschnitt. Sie wird begrenzt von 5 Flächen, nämlich 2 annähernd gleichen, gleichschenklig dreieckigen Seitenflächen, deren Grundlinien den langen Seiten des Querschnittrechtecks entsprechen, zwei schmal rechteckigen Seitenflächen und einer fünften, ebenfalls schmal rechteckigen, welche die freie Scheitelfläche ist, während die Seitenflächen gleich denen einfacher Scheitelzellen dem Meristemkörper eingesetzt sind. Beide Zellen sind mittelst einer ihrer breiten dreieckigen Seitenflächen zu einem entsprechend gestalteten Doppelkeil verbunden und dieser so orientirt, dass die dreieckigen beiden Seitenflächen senkrecht zur Bauch- und Rückenfläche des (bilateralen) Stengels, die gemeinsame Wand des Scheitelzellpaares median gestellt sind. Man kann hiernach die breiten dreieckigen Flächen kurz die seitlichen, die schmalen rechteckigen die obere und die untere nennen. Segmente werden in jeder der beiden Scheitelzellen gleichförmig in der Folge gebildet, dass jedesmal erst eine den seitlichen Flächen parallele Hauptwand ein der Scheitelzelle annähernd gleiches Segment abschneidet, dann successive zwei schmale Segmente von quadratischem Querschnitt durch je eine der obern und der untern Seite parallele Hauptwand abgeschnitten werden. Auf diese folgen dann wieder seitliche Segmente u. s. w. So entstehen, wie in einer 4seitigen einfachen Scheitelzelle, 4 gerade Reihen von Segmenten, und zwar rechts und links je eine Reihe der keilförmigen, oben und unten je eine Doppelreihe der quadratischen. Letztere bauen Bauch- und Rückentheil, erstere die Flanken des Stengels auf.

Für die Marattiaceen ist der Stammscheitel noch wenig untersucht; Hofmeister (Beitr. II.) gibt bei Marattia cicutaefolia eine dreiseitige Scheitelzelle an. Der Meristemscheitel der Wurzeln dieser Pflanzen wird, wie schon Harting[3] darstellt und Russow (l. c. p. 107) genauer beschreibt, gebildet von einer mehrzähligen Gruppe grosser vieleckig pyramidaler gemeinsamer Initialzellen. Von diesen werden erstlich durch Querwände nahe ihrer (breiteren) Aussen- oder Scheitelfläche Kappenzellen abgeschnitten, aus welchen sich die Wurzelhaube aufbaut; nahe ihrer Innenfläche Zellen, welche als Initialen den Pleromstrang weiter bilden. Ferner theilen sie sich durch Längswände, welche ihren Seitenflächen ähnlich, im übrigen anscheinend wenig regelmässig orientirt sind, in Tochterzellen, von denen die dem Scheitelpunkt nächsten immer wieder die

1) Vergl. Untersuchungen, p. 176.
2) Botan. Zeitg. 1873, 115.
3) De Vriese et Harting, Monogr. des Marattiacées, p. 41, Taf. 4.

Eigenschaften der Gesammtinitialen erhalten, die andern in dem Maasse, als sie dem Scheitelpunkt fernrücken, die peripherischen Meristemschichten bilden; zunächst durch zahlreich wiederholte tangentiale Längstheilungen, welchen dann noch radiale und quere folgen. Auch hier tritt eine Sonderung zwischen Periblem und Dermatogen erst in weit vorgeschrittenem Entwicklungsstadium ein.

Schliesslich mag hier noch der Meristemscheitel von Psilotum, der nach Strasburger je nach der Qualität der Sprosse entweder eine einfache Scheitelzelle oder eine mehrgliedrige Initialgruppe zeigt, unter Hinweisung auf Nägeli und Leitgeb und Strasburger's [1]) Untersuchungen kurz erwähnt sein.

Die vorstehende Uebersicht zeigt zunächst, dass schon die gleiche Gliederung des Meristems in dem Scheitel von Stengeln und Wurzeln, je nach den Gruppen des Pflanzenreiches und in solchen Gruppen, welche, wie die Selaginellen und Verwandte, Zwischenglieder zwischen grösseren Hauptabtheilungen darstellen, selbst je nach den einzelnen Arten, auf verschiedenem Wege, d. h. aus verschiedenen ersten Anfängen zu Stande kommt.

Kehren wir nun zu der Frage zurück, ob immer und nur bestimmte Meristemzonen bestimmten Gewebearten den Ursprung geben, so ist die allgemeinste Antwort nach unsern dermaligen Kenntnissen eine bestimmt verneinende. Allerdings gilt diese Negation nicht für alle einzelnen Fälle. Für die ganz überwiegende Mehrzahl der Wurzeln z. B. entspricht nicht nur jede der unterschiedenen Meristemschichten einem bestimmten Abschnitt eines bestimmten Gewebesystems, sondern es lassen sich selbst die einzelnen Theile jedes dieser Abschnitte vielfach bis zu ihren Sonderinitialen im Scheitelmeristem zurückverfolgen. Es ist daher auch für diese Fälle nicht nur zulässig, sondern der Anschaulichkeit wegen vorzuziehen, die Meristemschichten statt durch die oben gewählten Ausdrücke direct als Initialschichten des axilen Gefässstranges und seiner Theile, der Epidermis u. s. f. zu bezeichnen. Aber schon bei den Wurzeln treten Ausnahmen auf. Ihre Epidermis geht z. B. bei den Gymnospermen nicht aus einer distincten Dermatogenschicht hervor, so dass mit Recht dann von einer Pseudo-Epidermis geredet wird, wenn man als ächte Epidermis nur die von einer distincten Dermatogenschicht abstammende Zellenlage gelten lässt. In den Luftwurzeln der meisten Orchideen geht aus einer distincten Dermatogenschicht, wie unten gezeigt werden wird, eine von der Epidermis verschiedene Gewebeart hervor.

In weit höherem Maasse aber gilt die Negation der constanten Genesis bestimmter Gewebearten oder -systeme aus bestimmten Zonen des Primärmeristems für die blattbildenden Sprosse. Auch hier gibt es ja allerdings solche Beziehungen. Das Gefässbündelsystem vieler Phanerogamenstengel z. B. geht ausschliesslich aus dem Pleromstrang hervor; der Pleromstrang der Lycopodien bildet sich in den axilen Gefässstrang um; Dermatogen heisst bei den Phanerogamen nichts weiter als jugendliche Epidermis u. s. f. Aber auch der genau umgekehrte Fall kommt vor. Der aus den Innenzellen der Segmente erwachsende Pleromstrang wird bei Azolla (und Salvinia?) zu dem Gefässbündel

---

1) Bot. Zeitg. 1873, 118.

des Stengels; im Stengel der Equiseten [1]) bildet er sich aus zu dem — grossentheils vergänglichen — axilen Parenchymcylinder, und das Gefässbündelsystem nach den vorliegenden Daten ausschliesslich aus der Periblemzone. Und die gesammten mit gleichen und gleichnamigen des Stengelpleroms continuirlich zusammenhängenden Gewebe und Gewebesysteme der Blätter werden nach den vorliegenden Daten ausserhalb des Pleroms gebildet, gleich dem ganzen Blatte aus dem Periblem und Dermatogen oder den diesen der Lage nach entsprechenden Meristemschichten. Nach alledem sehen wir also, dass bestimmte Beziehungen zwischen der ursprünglichen Gliederung des Meristems und der Bildung und Anordnung der definitiven Gewebe zwar selbstverständlich bestehen, dass dieselben aber nicht überall die nämlichen sind. Es muss daher zur Zeit die Gewebevertheilung für sich, wenn auch unter Rücksicht auf die Meristemgliederung, betrachtet werden, wenn der Gang der Betrachtung gleichmässig geordnet sein soll.

Gegen die vorstehende Anschauung ist in neuester Zeit eine andere geltend gemacht worden, indem Famintzin [2]) unternommen hat, nachzuweisen, dass bei den angiospermen Pflanzen bestimmte Gewebesysteme, nämlich ausser der Epidermis besonders das Gefässbündelsystem, überall, d. h. in allen Theilen der Pflanze je aus denselben primären Meristemschichten ihren Ursprung nehmen, welche, schon im Embryo gesondert, sich selbständig neben und zwischen einander weiterbilden, wie die Keimblätter des Thierkörpers. Die Meristemschichten, um welche es sich handelt, sind im wesentlichen die von uns oben unterschiedenen. Ueber die Betheiligung des Dermatogens an der Gewebebildung kann keine Meinungsverschiedenheit bestehen, es fragt sich daher in der Hauptsache nur, ob das Gefässbündelsystem überall, d. h. in der ganzen Pflanze, aus der gleichen primären Meristemschicht entspringt. In Stamm und Wurzel ist, wenn man von einzelnen Controversen absieht, das Plerom oder eine bestimmte Region desselben der Initialtheil für alle Gefässbündel oder für die Hauptmasse derselben. Es fragt sich daher, ob die Theile des Gefässbündelsystems, welche von dem des Stammes in die Blätter gehen und diesen angehören, auch von dem Plerom des Stammscheitels abstammen. Dies könnte nicht anders geschehen als dadurch, dass sich Auswüchse des Pleroms zwischen die anderen Schichten des jung entstehenden Blattes einschieben und mit diesen wachsen, wie es oben für das gemeinsame Wachsthum von Dermatogen und Periblem angegeben wurde. Andere Beobachter finden dies nicht, sie sagen vielmehr, dass die Gefässbündel im Blatte gleich den übrigen innern Theilen dieses aus dem primären Periblem hervorgehen, indem bestimmte Streifen dieses die entsprechende Differenzirung zeigen, und dass sie sich an die des Stammes anschliessen in Folge der Orientirung der betreffenden Periblemstreifen. [3]) Famintzin's Untersuchungen nun ergeben zwar schätzbare Aufschlüsse über Einzelvorgänge, aber kein neues Resultat für die Hauptfrage. Indem er nachweist, dass in Laubblättern, zumal von Papilionaceen, die Theile der Gefässbündel immer aus ganz bestimmten Lagen des Meristems hervorgehen, sagt er nichts neues, denn da die fertigen Gefässbündel im Blatte eine bestimmte Lage haben, muss dies auch für ihre Jugendzustände gelten. Den Nachweis, dass diese Bündel bildenden Lagen als Zweige von der betreffenden Pleromschicht des Stammes entspringen und sich zwischen die ungleichnamigen des Blattes einschieben, welchen er zur Begründung seiner Ansicht hätte führen müssen, bringt er nicht bei; vielmehr theilt er Beobachtungen mit, aus welchen das Gegentheil hervorgeht. Er gibt an, dass das Blatt besagter Papilionaceen, z. B. Trifolium-Arten, in einem bestimmten Jugendzustand aus 5 Meristemschichten besteht; die äusserste ist Dermatogen oder Epidermis, von den 4 innern sind nur die beiden innersten Ursprungsstätten für die Gefässbündel. Er

1) Vgl. Sanio, Botan. Zeitung 1864, p. 224.

2) Botan. Zeitg. 1875, 508. Beitr. zur Keimblatttheorie im Pflanzenreich, Mém. Acad. St. Pétersbourg 7. Sér. T. XXII. Vgl. auch Bot. Zeitg. 1876, 540.

3) Vgl. besonders Sanio, Bot. Ztg. 1864, l. c.

gibt aber ferner an, dass in einem früheren Jugendzustand innerhalb des Dermatogen nur eine Schicht Meristemzellen liegt — welche nach unserer obigen Darstellung dem Periblem des Vegetationspunktes entstammen muss —; und dass die späteren 4 aus Theilung der Zellen jener einen hervorgehen. Es ist klar, dass hiermit die postulirte Einschiebung ausgeschlossen ist, auf welche sich die Keimblatttheorie gründen müsste.

Mit den Verschiedenheiten der Meristemgliederung stehen jedesmal solche des fertigen Baues in Verbindung; man kann sagen selbstverständlich, weil die in den Eigenschaften des Meristems gelegenen Ursachen für das Zustandekommen des Fertigen jedesmal andere sind.

Während aber die Differenzen in der Meristemgliederung jedesmal den vorzugsweise auf Grund anderer Erscheinungen unterschiedenen Abtheilungen des Systems, zumal den grösseren Gruppen, genau entsprechen, also z. B. alle Filices und Equiseten durch die Gliederung von Stamm- und Wurzelspitze ebenso sehr, wie durch ihren Zeugungs- und embryonalen Entwicklungsprocess unter einander übereinstimmen und von andern Classen verschieden sind; verhält es sich mit dem fertigen Bau vielfach anders. Der Bau des erwachsenen Equisetumstammes hat mit dem eines Farns nicht mehr Aehnlichkeit als mit dem einer ihm möglichst entfernt verwandten angiospermen Pflanze, sowohl bezüglich der äussern Gliederung als der inneren Structur; und ähnliche Divergenzen zwischen den Eigenschaften der fertigen Pflanzen und ihren die Verwandtschaftsbeziehungen anzeigenden embryonalen- und Meristemstadien finden sich allerorten. Umgekehrt ebenso oft die Convergenz der Eigenschaften verwandtschaftlich einander fernstehender Arten, wie sie sich äusserlich so scharf ausspricht in der Aehnlichkeit der heterogensten Gewächse, welche unter gleichen Bedingungen leben, wie Wasserbewohner, Steppen- und Strandvegetation u. s. f.

Der Grund dieser Erscheinungen ist nach den Gesichtspunkten der Descendenztheorie leicht einzusehen und oft genug angegeben worden. Die thatsächliche Gestaltung einer Species wird bestimmt durch die Vererbung der Eigenschaften ihrer Stammeltern und durch die Abänderungen, welche diese Eigenschaften infolge der Einwirkungen der Aussenwelt erleiden, die Anpassungen an diese. Die ererbten Eigenschaften müssen in denjenigen Stadien der ontogenetischen Entwicklung am deutlichsten erhalten bleiben, welche durch alle Generationen am unabhängigsten von, am meisten geschützt vor den äusseren Einwirkungen sind, und dies ist mit den embryonalen und ursprünglichen Meristemstadien der Fall. Diese geben bei jeder Art die ganze Reihe ihrer Abstammungsreminiscenzen am vollständigsten und deutlichsten wieder, oder, was dasselbe ist, sie sind deutlicher nach den Abtheilungen des natürlichen Systems verschieden, als die späteren. Beeinflusst werden letztere allerdings auch durch die Vererbung. Allein die Wirkungen dieser können eher durch successive gehäufte Anpassungsabänderungen verwischt und von der ursprünglichen Richtung abgelenkt werden.

Sowohl in dem hier höchstens nebenher zu berührenden äusseren Aufbau, als in dem inneren, dem Bau- und der Anordnung der Gewebe, sind hiernach zweierlei Reihen von Erscheinungen zu unterscheiden. Einmal solche, in denen wir unmittelbare Wirkungen der Umgebung, unmittelbare Anpassungserscheinungen erkennen, weil sie bei Pflanzen der verschiedensten Verwandtschaft auftreten, sobald dieselben den gleichen Lebensbedingungen ange-

passt sind; und weil dieselben selbst bei dem nämlichen Individuum mit diesen Lebensbedingungen wechseln können. Es ist kaum nöthig, hier als Belege die verschiedenen, in den ungleichsten Verwandtschaftskreisen wiederkehrenden Formen des Wuchses und die mit diesen verbundenen anatomischen Besonderheiten aufzuführen; oder die nach bestimmten Wohnorten auffallenden Aehnlichkeiten zwischen Arten, welche einander im System möglichst fern stehen. Von letzteren seien als die prägnantesten Beispiele nur erstlich die Wasserbewohner hervorgehoben, deren von ihrer systematischen Stellung unabhängige Aehnlichkeiten in den folgenden Capiteln vielfach zu erwähnen sein werden, und bei deren amphibischen Arten die auffallendsten Verschiedenheiten des gesammten Aufbaues eintreten, je nachdem ein Individuum oder selbst ein Theil desselben in oder ausserhalb des Wassers lebt. Sodann sei hingewiesen auf die fast identische Gestalt und Structur der allermeisten, systematisch noch so differenten Pflanzen angehörenden Wurzeln und auf die Besonderheiten, welche in diesen sofort erscheinen, wo eine eigenartige Anpassung eintritt, wie z. B. bei den Luftwurzeln epiphytischer Orchideen, den Stützwurzeln der Pandaneen, Iriarteen u. s. f.

Auf der andern Seite finden sich vielfach Erscheinungen im Bau sowohl wie der Gestaltung der Vegetationsorgane, welche zwar auch abzuleiten sind von in irgend einer Epoche der phytogenetischen Entwicklung geschehenen Anpassungen, aber zur Zeit nicht auf diese ihre Ursachen sicher zurückgeführt werden können; Eigenschaften, welche zu unbekannter Zeit und aus unbekannten Ursachen erworben, auf bestimmte Reihen successiver Generationen vererbt sind und derzeit Charactere von Arten, Genera, Ordnungen und Classen darstellen, entsprechend den von Blüthen-, Embryobildung u. s. f. entnommenen. Von den näher liegenden Erscheinungen dieser Kategorie seien beispielsweise genannt die Anordnung der Gefässbündel in den Stämmen und Blättern der meisten Monocotylen und Dicotylen, der Bau der Farngefässbündel, des Holzes bei den Coniferen, den meisten Chenopodiaceen u. a.

Entsprechend dem Sprachgebrauch, welcher die Eigenschaften, durch welche sich die Abtheilungen des Systems auszeichnen, ihre Charaktere nennt, kann man die (unerklärten) Erscheinungen dieser Kategorie als (unerklärte) anatomische Charaktere bezeichnen.

Da der thatsächliche anatomische Bau einer Species selbstverständlich durch die Combination der beiden Kategorien von Eigenschaften zu Stande kommt, so ist von vornherein zu erwarten, dass derselbe — gleich der äusseren Gestaltung — bei verschiedenen Arten um so mehr übereinstimmt, je näher ihre Verwandtschaft und je gleicher ihre Anpassung. Es gibt Fälle genug, wo dies zutrifft; die Coniferen, Filices, Chenopodiaceen, Cucurbitaceen können dafür einerseits wiederum angeführt werden als Gruppen von in jeder Hinsicht ähnlichem Bau bei meist gleichartiger Anpassung; andere Gruppen mit Genera und Species sehr ungleicher Anpassung zeigen nach letzteren sehr ungleiche Structurerscheinungen, z. B. die Ranunculaceen (Ranunculus, Batrachium, Thalictrum, Clematis etc.) Primulaceen (Lysimachia, Cyclamen, Hottonia u. a).

Von dieser Regel lehrt aber jede einigermassen ausgedehntere Untersuchung zahlreiche Ausnahmen kennen, nämlich einzelne Arten oder Genera oder Gruppen, welche innerhalb ihres der Regel folgenden engeren oder weiteren Ver-

wandtschaftskreises durch besondere Eigenthümlichkeiten des Baues ausgezeichnet sind, welche zwar als ererbte Consequenzen von Anpassungen der speciellen Vorfahren der betreffenden Pflanzen aufgefasst werden müssen, auf unmittelbare Anpassungen aber nicht zurückgeführt werden können. Von den zahlreichen hierher gehörigen und in den folgenden Kapiteln zu erwähnenden Fällen seien beispielsweise genannt: der Stammbau der Aurikeln (Primula auricula u. Verw.), welcher von dem anderer, in ihrer Anpassung nicht erheblich differirender Primeln so auffallend verschieden ist; der Holzkörper von Strychnos, Wintera, u. s. f. Beispiele dieser Art zeigen, wie vorsichtig man mit der Aufstellung und Benutzung anatomischer Charaktere für grössere Systemgruppen sein, wie man sich hüten muss, solche auf den Bau von ein Paar zufällig herausgegriffenen Arten zu gründen.

Das zahlreiche Vorkommen solcher exceptioneller Fälle macht die Reihe der vergleichend zu behandelnden Erscheinungen in hohem Grade verwickelt und vereitelt den naheliegenden Versuch, die einzelnen Abschnitte, welche von den Gewebearten und ihrer Vertheilung handeln, streng entweder nach differenten Anpassungsformen, oder nach den Abtheilungen des Systems zu ordnen. Ob dieser Versuch überhaupt einmal wird gelingen können, wird von den Resultaten fernerer Untersuchungen abhängen, welche sich über ganze Familien und Classen zu erstrecken haben, ausgedehnter und zumal alle in Betracht kommenden Fragen vollständiger berücksichtigend als bisher meistens geschehen ist. Nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse bleibt auch für die Darstellung der anatomischen Eigenthümlichkeiten der nach natürlicher Verwandtschaft und nach directer Anpassung unterscheidbaren Gruppen der einzige einigermassen consequent durchführbare Gang der, von den Geweben und ihrer Anordnung auszugehen und die für die genannten beiderlei Gruppen gültigen Regeln und Ausnahmen jedesmal der allgemeinen Betrachtung jener einzuordnen.

Erster Theil.

Die Gewebearten.

Capitel I.

Zellengewebe.

Allgemeine Vorbemerkungen.

§ 1. Die allgemeinen Eigenschaften der Zellengewebe sind durch diesen oben interpretirten Namen angegeben. Der Bau der Pflanzenzelle im allgemeinen ist hier als bekannt vorausgesetzt.

Die Arten der Zellengewebe sind die Epidermis mit ihren Einzelbestandtheilen, das Parenchym mit seinen Unterarten und der Kork.

Ihre Unterscheidung geschieht in erster Linie auf Grund des Baues, ferner nach der Gestalt, Anordnung, und gegenseitigen Verbindung der Zellen.

In früheren Perioden der Pflanzenanatomie wurde die Gestalt sowohl der Zellen, als auch der hier von ihnen ausgeschlossenen Gewebeelemente ausschliesslich oder ganz vorwiegend berücksichtigt und nach derselben zwei Haupt-Kategorien der Zellgewebe (oder der Gewebe überhaupt) unterschieden: Parenchym, parenchymatische Gewebe, mit annähernd isodiametrischen Zellen resp. Elementen (parenchymatische Zellen); und Prosenchym, Pleurenchym mit vorwiegend längsgestreckten Elementen, welche untereinander seitlich und mit schräg zugeschärften oder spindelig zugespitzten Enden verbunden sind (Prosenchymzellen). Unter den ersteren wurden dann je nach der Specialgestalt eine Menge Unterformen unterschieden, wie Merenchym, tafelförmiges, sternförmiges Parenchym u. s. w., deren detaillirte Aufzählung derzeit zwecklos wäre. [1])

Man kann die Namen zur Bezeichnung der Gestalten, wie vielfach geschieht, beibehalten; besser dürfte es jedoch sein, für diese rein anschauliche Bezeichnungen je nach Bedarf zu wählen und von diesem Gesichtspunkte aus die beiden hervorgehobenen Hauptkategorien der Gestaltung einerseits isodiametrische, andrerseits längsgestreckte oder Faserzellen zu nennen.

---

1) Vgl. Meyens Phytotomie und Mohl, Vegetat. Zelle, p. 16.

In Beziehung auf den Bau der Zellen kommt ausser den besonderen Erscheinungen, nach welchen die Unterscheidung in Nachstehendem getroffen werden soll, eine Verschiedenheit allgemein vor, welche die relative Massenentwicklung einerseits der Zellwände, andrerseits des Protoplasmakörpers und Inhalts betrifft. Auf der einen Seite also Zellen mit relativ dünner Wand und reich entwickeltem Protoplasmakörper und Inhalt, durch die Bestandtheile dieser beiden — Chlorophyll, Amylum, Zucker, Inulin etc. — als die specifischen Organe der Assimilation und des Stoffwechsels charakterisirt oder vorwiegend wässerigen Zellsaft führend. Andrerseits solche, deren Protoplasmakörper und Inhalt zu Gunsten der stark verdickten, in vielen Fällen auch verholzenden Membran zurücktritt, und welche hiernach, ohne die Eigenschaften typischer Zellen und die Betheiligung an den Assimilationsprocessen aufzugeben, an den mechanischen Leistungen, der Festigung der Theile, welchen sie angehören, augenscheinlich Antheil nehmen. Das »Collenchym« in der Rinde krautiger Pflanzen, die Scheiden der Gefässbündel vieler monocotyler Wurzeln sind Beispiele für letzteres Verhalten. Man kann hiernach zwei extreme Hauptformen des Baues unterscheiden und kurz mit den durch Gesagtes interpretirten Namen zart- und dickwandige Zellen bezeichnen. Insofern mit der Wandverdickung ein — im einzelnen noch genauer zu studirender — Verholzungsprocess und durch diesen eine Härtung der Wand eintritt, soll dieselbe im Folgenden mit dem Ausdruck Sklerose bezeichnet werden.

Die verschiedenen Grade der Wandverdickung sind nicht allgemein an eine bestimmte Zellform oder an eine der aus anderweitigen Gründen hier unterschiedenen Gewebearten gebunden; es gibt isodiametrische und Faserzellen mit zarter und mit sklerotischer Wand, sklerotische Parenchym-, Epidermis-, Korkzellen u. s. f. Es gibt aber auch, wie aus dem Angegebenen schon hervorgeht, keine scharfe Grenze zwischen den beiden Hauptformen, selbst wenn man absieht von der hervorzuhebenden Thatsache, dass die Sklerose die häufigste an Zellen eintretende Erscheinung nachträglicher Metamorphose ist.

In der überwiegenden Zahl der Fälle sind die Arten und Unterarten der Zellengewebe thatsächlich scharf von einander unterschieden und von diesen Fällen strenger Differenzirung und Arbeitstheilung hat die Betrachtung auszugehen. Da aber alle aus dem wesentlich gleichartigen Meristem hervorgehen und die Zelleigenschaften allen gemeinsam verbleiben, so treten auch Fälle minder vollständiger Differenzirung und Arbeitstheilung und Uebergangsformen auf, auf deren Vorkommen von vornherein hingewiesen werden muss, und welche der scharfen Sonderung in manchen Einzelfällen wohl für immer Schwierigkeiten machen.

Von den ungleichnamigen, aus Zellenmetamorphose hervorgegangenen Gewebearten sind die Zellengewebe ungeachtet des gemeinsamen Ursprungs meist ganz scharf unterschieden. Doch kommen auch hiervon zweierlei Ausnahmen vor. Erstlich lässt sich eine scharfe Grenze nicht überall ziehen zwischen sklerotischen Zellen und Sklerenchym, welches die Zellenqualität verloren hat. Schon die häufig an Zellen eintretende nachträgliche Sklerenchym-Metamorphose muss zu Uebergangsformen führen; und in praxi ist es oft unmöglich zu entscheiden, ob die Zellqualität besteht oder fehlt. In vielen Fällen stellt sich daher die Frage, ob eine Trennung des Sklerenchyms

von den Zellengeweben überhaupt zu versuchen und soweit möglich durchzuführen sei. Die zahlreichen Vorkommnisse scharfer Differenzirung entscheiden die Frage, wie ich glaube, bejahend.

Zweitens kommen Intermediärfälle vor zwischen Zellen und den Secretbehältern, insofern die als Sekrete bezeichneten Körper, welche letztere erfüllen, wie Kalkoxalat, Harzgemenge u. a., nicht selten auch als Bestandtheile des Inhalts typischer Zellen auftreten und diese, in dem Maasse als die Menge des Sekrets zunimmt, jenen Behältern ähnlich werden. Für die Beurtheilung jener Intermediärformen und die Durchführbarkeit der Trennung beider Gewebearten gelten dieselben Erwägungen wie für das Sklerenchym. Die Schwierigkeiten der practischen Unterscheidung sind übrigens hier weit geringer als bei diesem.

Abschnitt 1.

Epidermis.

§ 2. Epidermis, Oberhaut, heisst die durch die Cuticula bedeckte, diese erzeugende Zellschicht, welche die Oberfläche mehrschichtiger Pflanzenkörper vom Beginn der Gewebesonderung an zeitlebens oder bis zum Eintritt der sie ersetzenden Korkbildung bildet.

An den Stengeln und Blättern der Angiospermen ist die Epidermis schon von der ersten, wenigzelligen Embryoanlage an scharf gesondert; sie wird hier, so lange sie im Meristemzustande verbleibt, als Dermatogenschicht bezeichnet. Diese wächst, wie pag. 8 angegeben, mit dem Stamm, seinen Blättern und Aesten als einschichtiger, sie bekleidender Zellenmantel. Sie bleibt in den weitaus meisten Fällen zeitlebens eine mit Ausnahme der Haarbildungen einfache Zellenschicht. Bei relativ wenigen angiospermen Pflanzen treten Theilungen der jungen Epidermiszellen parallel der Oberfläche, und zwar alsdann in einem ziemlich späten Entwicklungsstadium ein, aus der einfachen Zellschicht werden also zwei bis mehrere. Dieselben nehmen im Wesentlichen übereinstimmenden Bau an und werden dann als mehrschichtige Epidermis bezeichnet.

Wo die Gliederung im Scheitelmeristem eine andere als die für den Stamm der Angiospermen charakteristische ist, nimmt eine durch successive Theilungen aus ihr mit anderen Schichten gemeinsamen Initialen hervorgegangene dauernd äusserste Meristemschicht die Eigenschaften der Epidermis an; bei den mit Scheitelzelle wachsenden Pflanzen bestimmte peripherische Theilungsproducte der Segmente, bei den Gymnospermen-Wurzeln die durch die Haubenabsonderung jedesmal blossgelegten Querabschnitte der successiven Periblemschichten u. s. f. vgl. oben, pag. 14. Von einer mehrschichtigen Epidermis in dem für Stamm und Blatt der Angiospermen geltenden Sinne kann in diesen Fällen nicht die Rede sein, weil die jene charakterisirenden genetischen Verhältnisse andere sind; jene Bezeichnung kann höchstens conventionell für — übrigens kaum vorkommende — Einzelfälle angewendet werden. In einzelnen besonderen Fällen geht auch bei Angiospermen die Epidermis aus anderen Anfängen als dem Dermatogen hervor. Die Löcher (und wohl auch Lacinien) in den

Blättern mancher Aroideen entstehen durch frühzeitiges Absterben circumskripter Stücke des jungen Blatts, die ursprüngliche Epidermis der Stücke stirbt mit ab[1]. Da der fertige Rand der Löcher von Epidermis bekleidet wird, muss diese hier von den innern Schichten des jungen Blattes her ergänzt werden, was übrigens noch näher zu untersuchen bleibt. Aehnliche, jedoch auch noch der Untersuchung bedürftige Verhältnisse mögen für die Ränder der Blattabschnitte bei den Palmen gelten, insofern diese Abschnitte durch Spaltung der continuirlichen jungen Lamina entstehen.[2] Bei ein- oder wenigschichtigen Theilen, wie den Blattflächen der Hymenophyllaceen[3] und Hydrilleen[4] ist die Differenzirung der Epidermis von dem Parenchym entweder null oder verwischt, man kann hier von Epidermis nur auf Grund des vorhandenen Cuticularüberzugs reden, oder, wie bei der zweischichtigen Blattlamina der Hydrilleen, auf Grund genetischer Verhältnisse. Auch bei vielschichtigen Theilen untergetauchter Wasserpflanzen tritt, wie später zu besprechen sein wird, die Differenzirung der Epidermis von dem Parenchym vielfach zurück.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist die Epidermis von den Zellen welche sie umgiebt, scharf unterschieden.

1. Gliederung der Epidermis.

§ 3. Als Theile der Epidermis sind folgende Zellenarten oder -Gruppen zu unterscheiden.

1) Epidermiszellen, Oberhautzellen.

2) Spaltöffnungs-Poren-Schliesszellen, welche paarweise einen spaltenförmigen Intercellularraum einschliessen und mit diesem die Spaltöffnung bilden.

3) Haarbildungen (Trichome).

§ 4. Epidermiszellen katexochen werden diejenigen Zellen der Epidermis genannt, deren Seitenwände in lückenlosem Verbande untereinander und mit Spaltöffnungszellen stehen. Nur bei der wenig scharf differenzirten Epidermis der Blattbasis von Osmundaceen und Isoëtes (vgl. § 9) kommen Ausnahmen hiervon vor. Mit dem Ausdruck Seitenwände sind hier alle zur Oberfläche senkrecht stehenden gemeint. Mit Rücksicht auf die Längswachsthumsachse des Gliedes höchster Ordnung, welchem sie angehören, kann daher von oberer, unterer Seitenwand und seitlichen oder Flankenwänden geredet werden; in selbstverständlichem Gegensatz zu diesen von Aussen- und Innenwänden. Die zur Oberfläche senkrechte Richtung, in welcher die Seitenwände stehen, möge die Höhe der Zelle heissen, Länge und Breite in gleichem Sinne angewendet werden, wie für das ganze Organ höchster Ordnung, welchem sie angehören.

Gestalt der Epidermiszellen (vgl. die unten folgenden Fig. 10—20).

a. Einschichtige Epidermis. Die Gesammtform der Oberhautzellen

---

1) Vgl. Trécul, Ann. sc. nat. 4. Sér. Tom. I, p. 37.

2) Vgl. Mohl, Verm. Schriften, p. 177.

3) Mettenius, Ueber d. Hymenophyllaceen in Abhandl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IX, 403.

4) Caspary, in Pringsheim's Jahrb. I. 49.

ist nach den Einzelfällen endlos mannigfaltig. In der Regel sind die beiden Flächendurchmesser gleich oder wenig verschieden bei langsam und nach 2 resp. 3 Dimensionen gleichmässig wachsenden Theilen, z. B. vielen Laubblattspreiten; der Längsdurchmesser vorwiegend entwickelt bei longitudinal gestreckten Organen, wie den meisten Stengeln, Wurzeln, schmalen linealen Blättern zumal der Monocotylen, auf den Nerven und Rippen auch wenig längsgestreckter Blätter. Selten tritt bei longitudinal gestreckten Theilen für die Epidermiszellen das Umgekehrte, nämlich vorwiegend quere Dehnung ein, wie z. B. auf den Blättern von Cycas, Encephalartos, Tradescantia crassula, Campelia, Dichorisandra [1], mancher Bromeliaceen (Pholidophyllum zonatum) und als Eigenthümlichkeit von Stengeln mit scharf abgesetzten Knoten wie Arceuthobium, Salicornia.

Der Höhendurchmesser ist in der Regel entweder erheblich kleiner als der grössere oder als beide Flächendurchmesser, die Zellen also von der Form flach auf der Oberfläche liegender Platten; oder er ist von allen Durchmessern der grösste, die Zellen daher auf die Oberfläche senkrecht gestellte Prismen; intermediäre Formen zwischen beiden genannten Extremen häufig genug. Die Seitenflächen sind eben und schneiden einander in scharfen Kanten, so dass die einzelne Zelle eckige Platten- oder Prismenform hat. In anderen, nicht minder häufigen Fällen sind sie wellig gekrümmt und gefaltet, wobei Ein- und Ausbuchtungen benachbarter Zellen genau ineinandergreifen. [2]

Der Grad der Wellung, oder undulirte und ebene Seitenwände können an den gleichnamigen Theilen einer und derselben Species, je nach der Anpassung an verschiedene umgebende Medien wechseln. Schon Meyen [3] deutet dieses (auch in anderen Beziehungen weiter zu verfolgende) Verhältniss, freilich etwas unbestimmt, für »eine grosse Menge Gentiana-Arten« an, bei welchen er die Zellen um so wellenförmiger fand, »je feuchter die Region der Atmosphäre war, in der die Pflanze gewachsen war«. Umgekehrt fand Askenasy [4] bei Ranunculus aquatilis und divaricatus an der untergetauchten Form die Epidermiszellen des Blattlappens mit ebenen, an der Landform mit stark undulirten Seiten. Auch bei den amphibischen Blättern von Marsilia und Sagittaria [5] kommen Unterschiede in der in Rede stehenden Beziehung vor.

Die Wellung erstreckt sich meistens gleichmässig über die ganze Höhe der Seitenwand, manchmal jedoch, z. B. bei Grasblättern, Equisetum, [6] nur auf den Streifen längs der Aussenkante, während die innere Partie flach ist. Aussen- und Innenfläche der Epidermiszellen sind eben oder in verschiedenem Maasse convex; letzteres entweder in der ganzen Ausdehnung einer Zelle, oder an einer (z. B. Blatt von Aloe margaritifera) oder 2 bis mehreren (Equisetum hiemale) relativ kleinen circumscripten Stellen.

Andere als die innerhalb der angegebenen Grenzen möglichen Formen sind seltener, z. B. spindelförmig gestreckte auf den Blättern von Torreya, Cerato-

1) Kraus, Bau d. Cycadeenfiedern, Pringsh. Jahrb. IV, 318.
2) Treviranus, Verm. Schr. IV, 16, Meyen, Phytotomie p. 94.
3) Phytotomie p. 95.
4) Botan. Ztg. 1870, No. 13.
5) Hildebrand, ibid. No. 1.
6) Mohl, Verm. Schriften p. 262. Mettenius, Hymenophyllaceen p. 444.

zamia (Kraus l. c.); von den oft eigenartig gestalteten Nebenzellen im Umkreis der Spaltöffnungen und Haargebilde ist unten besonders zu reden.

Eine und dieselbe Epidermisfläche zeigt vielfach lauter annähernd gleichgestaltete Epidermiszellen — z. B. viele glatte Stengel. Weit häufiger aber finden sich auf der gleichen Fläche erhebliche Verschiedenheiten und zwar: α) nach dem Relief der Oberfläche und (vielfach hiermit im Zusammenhang) der Vertheilung der Spaltöffnungen und Haare; bei kantigen und riefigen Stengeln also nach den Kanten oder Riefen einerseits und den Flächen oder Furchen andrerseits; bei flachen Blättern und blattartigen Organen nach den Rippen oder Nerven und den Zwischenräumen zwischen diesen; es ist eine allgemeine Regel, dass hier die Epidermiszellen über Stiel und Rippen longitudinal gestreckt und geradseitig sind, zwischen Rippen aber die Form und Richtung vorwiegender Streckung vielfach ändern[1]; ferner nach Dornen, Stacheln, Zähnen u. s. w. Von den Blättern mit gruppenweise zusammen gestellten Spaltöffnungen (Begonia, Saxifraga sarmentosa) wird unten die Rede sein.

β) Unabhängig von Relief, Spaltöffnungs- und Haarvertheilung. In diese Kategorie gehört eine Anzahl sehr verschiedenartiger Einzelfälle. In den spaltöffnungsfreien Epidermisstreifen der Blätter und grünen Stengel der meisten Gramineen besteht die Epidermis aus Längsreihen von Zellen, von denen die einen langgestreckt sind, andere, mit letzteren ziemlich regelmässig abwechselnd, kurz, d. h. breiter oder höchstens so breit als lang. Die kurzen stehen zwischen 2 langen einzeln oder paarweise oder zu dreien übereinander; in den beiden letzteren Fällen findet wiederum vielfach die Ungleichheit statt, dass die obere, resp. mittlere von der oder den anderen durch Gestalt und Structur unterschieden ist.[2]

In den spaltöffnungsfreien, die peripherischen Faserbündel des Stengels und der Blätter der Cyperaceen bedeckenden Epidermisstreifen fand Duval-Jouve eine bis zwei Längsreihen der Epidermiszellen vor den übrigen ausgezeichnet durch weniger vorragende Aussenwand und dafür in Form eines stark verdickten Kegels tief nach innen vorspringende Innenwand.[3]

Die in der Epidermis zerstreuten Cystolithenzellen von Urticaceen und Acanthaceen (§ 21); die langgestreckten, schlauchförmigen, gerbstoffreichen, zwischen den isodiametrisch-welligen Elementen zerstreut oder reihenweise stehenden Zellen, welche Engler[4] in der Epidermis der Saxifraga Cymbalaria und ihrer Sectionsgenossen, und von Sedum spurium fand, die in der kleinzelligen Epidermis vereinzelten grossen Zellen des Blattes von Cymodocea nodosa und rotundata[5] sind als weitere hierhergehörige Einzelfälle zu registriren. Sodann die »Interstitialstreifen« auf der Unterseite der

---

1) Vgl. Kraus, l. c. p. 309.

2) Vgl. Bot. Zeitung 1871, p. 149, Taf. I, Fig. 10, 11 (Coix) 12 (Sorghum). Pfitzer, Pringsh. Jahrb. VII, 555. Hier Angaben der ältern Beschreibungen, resp. der Entdeckung durch Treviranus (Verm. Schr. II) und Meyen (Phytotomie p. 312, Taf. III, 2, 3).

3) Duval-Jouve, in Mém. de l'acad. de Montpellier, 1872, p. 227. Die Erscheinung fand sich bei allen untersuchten Arten der Familie, aus den Genera Cladium, Rhynchospora, Fuirena, Eriophorum, Schoenus, Scirpus, Galilea, Cyperus, Carex, Kyllingia, Hypolytrum, Diplasia.

4) Botan. Zeitg. 1871, 886.

5) Magnus, Botan. Zeitg. 1871, 210.

Lamina zwischen den Nerven der Schwimmblätter, wo nicht aller, doch der meisten Marsilia-Arten[1]). Sie bestehen aus meist 3—5 Reihen Oberhautzellen, welche sich von den gewöhnlichen, mit undulirten farblosen Wänden versehenen durch gestrecktere Form, geringere Grösse, intensiv goldbraune Farbe der Wand und homogenen flüssigen Inhalt auszeichnen. Manche unten, bei den Drüsen und Haaren zu besprechende Erscheinungen schliessen sich hier unmittelbar an.

b. Mehrschichtige Epidermis[2]) kommt am einfachsten in der Form zu Stande, dass sich jede ursprüngliche Epidermiszelle durch eine oder mehr als eine tangentiale Wand theilt in Kammern, welche genau auf einander passen. In manchen Fällen betrifft solches Verhalten, man kann fast sagen zufällig, einzelne Zellen, deren im übrigen gleiche Nachbarinnen ungetheilt bleiben, wie z. B. in dem unten, Fig. 29, abgebildeten Falle von Klopstockia, dem von Pfitzer angeführten Blatte von Tradescantia zebrina; oder getheilte und ungetheilte, resp. ein- und mehrschichtige stehen in ungefähr gleicher Menge neben einander, wie bei der Blattunterseite von Passerina ericoides, den von Pfitzer angeführten Beispielen des Blattes von Pittosporum Tobira, undulatum, des Stammes von Elegia nuda, Ephedra altissima, monostachya. Zwei mit ihren Zellen auf einander passende Schichten (abgesehen von vereinzelten einschichtig, ungetheilt bleibenden Zellen) hat die Blattoberseite von Arbutus Unedo, 2—3 die von Begonia manicata (Pfitzer l. c.), 2 der Stamm von B. tomentosa[3]), 2 der von Peperomia blanda[4]). Bei den Familien, welchen die 3 letztgenannten Pflanzen angehören, den Piperaceen und Begoniaceen, ferner vielen Ficusarten (Fig. 18) kommt an den Blättern eine weit mächtiger und complicirter getheilte und entwickelte mehrschichtige Epidermis zur Ausbildung.

Für Begonia sanguinea, ricinifolia, peltata gibt Pfitzer eine 4—5 schichtige Oberhaut an, während die von B. Drègei und Fischeri an Blatt und Stamm einfach, bei B. Drègei dafür sehr grosszellig ist. Der Blattstiel von B. manicata hat einfache Epidermis, mit nur vereinzelten tangential getheilten Zellen; die Lamina oben 2—3 mit ihren Zellen auf einander passende Schichten, deren innere bedeutend höher ist als die äussere; auf der Unterfläche (Pfitzer l. c. Taf. VI, 9) 2 Schichten, die Zellen der inneren mehr als doppelt so hoch und breit als die der äusseren — letzteres in Folge davon, dass nach der beide Schichten sondernden Flächentheilung in der äusseren weitere radiale Theilung, in der inneren nur Wachsthum der Zellen ohne Theilung stattfindet.

Unter den Piperaceen ist die Blattoberseite sämmtlicher darauf untersuchter Peperomien,[5]) P. pellucida, magnoliifolia, blanda, pereskiifolia, rubella, galioides, polystachya, incana, arifolia, obtusifolia, argyracea mit mehrschichtiger Epidermis versehen, während die der Unterseite einschichtig ist. Bei P. arifolia hat sie meist nur 2, bei anderen, z. B. P. blanda, 2—4, bei P. incana 7—8, bei P. pereskiifolia 15—16 Schichten. Die hohe Schichtenzahl und, auch bei geringerer, die beträchtliche Zellengrösse in den inneren Schichten gibt der in Rede stehenden Epidermis eine gewaltige Mächtigkeit, so dass sie schon bei P. incana dicker ist als die ganze übrige Masse des dickfleischigen Blattes, bei P. magnoliifolia, rubella die übrige Blattsubstanz mehrfach, bei P. pereskiifolia bis siebenmal an Dicke übertrifft.

1) A. Braun, Monatsber. d. Berl. Acad. 1870, p. 671.
2) Treviranus, Verm. Schriften, IV, p. 11. Pfitzer, in Pringsh. Jahrb. VIII, p. 16. Taf. VI.
3) Hildebrand, Unters. über d. Stämme d. Begoniaceen p. 20, Taf. IV, 4.
4) Sanio, Bot. Zeitung 1864, p. 213.
5) Treviranus, Verm. Schr. IV, 11, Physiol. I. 449. Pfitzer, l. c. p. 26.

Je nach den Species halten Zelltheilung und Wachsthum in allen Schichten entweder gleichen Schritt, so dass alle mit ihren Zellen auf einander passen: so meist bei den zweischichtigen, aber auch bei der vielschichtigen P. pereskiifolia, wo nur die äusserste Schicht in Folge zur Fläche senkrechter Theilungen kleinzelliger und anders geordnet ist als die zahlreichen inneren (Pfitzer l. c. Taf. VI, 1); oder (z. B. P. incana) die äusseren Schichten werden durch zahlreiche zur Oberfläche senkrechte Theilungen kleinzelliger als die inneren und die Anordnung der Zellen in die successiven Schichten weniger übereinstimmend. —

Von anderen Piperaceen fand Treviranus bei Chavica maculata, Payen bei Artanthe colubrina Miq. die Epidermis der Blatt-Oberseite 2schichtig.

Aehnlich wie bei den Peperomien geht die mehrschichtige Epidermis beider Blattflächen vieler Ficusarten aus der Theilung einer ursprünglich einfachen Schicht hervor, als eine von der innersten zur äussersten Schicht hin kleinzelliger werdende Lage.

Sie ist beschrieben für F. bengalensis[1]) elastica, ulmifolia, pectinata, ferruginea, Carica, laurifolia, Neumanni, nymphaeifolia, australis, lutescens, salicifolia[2]). Ihre Mächtigkeit ist nach Species verschieden und durchschnittlich auf der unteren Blattfläche geringer als auf der obern. Einzelne der ursprünglichen Epidermiszellen bleiben ungetheilt und wachsen zu den sackförmigen, tief ins innere Blattgewebe ragenden Cystolithenzellen (§ 21) heran. Ficus lutescens und F. ulmifolia haben an der Blattoberseite eine zwei- bis dreischichtige, an der Unterseite nur einschichtige Epidermis (Schacht, l. c. p. 142, Fig. 10).

Mehrschichtige Epidermis ist ferner von Nicolai[3]) und Pfitzer (l. c.) bei den Wurzeln von Crinum bracteatum und C. americanum beschrieben worden.

Sie kommt endlich, nahe verwandt mit Haarbildungen, an manchen unten zu beschreibenden Drüsenflecken, z. B. bei Passiflora, auf den Enden der Blattzähne von Drosera u. s. w. vor. Vgl. § 18, 20.

§ 5. Spaltöffnungen (vgl. Fig. 10—18).

Zwischen den Epidermiszellen liegen in bestimmter Vertheilung Paare von Zellen, welche an den einander zugekehrten Seiten concav sind und zwischen diesen eine Spalte offen lassen. Die Spalte geht durch die ganze Höhe der Epidermis, eine offene Communication bildend zwischen dem umgebenden Medium und einem an ihrer Innenseite vorhandenen, Athemhöhle[4]) genannten Intercellularraum. Der aus dem Zellpaar mit der Spalte bestehende Apparat wird Spaltöffnung, Porus, Stoma[5]), die die Spalte begrenzenden Zellen Spaltöffnungs-, Porenzellen, Schliesszellen genannt.

Die Gesammtform der fertigen Spaltöffnung ist in der Flächenansicht (bei mittlerer Turgescenz) meist ohngefähr elliptisch; selten relativ schmal-, meist breit-elliptisch (in 162 von 174 untersuchten Fällen nach Weiss); selten ferner annähernd kreisrund[6]), die speciellen Formen je nach Species endlos mannig-

1) Treviranus, Verm. Schr. IV, 11 (1821).

2) Meyen, Phytotomie, p. 311, Müller's Archiv 1839, p. 264. — Payen, Mém. présent. à l'acad. d. sciences T. IX. — Schacht, Abhandl. Senckenb. Gesellsch. I. — Unger, Anatomie u. Physiol. p. 190. — Hofmeister, Pflanzenzelle p. 180. — Weddell, Ann. sc. nat. IV. Sér. T. II, p. 271. Pfitzer, l. c. p. 25.

3) Schriften der Physic. Oecon. Gesellsch. z. Königsberg VI, p. 73.

4) Unger, Exantheme d. Pfl. p. 43.

5) Spaltöffnungen: Sprengel, Anleitg. z. Kenntniss d. Gewächse; Bau und Natur d. Gewächse p. 180. Poren: Hedwig, Zerstr. Abhandl. p. 116, Rudolphi, Moldenhawer. Stomata: De Candolle, Organograph. végétale, I, 78. Stomatia, Link, Grundlehren, p. 108. Der später von Link und von Meyen wieder aufgenommene Name Hautdrüsen, hat kaum mehr historisches Interesse. — Geschichtliches über diese seit Malpighi und Grew (Anat. of. pl. Tab. XLVIII) vielbesprochenen Theile vgl. bei Treviranus, Physiol. I, 462. Meyen, Phytotomie, p. 97, Pflanzenphysiol. I, 271.

6) Details vgl. b. A. Weiss, in Pringsheim's Jahrb. IV, p. 123 ff.

faltig. Eine ausgezeichnete Ausnahme von der Regel bilden die unregelmässig drei- bis viereckigen bei Salvinia und Azolla[1]). Jede Schliesszelle entspricht einer (bei der gewöhnlichen Ellipsengestalt Längs-) Hälfte der Gesammtform, beide sind, bei mittlerer Turgescenz, halbmondförmig oder wurstförmig gekrümmt, mit den Enden lückenlos vereinigt, mit diesen und der convexen Seite lückenlos zwischen die umgebenden Epidermiszellen eingefügt, die concaven Seiten sind gegen einander gekehrt und begrenzen die Spalte, diese ist in den gewöhnlichen Fällen in der Richtung der Scheidewand gestreckt, mit welcher die Enden der Schliesszellen zusammenstossen; bei Azolla dagegen (Strasburger l. c.) rechtwinklig zu dieser Richtung. Der Querschnitt der Schliesszelle (Fig. 10, 11) ist im Allgemeinen rund oder von der Form einer gegen die Spalte

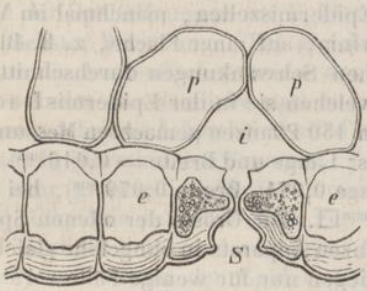


Fig. 10.

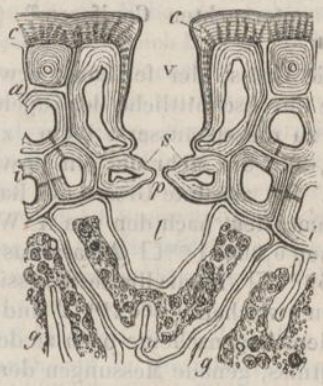


Fig. 11.

verschiedentlich geneigten Ellipse oder stumpfeckig; er hat meist an den vereinigten Enden der Zelle andere Form und dabei grössere Durchmesser als längs der Spalte. Z. B. Persoonia myrtilloides u. a. Proteaceen[2]), Cycas[3]) Psilotum, Equisetum, Coniferen, Restiaceen, Gräser, Calycanthus[4]), Scirpus, Iris etc. Längs der Spalte, aber in einiger Entfernung von derselben, laufen in den meisten Fällen an jeder Schliesszelle 2 leistenförmige Vorsprünge (der Membran angehörend, s. § 14), einer auf der Aussen-, der andere auf der Innenfläche, an den Enden der Spalte die gleichnamigen continuirlich verbunden. Die Leisten sind an ihrer gegen die Spalte sehenden Seite rinnenförmig concav, an der andern convex, an dem freien Rand scharf, auf dem Querschnitt also von der

Fig. 10. Hyacinthus orientalis, Blatt, Querschnitt, *e—e* Epidermiszellen. *s* Eingang der in der Mitte quer durchschnittenen Spaltöffnung, *i* Athemhöhle, zwischen den Parenchymzellen *p* (800). Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 11. Querschnitt durch das Blatt von Pinus Pinaster. *s* Schliesszellen, *p* Durchgang der Spaltöffnung. *v* die durch die Spaltöffnung innen begrenzte Grube. *c* Cuticularschichten. *a* Grenzlamellen zwischen den Epidermis- und den hypodermen Sklerenchymzellen. *g* Chlorophyllparenchym (800). — Aus Sachs, Lehrb.

1) Vgl. Strasburger, Pringsheim's Jahrb. V, Taf. 36. Idem, über Azolla, Taf. III.
2) Mohl, Verm. Schr. 248.
3) Kraus, l. c. 320.
4) Pfitzer, l. c.

Form spitzer Zähnchen. Die äussere Mündung, der Eingang, und die innere, der Ausgang der Spalte, sind also durch die scharfen Ränder der Leisten begrenzt; von dem Rande des Eingangs gelangt man in den zwischen den rinnigen Flächen sich erweiternden Vorhof, von dem Ausgang in den ähnlich gestalteten, meist viel kleineren Hinterhof, von dem Vorhof zum Hinterhof führt, zwischen den einander am meisten genäherten, meist den breitesten Stellen des Schliesszellenquerschnittes hindurch, der gegen beide Höfe sich erweiternde Spaltendurchgang[1]. Die Aus- und Eingangsleisten sind in Gestalt und Grösse äusserst verschieden (s. § 14), nicht selten sehr klein, zumal die Ausgangsleiste, und daher leicht zu übersehen. Selten fehlen beide oder die Ausgangsleiste wirklich. Letztere allein z. B. bei Elymus arenarius, Bromelia Caratas, Hakea saligna, ceratophylla, Banksia sp.; beide bei den meisten darauf untersuchten Coniferen[2] (Fig. 11), Cycadeen[3], Ephedra, Psilotum, Azolla[4].

Die Grösse der fertigen, erwachsenen Spaltöffnungen ist meist geringer als die durchschnittliche der zugehörigen Epidermiszellen, manchmal im Vergleich zu diesen äusserst klein, z. B. Salvinia; auf einer Fläche, z. B. Blattfläche, für die Mehrzahl mit unwesentlichen Schwankungen durchschnittlich gleich. Die absolute Grösse des Raumes, welchen sie in der Epidermisfläche einnimmt, liegt nach den von A. Weiss[5] an 150 Pflanzen gemachten Messungen zwischen 0,00011 $^{mm}\square$ (Amarantus caudatus; Länge und Breite = 0,016 ^{mm}) und 0,00459 $^{mm}\square$ (Amaryllis formosissima, Länge 0,074, Breite 0,079 ^{mm}), bei den meisten zwischen 0,0002 $^{mm}\square$ und 0,0008 $^{mm}\square$. Die Grösse der offenen Spalte steht dem Augenscheine nach zu der des ganzen Apparats in ohngefähr gleichem Verhältniss, genaue Messungen derselben liegen nur für wenige Fälle vor.

Die Grösse und Form der Spalte sowohl als des Schliesszellenapparats wechseln in den regulären Fällen an derselben Spaltöffnung mit der nach Wasserzufuhr, Wärme- und Lichteinwirkung wechselnden Turgescenz und Membranspannung der Schliesszellen selbst und der umgebenden Epidermis. Die Krümmung der Spaltenseite jener und somit die Oeffnung der Spalte kann für jeden Einzelfall bis zu einem bestimmten Maximum zunehmen und andrerseits bis zum völligen festen Verschluss der Spalte abnehmen. Mit dieser Krümmungsänderung sind Aenderungen in der Gesammtform der Schliesszellen jeweils verbunden. Nach v. Mohl bewirkt Insolation und Wasserzufuhr, nach N. Müller Wärme und Wasserzufuhr die Erweiterung der Spalte.[6] Die sehr grossen Stomata von Lilium Martagon, candidum, bulbiferum erweitern die Spalte, nach Mohl, auf eine Breite von $^1/_{170}$ ^{mm} bis $^1/_{124}$ ^{mm} am unverletzten

---

1) »Eigentliche Spaltöffnung«, v. Mohl, Bot. Zeitg. 1856, p. 697, Taf. XIII. Hier die Klarlegung der Sache. Viele gute Abbildungen bei Strasburger, Beitr. z. Entwicklungsgeschichte d. Spaltöffnungen, Pringsh. Jahrb. V, p. 297. Taf. 35—42.

2) Hildebrand, Bot. Ztg. 1860, Taf. IV. Strasburger, l. c. Fig. 145.

3) Kraus, l. c. Strasburger, Fig. 143.

4) Strasburger, Ueber Azolla, Taf. III.

5) Pringsheim's Jahrb. IV.

6) Vgl. über den hier nicht zu erörternden und noch immer nicht ganz aufgeklärten Mechanismus die grundlegende Arbeit von Mohl, Botan. Zeitg. 1856, p. 697; Sachs, Band IV, dieses Handb. p. 255. N. Müller in Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 75.

Blatte, an den Rändern abgelöster Epidermisstücke auf $^1/_{38}$ mm; am unverletzten Blatte von Zea Mais auf $^1/_{178}$ mm; an der abgelösten Epidermis von Amaryllis formosissima auf $^1/_{28}$ mm. Die Spalte bleibt hierbei stets mindestens 6- bis 7mal länger als breit. Unger[1]) gibt die Grösse der offenen Spalte für Agapanthus umbellatus auf 0,000047 mm□, für Ajuga genevensis auf 0,0000137 mm□ an.

Weit beträchtlichere Dimensionen nehmen manche der unten (§ 8) zu beschreibenden Wasserspalten, sowie die Stomata auf dem Blatte der Kaulfussien an. Letztere sind schon dem blossen Auge sichtbar als runde Löcher, die übrigens von einem anscheinend des Krümmungswechsels unfähigen Schliesszellpaare umgeben werden.

Die absolute Höhe der Schliesszellen bedarf nach dem bisher Gesagten keiner Besprechung. Im Vergleich mit den Epidermiszellen oder der mehrschichtigen Epidermis der nämlichen Fläche ist die Höhe der Schliesszellen meist gering, oft sehr klein, höchstens sind sie jenen gleich hoch (z. B. Hyacinthus orientalis[2]), Lilium candidum[3]), Helleborus niger, Fuchsia[4]) (Fig. 10). Die Lage der Spaltöffnungen zur Epidermisaussenfläche steht zu diesen Differenzen in nächster Beziehung. Bei gleicher Höhe der Schliess- und Epidermiszellen liegen die Aussenflächen beider annähernd in derselben Ebene. Bei ungleicher Höhe findet das Nämliche statt in einer Reihe von Fällen; die unter der Spaltöffnung gelegene Athemhöhle wird zunächst von den Seitenwänden der benachbarten Epidermiszellen begrenzt. Z. B. Blätter von Orchis latifolia (v. Mohl l. c.), die sehr grosszellige Blattepidermis von Commelineen (Strasburger l. c. Fig. 150), Claytonia perfoliata (l. c. Fig. 120) und viele andere.

Häufiger liegen bei ungleicher Höhe die Schliesszellen so, dass ihre Innenwände mit denen der Epidermiszellen annähernd in dieselbe Ebene fallen (vgl. Fig. 11, 18 u. a.). Sie bilden daher den Boden eines Grübchens, durch welches man von aussen zum Spalteneingang gelangt und welches, von den benachbarten Epidermiszellen rings umgrenzt, an seinem Aussenrande nicht selten durch Vorsprünge letzterer bis zu beträchtlicher Verengerung überwölbt wird. So bei der Mehrzahl derbhäutiger Blätter und grüner Stengel: Blatt von Polypodium Lingua[5]), Equiseta cryptopora (vgl. unsere Fig. 23, Sanio, Linnaea 29,385 Taf. III, Milde, Monographia Equisetor.), Coniferen[6]), Cycadeen (Kraus l. c.), Monocotyledonen, wie Aloë[7]), Agave[8]), Dasylirion, Hechtia[9]), Iris[10]), Allium, Orchideen etc., und Dicotyledonen, wie Ficus elastica[11]), australis, Proteaceen[12]), Nelumbium[13]), Dianthus Caryophyllus und viele andere.

1) Anat. u. Physiol., p. 334. 2) Strasburger, l. c. Fig. 14. 3) Mohl, l. c. Fig. 6.
4) Unger, Anat. u. Physiol. p. 190.
5) Rauter, Entw. d. Spaltöffn. von Aneimia u. Niphobolus. Mittheil. d. naturwiss. Vereins f. Steiermark, Bd. II, Heft 2 (1870).
6) Hildebrand, Bot. Ztg. 1860, Taf. IV.
7) Schacht, Lehrb. Taf. III, 24. Strasburger l. c. Fig. 114, 115.
8) Moldenhawer, Beitr. p. 103. Oudemans, Comptes rend. Acad. roy. Amsterdam Vol. XIV (1862).
9) Schacht, l. c. Taf. IV, 9, 12. Unger, Anat. u. Physiol. p. 192.
10) Unger, l. c. p. 191. Mohl, Verm. Schr. Taf. VIII.
11) Strasburger, l. c. Fig. 133.
12) v. Mohl, Ueber d. Spaltöffn. d. Proteaceen. N. Act. Acad. Leopold. XVI, II u. Verm. Schriften p. 245, Taf. VII, VIII.
13) Schleiden, Grundzüge 3. Aufl. I, p. 278.

Unabhängig von dem in Rede stehenden Höhenverhältniss kommt endlich der Fall vor, dass die umgebenden Epidermiszellen derart gegen die Spaltöffnung gedrängt sind, dass diese mehr oder minder weit über die Epidermis-Aussenfläche ins Freie ragt. Z. B. Blätter von Chrysodium vulgare[1], Aneimia Phyllitidis, hirta[2], Pholidophyllum zonatum (Fig. 12, 16), Nerium Oleander, vielen Proteaceen[3], Helleborus foetidus[4], Rhinanthus, Primula-Arten, vielen Labiaten, Pyrethrum inodorum etc.

Aus diesen leicht zu vermehrenden Beispielen ergibt sich, dass die oberflächliche Lage der Stomata für krautige, minder derbhäutige, die tiefe für lederartige, succulente, derbhäutige Theile zwar Regel, aber keineswegs ausnahmslose ist, und dass ferner sonst ähnlich beschaffene, gleichnamige Theile von Pflanzen derselben Familie, wie die derben Blätter von Proteaceen und Bromeliaceen die extremsten Verschiedenheiten zeigen können. Als instructives

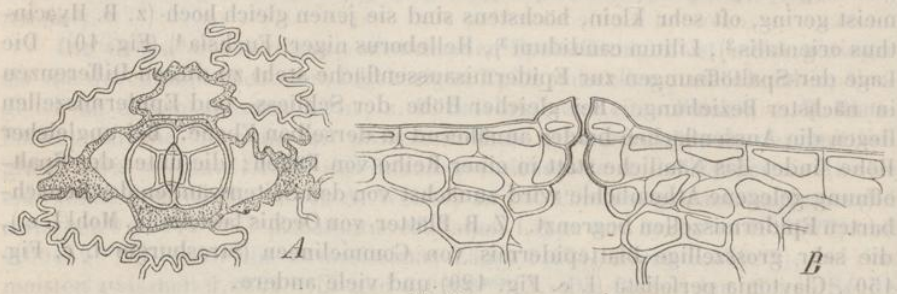


Fig. 12.

Beispiel seien hier noch genannt die zarthäutigen Blätter von Salvinia natans, deren kleine Stomata etwa in der halben Höhe der 8—9 mal höheren Epidermiszellen eingefügt sind[5].

Es ist selbstverständlich, dass die Seitenwand einer Epidermiszelle, soweit sie an eine Porenzelle grenzt, eine wenn auch in manchen Fällen geringe Gestalt- und Richtungsverschiedenheit von den nicht an Spaltöffnungen grenzenden Seitenwänden zeigen muss. Die Höhenverhältnisse der Grenzfläche ergeben sich aus dem oben Gesagten. Die Grenzfläche ist in der einen Reihe von Fällen annähernd eben und zur Oberfläche senkrecht gestellt oder schräg gegen diese geneigt, und zwar so, dass sie mit der gleichnamigen auf der andern Seite der Spaltöffnung nach der Innenfläche zu convergirt; beides bei oberflächlich liegenden, letzteres besonders bei den nach aussen vortretenden Stomata. Doch kommen auch in tiefen Gruben sitzende Stomata vor, welche mit ebener, radial

Fig. 12. Pholidophyllum zonatum, erwachsenes Blatt, Unterfläche. *A* Flächenansicht eines Epidermisstückes mit einer Spaltöffnung und ihren Nebenzellen. *B* Querschnitt, mitten durch eine Spaltöffnung; Schliesszellen durch die unter sie geschobenen seitlichen Nebenzellen nach Aussen gedrängt (390).

1) Strasburger, l. c. Fig. 47, 48.
2) l. c. Fig. 50, 57.
3) v. Mohl, Spaltöffn. d. Proteaceen l. c.
4) v. Mohl, l. c. Fig. 20, 21.
5) Strasburger, l. c. Taf. XXXVI, Fig. 29, 30.

senkrechter Fläche an ihre Nebenzellen grenzen[1]). In anderen Fällen ist die Grenzfläche gegen die Spaltöffnung hin concav und die Schliesszellen mit ihrer convexen Seite der Aushöhlung eingepasst, daher mehr oder minder vollständig von ihren Nachbarinnen umfasst. Hiermit ist wohl immer eine, wenn auch geringe Einsenkung der Spaltöffnung unter die Aussenfläche verbunden: Iris, Amaryllis formosissima[2]), Gramineen etc. etc. Bei tiefer eingesenkten Stomata (vgl. die oben genannten Beispiele), auch bei Iris und ähnlichen Fällen kommt häufig hinzu, dass die Grenzflächen schräg gegen die Aussenfläche geneigt sind, so zwar, dass sie zu beiden Seiten der Spaltöffnung nach innen zu divergiren. Die Schliesszellen kommen dann grossentheils an die Innenseite ihrer Nachbarinnen zu liegen (Vgl. unten Fig. 24, Equisetum).

Abgesehen von den soeben besprochenen Grenzflächen gegen die Spaltöffnungen sind die Nachbarzellen dieser in vielen Fällen den übrigen, nicht an Stomata grenzenden Epidermiszellen der nämlichen Fläche im Wesentlichen gleich gestaltet; z. B. Lilium, Orchis[3]), Hyacinthus, Helleborus, Paeonia, Vicia Faba, Sambucus nigra, viele Filices, Salvinia und viele andere aus den verschiedensten Familien[4]). Bei einer grossen Zahl von Epidermen, zumal der Laubblätter, ist aber andrerseits jede Spaltöffnung begrenzt von einer oder 2 oder mehreren Epidermiszellen, welche von den übrigen, nicht an Stomata grenzenden in Form und Grösse verschieden, den Schliesszellen selbst nicht selten ähnlich sind. Diese eigenartigen Nachbarzellen der Stomata werden ihre Nebenzellen, Nebenporenzellen[5]) genannt.

Ihre Flächengestalt ist im Allgemeinen intermediär zwischen den Schliesszellen und den Epidermiszellen, oder den ersteren ganz ähnlich. In letzterem Falle ist die Stellung so, dass jede Schliesszelle an ihrer ganzen convexen Seite von einer Nebenzelle umfasst wird, die Spaltöffnung daher umgeben erscheint von zwei Zellpaaren, einem die Spalte begrenzenden und einem peripherischen (z. B. Gramineen, Proteaceen und die anderen unten zu nennenden Beispiele von 2 seitlichen Nebenzellen); manchmal selbst von drei Zellpaaren, indem das erste Nebenzellpaar von einem zweiten ähnlichen umfasst wird (Hakea ceratophylla, saligna u. a.[6]).

Ist eine Höhendifferenz zwischen Schliesszellen und Epidermis vorhanden, so verhalten sich auch in dieser Hinsicht die Nebenzellen vielfach intermediär; bei erheblicher Höhendifferenz sind sie an Höhe den Schliesszellen gleich oder wenig höher und mit diesen entweder in der Aussenfläche oder im Boden des Grübchens eingefügt. Selten sind die Nebenzellen beträchtlich höher als die Epidermiszellen; so bei Scitamineen (Strelitzia ovata, Heliconia farinosa, s. Bot. Ztg. 1871, Taf. I, und unsere Fig. 28 *B*, wo sie die Spaltöffnung mit Epidermis und Hypoderma verbinden.

---

1) Restio diffusus, fasciculatus, Pfitzer in Pringsheim's Jahrb. VII, Taf. 27, Fig. 1, 5.
2) v. Mohl, Botan. Ztg. 1856, Taf. XIII, Fig. 2, 4.
3) v. Mohl, Bot. Ztg. 1856.
4) Vgl. Strasburger, l. c.
5) Cellulae laterales, H. Krocker, de pl. epidermide. Pfitzer, Pringsheim's Jahrb. VII, 536. Vgl. auch Botan. Zeitg. 1871, p. 133. — Hülfsporenzellen Strasburger, l. c.
6) v. Mohl, Spaltöffn. d. Proteaceen, l. c. Strasburger, l. c.

Die Anordnung der Nebenzellen wird am übersichtlichsten dargestellt in Verbindung mit ihrer und der Spaltöffnungen Entwicklungsgeschichte; diese soll daher hier gegeben werden.

Die Spaltöffnung selbst entsteht durch Zweitheilung einer der Epidermis angehörenden Zelle, welche ihre Mutterzelle[1]) heissen möge. Die beiden Theilungsproducte sind die Schliesszellen; indem sie, wie unten zu beschreiben sein wird, auseinanderweichen, entsteht zwischen ihnen die Spalte.

Die Bildung der Spaltöffnungen findet in der Epidermis zu Ende ihres meristematischen (Dermatogen-) Stadiums statt, auch für nächst benachbarte nicht ganz gleichzeitig, so dass man die verschiedensten Entwicklungszustände dicht bei- und durcheinander antreffen kann.

Die Anlegung der Spaltöffnungen beginnt damit, dass sich die bisher annähernd gleichartigen polyedrischen, in longitudinale Reihen oder regellos gestellten Zellen des dermatogenen Meristems, und zwar entweder alle oder die meisten, oder nur einzelne derselben theilen in zwei ungleichartige Tochterzellen. Die eine von diesen wird Anfangszelle (Initiale) der Spaltöffnung, die andere Epidermiszelle. Wo die dermatogenen Zellen Reihen bilden, ist es der Regel nach[2]) immer das scheitel- oder randsichtige Stück derselben, welches zur Anfangszelle wird. Ausnahmen hiervon sind nur unter den Abnormitäten oder Missbildungen bekannt, welche als Zwillingsspaltöffnungen unten erwähnt werden sollen. Wo die reihenweise Anordnung der Dermatogenzellen fehlt, ist auch die Orientirung der Anfangszellen unbestimmt.

Die Wand, welche die Anfangszelle abgrenzt, steht zur Epidermisfläche rechtwinklig oder ursprünglich nur wenig geneigt; sie ist entweder als ebene (Quer-) Wand zwischen zwei Seitenwänden der sie bildenden Dermatogenzelle ausgespannt; oder sie ist in der Flächenansicht bogig, bis U-förmig gekrümmt und mit ihren beiden Enden alsdann entweder einer oder zwei Seitenflächen benachbarter Epidermiszellen angesetzt; oder (wie bei Aneimia Regel) sie hat die Gestalt eines geschlossenen Ringes, welcher mit keiner Seitenwand in Berührung steht. In dem letzten Falle wird die Anfangszelle seitlich rings umgeben von einer ringförmigen, in dem vorletzten von einer mehr oder weniger hufeisenförmigen Zelle.

In dem weiteren Wachsthum treten nun folgende drei Hauptfälle ein:

1) Die Anfangszelle ist direct Mutterzelle der Spaltöffnung und die Epidermiszellen theilen sich nicht weiter. So z. B. Iris, Hyacinthus, Orchis, Sambucus nigra, Ruta graveolens, Salvinia natans, Selaginella denticulata, Asplenium furcatum; Silene inflata, Chrysodium vulgare, die zwei letzteren mit U-förmiger, die anderen mit planer Trennungswand[3]); ferner Aneimia mit der Regel nach ringförmiger Wand.

2) Die Anfangszelle ist direct Mutterzelle der Spaltöffnung. Bald nach ihrer Abgrenzung wird längs ihrer Seiten je ein (schmales) Stück der benachbarten Epidermiszellen durch eine jenen Seiten ohngefähr gleichlaufende Wand als Nebenzelle abgeschnitten, und zwar findet dies statt

a) einmal in jeder der angrenzenden Zellen; deren sind 4, zwei die Enden und je eine die Flanken der Spaltöffnung begrenzend, es finden sich daher 4 dem entsprechend gestellte Nebenzellen: Tradescantia[4])-, Commelina-Arten (Fig. 13), Pothos crassinervia (meistens), Pholidophyllum (s. Fig. 12), Heliconia farinosa[5]), Araucaria imbricata 6); oder 4, 5 und mehr: Ficus elastica (4—5) Coniferen[6]), Cycas etc., auch wohl Strelitzia ovata (Fig. 28, *A*.).

b) einmal in jeder einer Flanke angrenzenden Zelle, so dass die Spaltöffnung jederseits von einer den Schliesszellen ähnlichen Nebenzelle umfasst wird. So bei (wohl allen)

---

1) Specialmutterzelle, Strasburger, l. c.

2) Strasburger, l. c. Pfitzer, l. c.

3) Vgl. Strasburger, l. c.

4) Strasburger, l. c. Moldenhawer, Beitr. p. 94, Tab. V. Meyen, Physiol. Tab. V. Phytotomie Tab. III, 4, 5. Schleiden, Grundz. 3. Aufl I, p. 277.

5) Botan. Ztg. 1871, Taf. 1.

6) Strasburger, l. c. Hildebrand, Bot. Ztg. 1860, Taf. IV.

Gramina[1]) und den Laubtheilen anderer grasartiger Pflanzen (Carex, Cyperus, Scirpus, Juncus lamprocarpus, effusus, Luzula maxima), Stanhopea, Aloe soccotrina, nigricans, Musa Sapientum[2]) Claytonia perfoliata, Proteaceen (Protea[3]) Grevillea robusta 2), Lomatia longifolia u. a),

c) durch abermalige Theilung der nach a) und b) abgegliederten Nebenzellen entsteht in manchen Fällen ein Doppelgürtel oder jederseits ein Paar concentrischer Nebenzellen.

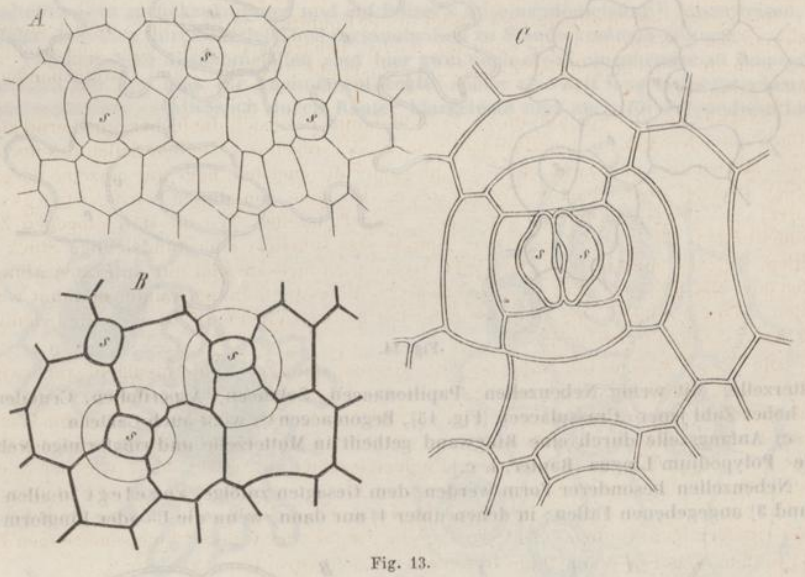


Fig. 13.

Ersteres wohl bei Dioon[4]) letzteres bei Maranta bicolor, Commelina communis, Pothos argyraea, Hakea saligna, ceratophylla und andern Proteaceen (Strasburger l. c.)

3) Die Anfangszelle ist nicht die Mutterzelle der Spaltöffnung, sie theilt sich vielmehr abermals, einmal oder successive mehrmals, und das Product dieser Theilungen ist eine Spaltöffnungsmutterzelle und eine oder mehrere Nebenzellen. Hauptformen:

a) Anfangszelle abgegrenzt durch eine bogige bis U-förmige Wand, dann getheilt durch eine dieser nahezu gleich gerichtete in Mutterzelle und hufeisenförmige Nebenzelle (Asplenium bulbiferum[5]), Pteris fiabellata (Fig. 14), cretica[6]); oder successive, durch 2—3 nach zwei Richtungen in der Fläche abwechselnde und sich schneidende Bogenwände, in Mutterzelle, umgeben von einem Gürtel (resp. theilweisen Doppelgürtel) halbring- oder hufeisenförmiger Nebenzellen. Die Längsachse der späteren Spalte wird den Sehnen der früheren Theilungsbogen parallel: Cibotium Schiedei (Hildebrand, l. c. Fig. 37—39), Mercurialis perennis, ambigua, Pharbitis hispida, Basella, Pereskia aculenta; oder sie schneidet dieselben rechtwinklig: Thymus Serpyllum, Physostegia virginiana und andere Labiaten (Strasburger l. c.). In die vorletzte Kategorie auch die Equiseten.

Fig. 13. Commelina coelestis, Blatt, Entwicklung der Spaltöffnungen und Nebenzellen. Flächenansicht. *A* sehr junger, *B* älterer Zustand, *s* in beiden die Anfangs- und zugleich Mutterzelle der Spaltöffnung. *C* erwachsen, *s* Schliesszellen. Aus Sachs, Lehrb.

---

1) Pfitzer, in Pringsheim's Jahrb. VII, 533 ff.
2) Strasburger, l. c.
3) Mohl, Spaltöffn. d. Proteaceen, l. c.
4) Kraus, l. c. p. 335.
5) Strasburger, l. c. Fig. 36—41.
6) Hildebrand, Botan. Ztg. 1866, Taf. X, Fig. 20—23.

b) Anfangszelle durch successive nach drei Richtungen in der Fläche gestellte Wände getheilt in einen einfachen oder mehrfachen Nebenzellgürtel und die von diesem umringte

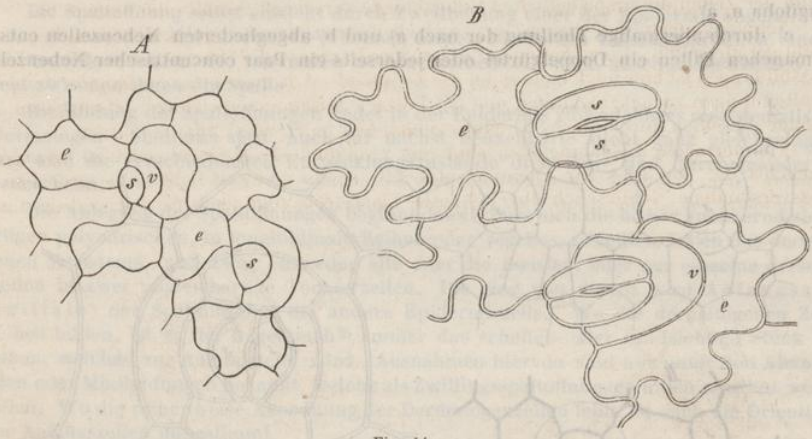


Fig. 14.

Mutterzelle. Mit wenig Nebenzellen: Papilionaceen, Solaneen, Asperifolien, Cruciferen; mit hoher Zahl jener: Crassulaceen (Fig. 15), Begoniaceen[1]), wohl auch Cacteen.

c) Anfangszelle durch eine Ringwand getheilt in Mutterzelle und ringförmige Nebenzelle: Polypodium Lingua (Rauter, l. c.).

Nebenzellen besonderer Form werden, dem Gesagten zufolge, angelegt in allen sub 2) und 3) angegebenen Fällen; in denen unter 1) nur dann, wenn die U- oder Ringform der

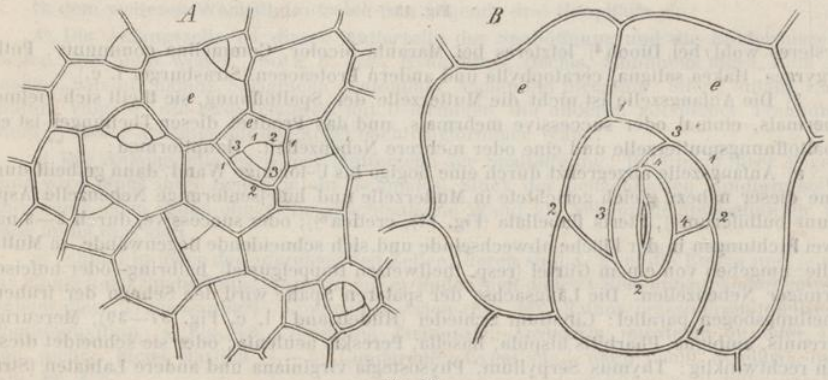


Fig. 15.

Fig. 14. Blatt von Pteris flabellata, Flächenansicht. *A* sehr jung, *e* Epidermiszellen, *v* Nebenzelle, *s* neben *v* Mutterzelle, die andere *s* Anfangszelle der Spaltöffnung. *B* fast erwachsen, *s* Schliesszellen, *v* und *e* wie bei *A*. — Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 15. Blattfläche von Sedum purpurascens. *A* jung, Anfangs- und Nebenzellen, durch Theilung der Epidermiszellen (*e*) entstehend. In drei der letzteren erst die Anfangszelle abgegrenzt, in 4 anderen diese weiter getheilt, die Ziffern bezeichnen die successiven Theilungswände. *B* fast erwachsen, *e* und Ziffern wie in *A*. — Aus Sachs, Lehrb.

1) Strasburger, l. c. Vergl. für Details diese oft citirte Arbeit. Desgleichen die nicht immer präcisen Angaben von Karelstschikoff, Zur Entw. der Spaltöffnungen. Bull. Soc. imp. de Moscou, 1866.

ersten Grenzwand besondere Gestalteigenthümlichkeiten bedingt. Die Anlage ist in den bekannten Fällen im erwachsenen Zustande immer wiederzuerkennen, jedoch mit verschiedener Schärfe, je nachdem das auf die Anlegung folgende Flächen- und Höhenwachsthum der Zellen die ursprünglichen Unterschiede verschärft, erhält oder verwischt.

Schwankungen und Uebergänge zwischen den einander nahestehenden Typen sind nicht gerade selten. Einzelheiten vergl. bei Strasburger und Pfitzer l. c. Von gelegentlichen Missbildungen ist hier noch einmal auf die Zwillings-, d.h. paarweise aneinanderstossenden Spaltöffnungen zurückzukommen und auf Pfitzer's Auseinandersetzung[1]) hinzuweisen, derzufolge dieselben durch vierlei Theilungsanomalien zu Stande kommen können.

Von normalen Ausnahmefällen sind hier zwei noch etwas eingehender zu besprechen. Zunächst der von Link für Aneimia entdeckte, später eine Zeit lang vielbesprochene und missverstandene, schliesslich durch Rauter klargelegte und auch für Polypodium Lingua

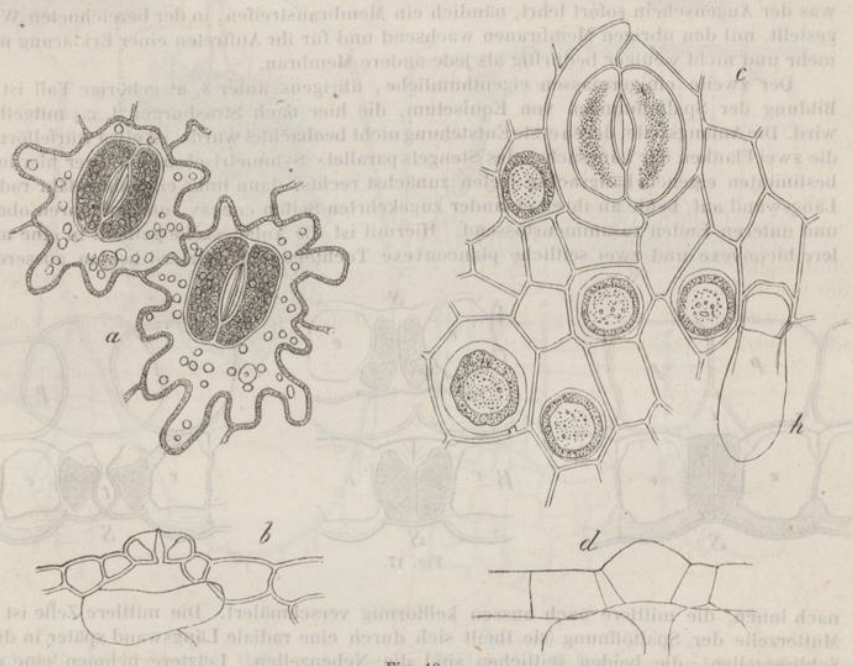


Fig. 16.

nachgewiesene Fall der von einer ringförmigen Epidermis- resp. Nebenzelle umgebenen Spaltöffnung.[2])

Das Auffallende dieser Erscheinung besteht in nichts weiterem, als dass die Wand der Mutterzelle in den regulären Fällen die Form eines senkrecht zur Oberfläche zwischen Aussen- und Innenwand gestellten, keine Seitenwand berührenden, nach innen conisch-verjüngten Ringes hat. Bei Aneimia (Fig. 16) ist sie, resp. die spätere Spaltöffnung, daher

Fig. 16. Aneimia hirta. Blatt, Epidermis. *a*, *b* erwachsen, *a* Flächenansicht, *b* senkrecht zur Fläche und mitten durch die Spaltöffnung geführter Durchschnitt (375). — *c*, *d* sehr jung (600), *c* Flächenansicht, mit einer sehr entwickelten Spaltöffnung und 5 noch ungetheilten Mutterzellen. Das Protoplasma dieser hat sich in Folge der Präparation von der zarten Membran zurückgezogen. *h* einzelliges Haar. — *d* senkrechter Durchschnitt durch eine Spaltöffnungsmutterzelle und ihre Umgebung.

---

1) Pringsheim's Jahrb. VII, p. 551.

2) Link, Ausgewählte anatom. Abbildungen Heft III, Taf. IV, 8. Oudemans, Bulletin

von einer ringförmigen Epidermis-Zelle umgeben; für Polypodium Lingua (s. oben 3, c) gilt zunächst das Gleiche, die Ringzelle ihrerseits ist in der Regel von einer hufeisenförmigen Nachbarin umfasst, von welcher sie ursprünglich durch eine U-förmige Wand getrennt wurde. Manchmal (Rauter's Fig. 18) ist aber auch diese Wand nicht U-, sondern ringförmig, die Spaltöffnung daher von 2 concentrischen Ringzellen umgeben. Bei Aneimia Phyllitidis und hirta sowohl, wie Polyp. Lingua kommt es ausnahmsweise, bei A. villosa (nach Strasburger) als Regel vor, dass die typisch ringförmigen Wände U-förmig und an eine Seitenwand angesetzt, die der fertigen Theile dann dem entsprechend geordnet sind. Es kommt ferner nicht selten vor, dass von dem einen (nach Strasburger immer randsichtigen) oder von beiden Enden der Spaltöffnung eine Membranplatte brückenartig zur nächsten Seitenwand verläuft (Fig. 16 *c*). Gegenüber den mehrfachen Erklärungs- oder Deutungsversuchen dieser Erscheinung sei bemerkt, dass sie von Anfang an nichts anderes ist, als was der Augenschein sofort lehrt, nämlich ein Membranstreifen, in der bezeichneten Weise gestellt, mit den übrigen Membranen wachsend und für ihr Auftreten einer Erklärung nicht mehr und nicht weniger bedürftig als jede andere Membran.

Der zweite einigermassen eigenthümliche, übrigens unter 3, a) gehörige Fall ist die Bildung der Spaltöffnungen von Equisetum, die hier nach Strasburger (l. c.) mitgetheilt wird. Die Anfangszelle, deren erste Entstehung nicht beobachtet wurde, ist etwa würfelförmig, die zwei Flanken der Längsachse des Stengels parallel. Symmetrisch neben ihrer hierdurch bestimmten eigenen Längsachse treten zunächst rechts, dann links eine ohngefähr radiale Längswand auf, beide an ihren einander zugekehrten Seiten concav, und mit ihren oberen und unteren Enden zusammenstossend. Hiermit ist die Anfangszelle getheilt in eine mittlere biconvexe und zwei seitliche planconvexe Tochterzellen; letztere beiden ausserdem

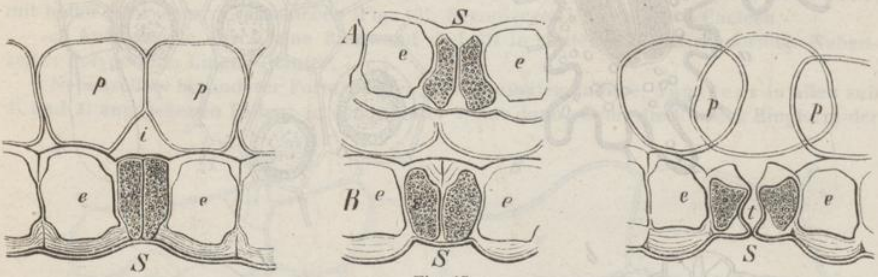


Fig. 17.

nach innen, die mittlere nach aussen keilförmig verschmälert. Die mittlere Zelle ist die Mutterzelle der Spaltöffnung (sie theilt sich durch eine radiale Längswand später in die 2 Schliesszellen), die beiden seitlichen sind die Nebenzellen. Letztere nehmen eine den Schliesszellen ganz ähnliche Form an und wölben sich über sie derart, dass sie ihre ganze Aussenfläche bedecken und nur einen engen Raum über dem eigentlichen Spalteneingang frei lassen. Daher das Bild der anscheinend einander bedeckenden doppelten Schliesszellpaare. Bei Milde's Equiseta cryptopora kommt die Einsenkung der Spaltöffnung mit ihren Nebenzellen noch hinzu (Vgl. unten, Fig. 23).

Zur Bildung der Spaltöffnung theilt sich — nach, selten vor Vollendung der letzten Theilungen, aus welchen Nebenzellen hervorgehen — die Mutterzelle in zwei Hälften, die Schliesszellen, und die Spalte entsteht, indem die Scheidewand zwischen beiden sich in ihrem Mitteltheil in zwei allmählich aus einander weichende Lamellen spaltet (Fig. 17); und zwar schreitet diese Trennung von der Mitte gegen die Enden und von dem Ein- und Aus-

Fig. 17. Entwicklung der Spaltöffnungen von Hyacinthus orientalis. Links die Mutterzelle eben getheilt, *A*, *B* successive weitere Entwicklungsstadien; rechts die Bildung der Spalte (*t*) vollendet. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 10, welche zu vergl. (800). Aus Sachs, Lehrb.

---

du Congrès de Botanique etc. à Amsterdam, 1865, p. 85. Hildebrand, Bot. Ztg. 1866, p. 245. Strasburger, in Pringsheim's Jahrb. V, l. c. und ibid. VII, p. 393 Anm. — Rauter, l. c.

gang gegen den Durchgang der künftigen Spalte zu fort.[1]) Die freien Ränder der Aus- und Eingangsleisten entsprechen der inneren und äusseren Kante der ursprünglichen Scheidewand. Die Entstehung der Athemhöhle durch Auseinanderweichen der subepidermalen Zellen geht der Bildung der Spalte voraus.

Die Spaltöffnungsmutterzelle und ihre Theilungsproducte sind den übrigen Epidermiszellen gleich hoch und liegen mit ihnen in der gleichen Fläche. Die späteren mannig-

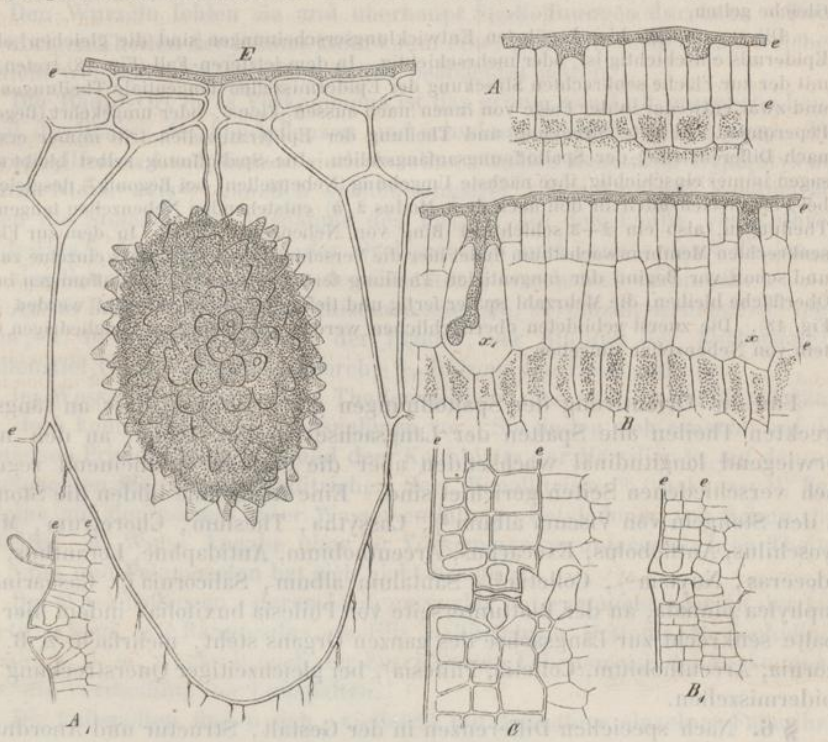


Fig. 18.

fachen Ungleichheiten der Höhe und Lage von Epidermis-, Nebenzellen und Spaltöffnungen kommen durch das auf die Theilungen folgende Wachsthum der angelegten Zellen zu Stande. Es findet hierbei wohl ausnahmslos eine Volumszunahme aller Zellen statt. Die passive Dehnung aber, welche die Epidermis heranwachsender wie erwachsener Theile

Fig. 18. Ficus elastica, Blatt, senkrechter Durchschnitt. *e—e* jedesmal die Dicke der Epidermis. *A* (600) Oberseite, A_1 (390) Unterseite desselben sehr jungen Blattes; in A_1 eine schon fertige oberflächlich bleibende Spaltöffnung und ein (vergängliches) Haar; in *A* zwei Cystolithenzellen, an der verdickten Aussenwand kenntlich, Epidermiszellen noch ungetheilt. *B* (600) Ober-, B_1 (390) Unterseite eines etwas älteren Blattes. Epidermiszellen in Theilung. In *B* ist *x* ein jüngerer, x_1 ein älterer, schon den zapfenförmigen Wandvorsprung zeigender Zustand einer Cystolithenzelle. — *C* (390) älteres Blatt, Unterseite. Theilung der nunmehr dreischichtigen Epidermis vollendet, Spaltöffnung eingesenkt, definitive Grösse und Gestalt der Theile jedoch noch nicht erreicht. — *E* Oberseite eines erwachsenen Blattes, vierschichtige Epidermis, Cystolithenzelle (375).

---

1) v. Mohl, Verm. Schriften, p. 254—257. Strasburger, l. c. p. 308. Pfitzer, Pringsheim's Jahrb. VII, l. c.

durch das innere Gewebe erleidet, bewirkt, wie Pfitzer[1]) gezeigt hat, bei den Stomata der Gräser zuletzt eine erhebliche Abnahme der absoluten Höhe und Breite des die Spalte begrenzenden Stückes der Spaltöffnungszellen (bei Zea Mais beträgt die Breite durchschnittlich bald nach dem Auftreten der Spalte 11,4 μ, später 11,6 μ, im fertigen Zustand 5,4 μ). Für die oben erwähnten übrigen Fälle, in denen der die Spalte begrenzende Theil der Schliesszellen schmäler und niedriger ist, als die verbundenen Enden, wird wohl das Gleiche gelten.

Die gesammten hier berührten Entwicklungserscheinungen sind die gleichen, ob die Epidermis einschichtig ist, oder mehrschichtig. In dem letzteren Fall (Fig. 18) treten nur, mit der zur Fläche senkrechten Streckung der Epidermiszellen tangentiale Theilungen auf, und zwar entweder in der Folge von innen nach aussen (Ficus), oder umgekehrt (Begonia, Peperomia). Besagte Streckung und Theilung der Epidermiszellen tritt immer erst ein nach Differenzirung der Spaltöffnungsanfangszellen. Die Spaltöffnung selbst bleibt so zu sagen immer einschichtig, ihre nächste Umgebung (Nebenzellen) bei Begonia[2]) desgleichen, bei Ficus treten auch in den nach dem Modus 2, a) entstehenden Nebenzellen tangentiale Theilungen, also ein 2—3 schichtiger Ring von Nebenzellen auf.[3]) In dem zur Fläche senkrechten Membranwachsthum findet hier die Verschiedenheit statt, dass einzelne zuerst, und schon vor Beginn der tangentialen Theilung fertig entwickelte Spaltöffnungen in der Oberfläche bleiben, die Mehrzahl später fertig und tief unter diese versenkt werden (Vgl. Fig. 18). Die zuerst gebildeten oberflächlichen werden von mehreren vielgliedrigen Gürteln von Nebenzellen umgeben.

Für die Orientirung der Spaltöffnungen gilt als Regel, dass an längsgestreckten Theilen alle Spalten der Längsachse parallel stehen; an den nicht vorwiegend longitudinal wachsenden aber die Spalten anscheinend regellos nach verschiedenen Seiten gerichtet sind. Eine Ausnahme bilden die Stomata an den Stengeln von Viscum album[4]), Cassytha, Thesium, Choretrum, Mida, Myoschilus, Anthobolus, Exocarpus, Arceuthobium, Antidaphne, Loranthus, Lepidoceras, Nuytsia[5]), Colletia[6]), Santalum album, Salicornia[7]), Casuarina[8]), Staphylea pinnata, an der Blattunterseite von Philesia buxifolia, indem hier die Spalte senkrecht zur Längsachse des ganzen Organs steht, mehrfach (z. B. Salicornia, Arceuthobium, Colletia, Philesia), bei gleichzeitiger Querstreckung der Epidermiszellen.

§ 6. Nach speciellen Differenzen in der Gestalt, Structur und Anordnung sind zweierlei Unterarten von Spaltöffnungen zu unterscheiden, welche in Kürze Luftspalten (resp. -Spaltöffnungen) und Wasserspalten genannt sein mögen. Beide können für sich allein oder neben einander auf einem Epidermisstücke vorkommen.

§ 7. Die Luftspalten zeigen die Spalte selbst, bei normaler Vegetation, von Luft erfüllt; sie führen von dem umgebenden Medium direct in die ebenfalls lufterfüllte Athemhöhle. Ihre Schliesszellen sind, mit Ausnahme des abnormen Falles von Kaulfussia, wohl immer wechselnder Krümmung, die Spalte

---

1) Pringsheim's Jahrb. VII, l. c.

2) Pfitzer, Ueber d. mehrschichtige Epidermis etc. Pringsheim's Jahrb. VIII, l. c.

3) Strasburger, l. c. Tab. 41, Fig. 135—138, u. unsere Fig. 18, beide von Ficus elastica.

4) v. Mohl, Bot. Ztg. 1849, Tab. IX. Chatin, Anatomie comparée des Végétaux, Plantes parasites, Tab. 80, 82.

5) Chatin, l. c. Tab. 5, 6, 57, 58, 59, 64, 69, 70, 72, 77, 78, 87, 109, 110.

6) Pfitzer, Pringsh. Jahrb. VII, 549.

7) Duval-Jouve, Bulletin d. la Soc. bot. de France, XV (1868), p. 139.

8) Loew, De Casuarinearum caulis foliique evolutione et structura, p. 35.

daher wechselnder Erweiterung fähig. Sie stellen hiernach bis zu gewissem Grad verschliessbare Oeffnungen in der Epidermis dar, durch welche die in der Pflanze enthaltene Luft mit der umgebenden in Communication steht. Ihre Anordnung und ihr Vorkommen und Fehlen ist hierdurch im Allgemeinen bestimmt.

Den Wurzeln fehlen sie und überhaupt Spaltöffnungen durchaus. Unter den übrigen Theilen der Pflanze kann kaum einer genannt werden, auf welchem sie nicht wenigstens in manchen Fällen beobachtet wären [1]).

Der Haupt-Ort ihres Vorkommens ist das grüne, von Luft umgebene Laub, zumal die Blätter der Landpflanzen und schwimmenden Wasserpflanzen. Von chlorophyllfreien Landpflanzen sind einzelne, nämlich Monotropa Hypopitys und Neottia Nidus avis [2]) gänzlich spaltöffnungsfrei. Der Lathraea Squamaria [3]) fehlen die Stomata mit Ausnahme des Pistills; auf dem Laube von Lathraea clandestina [4]) dagegen, sowie der Orobanchen [5]) und Lennoaceen [6]) finden sie sich ziemlich reichlich, auf dem der Cuscuten [5]) wenigstens vereinzelt.

An im Boden wachsenden Rhizomen sind sie, vereinzelt wenigstens, nicht selten; z. B. Kartoffelknolle in der Jugend, vor Bildung der Korkschale [7]), Knollenstiel von Herminium Monorchis [8]), Rhizom von Epipogon, etc.

Im Wasser untergetauchten Theilen fehlen Luftspalten in der Regel gänzlich, doch kommen auch hier Ausnahmen vor. Sie finden sich constant auf den submersen Primordialblättern und dem Keimblatte der Marsilien [9]), auf den untergetauchten Blättern der Callitrichen, Sect. Eucallitriche [10]); Askenasy [11]) fand einzelne auf den normal unter Wasser entfalteten Cotyledonen von Ranunculus aquatilis. A. Weiss' Angabe über ihr Vorkommen an untergetauchten Theilen von Najas und Potamogeton hat sich nicht bestätigt.

Bei Wasserpflanzen, deren Laub entweder untergetaucht oder an der Luft vegetiren kann, wie Ranunculus aquatilis, Callitricheen, Hottonia, Myriophyllum, Marsilia u. a. m. wechselt nach der bezeichneten Lebensweise das Vorkommen, resp. die Vertheilung der Luftspalten.

Die Luftspalten finden sich, vielleicht mit Ausnahme einzelner Fälle ihres

---

1) Auf den Antheren von Lilium bulbiferum gibt Rudolphi, Anat. p. 91 Spaltöffnungen an; auf denen von Capsella bursa pastoris Spaltöffnungen »im kränklichen Zustand«. Unger, Exanth. p. 127 —. Auf der Samenschale von Canna: Schleiden, Beitr. p. 10; ebenda, am Aussenrande des Samens, bei Tulipa: Czech, Bot. Ztg. 1865, p. 104. — Auf Perianthien, sowohl chlorophyllführenden wie chlorophyllfreien, sind sie bei vielen Pflanzen, bei anderen fehlen sie. Vgl. Rudolphi, Anatomie, p. 85—91. Treviranus, Verm. Schriften, p. 50. H. Krocker, de Plantar. Epidermide (1833), p. 16. A. Weiss, Verhandl. Zool. bot. Vereins in Wien 1857, und besonders Hildebrand, einige Beobachtungen aus der Pflanzen-Anatomie (1861). —

2) Rudolphi, Anatomie d. Pfl. (1807), p. 66.

3) Bowman, in Transact. Linnean Society, London. XVI.

4) Duchartre, Sur la Clandestine de l' Europe. Mém. de l' Institut de France, 1848.

5) Unger, Exantheme d. Pfl., p. 49.

6) H. Graf zu Solms-Laubach, Die Lennoaceen (Halle 1871).

7) Caspary, Bot. Ztg. 1857, p. 117.

8) Prillieux, Ann. sc. nat. 5te Sér. IV, p. 265, pl. 15.

9) A. Braun, Monatsber. d. Berlin. Academie, 1870, p. 665.

10) Hegelmaier, Monographie der Gattung Callitriche, p. 10.

11) Bot. Ztg. 1870, p. 198.

vereinzelten Vorkommens an unter Wasser getauchten Theilen, nur da, wo reichliche lufthaltige Intercellularräume in dem von der Epidermis bedeckten Gewebe sind; jedoch sind nicht überall, wo letzteres zutrifft, Spaltöffnungen. Wo luftreiches mit luftfreiem oder luftarmem Gewebe (Sklerenchym, Collenchym) abwechselt, gilt als Regel für die darüberliegende Epidermis die entsprechende Abwechselung spaltöffnungsführender und spaltöffnungsfreier Stellen. Hierher gehören die allverbreiteten Erscheinungen des Fehlens der Stomata auf den Blattrippen, ihres Vorkommens neben und zwischen diesen; ihres Fehlens auf den Riefen und Kanten riefiger Blätter, Blattstiele, Stengel, ihres Vorkommens in den damit wechselnden Flächen oder Furchen (z. B. Bromeliaceen-, Phormium-, Gras-Blätter; Stengel der Umbelliferen, Equiseten etc. etc.; spaltöffnungsführende Streifen und Flecke auf den jungen Trieben von Hedera, Juglans, Populus [1]), an den Seiten und am Grunde der Farnblattstiele (vgl. unten, Cap. IX). Das Vorkommen der Spaltöffnungen in grubigen Vertiefungen an der Blattunterfläche vieler Banksia- und Dryandra-Arten [2]) ist ein hierhergehöriger Specialfall, welcher nur dem sehr starken Vorspringen der Nerven auf der Blattunterseite sein eigenthümliches Aussehen verdankt. Auf der Blattunterseite von Nerium Oleander wechseln zwischen den Nerven spaltöffnungsfreie Stellen und spaltöffnungsreiche ab. Letztere befinden sich in tief und eng grubigen, dicht behaarten Einsenkungen der Blattfläche. [3])

Auf dem spaltöffnungsführenden Stück oder Streifen sind die Luftspalten im Uebrigen selten auf circumscripte, durch breite spaltöffnungsfreie Interstitien getrennte, alsdann auch durch besondere Form der Epidermiszellen ausgezeichnete Flecke beschränkt; so stehen auf der flachen Blattunterseite von Saxifraga sarmentosa je zahlreiche Stomata in rundlichen, ziemlich weit entfernten Gruppen; [4]) auf der Unterseite des Blattes vieler (aber nicht aller) Begonien, z. B. B. manicata, spathulata, Drègei, heracleifolia, stehen zwei bis sechs und mehr Stomata über einer grossen gemeinsamen Athemhöhle bei einander. [5])

In der Regel findet über grössere Flächen oder Streifen annähernd gleichförmige Vertheilung der Luftspalten statt. Ihre Zahl ist dabei, je nach Organ und Species — zum Theil auch nach Beschaffenheit des umgebenden Mediums — innerhalb weiter Grenzen verschieden, sowohl in Beziehung auf die Zahl der Epidermiszellen als auf einen bestimmten Flächenraum. In erster Hinsicht [6]) kommt einerseits, z. B. bei Monocotylenblättern, wie von Iris, fast auf jede Epidermiszelle eine Spaltöffnung, andrerseits, z. B. Stengel vieler Holzgewächse, Cuscuta etc., eine auf viele hundert Epidermiszellen. In der anderen Beziehung sind die für 1 $^{mm}\square$ gefundenen Maximalziffern 625 (Blattunterfläche von Olea

1) Vgl. Trécul, Comptes rendus Tom. 73, p. 45.

2) v. Mohl, Spaltöffn. d. Proteaceen, Verm. Schriften p. 245.

3) Amici, Ann. sc. nat. XXI, p. 438. H. Krocker, l. c. p. 13. Meyen, Physiol. I, 291. Vgl. Pfitzer, Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 49.

4) Treviranus, Verm. Schriften, IV, 30.

5) Viviani, Della struttura degli organ. element. 151. T. I, Fig. 4, citirt bei Treviranus, Physiol. I, 466. H. Krocker, l. c. p. 13, Fig. 39. Meyen, Physiol. I, p. 280, Tab. V. Ueber die Entwicklung der Gruppe vgl. Pfitzer, Pringsh. Jahrb. VII, 551.

6) Vgl. die Abbildungen bei Strasburger, Pringsh. Jahrb. V. Hildebrand, Bot. Ztg. 1870, Taf. I.

europaea[1]) und 716 (Blattunterfläche von Brassica Rapa[2]); für die meisten Laubblätter liegt die Ziffer zwischen 40 und 300, selten darüber und darunter.[3]) Mehrere Millimeter oder noch weiter auseinander liegen die Stomata der genannten Stengel vieler Holzgewächse, wie dies bei der Lenticellenbildung (Cap. XV.) von Sambucus, Acer u. s. w. augenfällig hervortritt. Für jeden Theil jeder Species ist eine bestimmte Durchschnittsziffer, allerdings mit nicht unbeträchtlichen individuellen Schwankungen, festzustellen, gleiches Entwicklungsalter selbstverständlich vorausgesetzt. Beispiele der individuellen Verschiedenheiten theilt Karelstschikoff mit. Auf der gleichen Fläche (dem nämlichen, nicht gemessenen Gesichtsfelde des Mikroskops) hatten 6 Blätter von Viola tricolor, jedes von einem anderen Stocke genommen, auf der Unterfläche zwischen 21 und 43, meistens zwischen 30 und 40; auf der Oberseite 0 bis 14, meistens 9 bis 13.

Unter den von Luft umgebenen Gliedern sind die chlorophyllführenden Stengel, wenn der Laubblätter entbehrend, reich an Stomata: Equisetum, Salicornia, Casuarina, Colletia, Cacteen etc.; 18 Spaltöffnungen auf 1 $^{mm}\square$ bei Cereus speciosus (Krocker). Auch belaubte, selbst relativ sehr grosse Laubflächen tragende Stengel finden sich spaltöffnungsreich, z. B. Campanula patula, jinifolia, Salvia glutinosa, Polygonum aviculare, Vicia Faba, segetalis, Epilobium palustre, Capsella Bursa Pastoris, Möhringia trinervia, Linum catharticum, Potentilla aurea und viele andere (Unger, Exanth. p. 98—137). Auch für die grünen Zweige von Holzgewächsen, wie Vaccinium Myrtillus, Rhamnus cathartica und Frangula gibt Unger zahlreiche Stomata an; Morren fand bei Prunus Mahaleb 18, Rosa damascena 36 auf 1 $^{mm}\square$; ähnliche grosse Zahlen sind bei verwandten Arten, bei Viburnum Opulus u. a. m. (Stahl, botan. Zeitg. 1873, p. 578) gefunden. Bei sehr vielen Pflanzen finden sich andrerseits sehr vereinzelte Stomata auf den Stengeln, z. B. bei Prunus domestica 7, Solanum tuberosum 4 auf 1 $^{mm}\square$, oder noch viel weniger — gar keine wohl nur in seltenen Fällen.

Aehnliches, wie für die Stengel ergibt sich aus gelegentlichen Beobachtungen für die Blattstiele.

Für die Orte ihres reichlichsten Vorkommens, die Lamina grüner Laubblätter von Land- und Luftpflanzen, liegen zahlreiche Untersuchungen über Zahl und Vertheilung vor. Den älteren Beobachtungen von Hedwig, v. Humboldt, Sprengel, den reichhaltigen von Rudolphi und anderen mehr vereinzelten, folgen in neuerer und neuester Zeit die Arbeiten von H. Krocker, Unger, A. Weiss, E. Morren, Czech, Karelstschikoff[4]). Weiss' vollstän-

1) Weiss, Unters. über die Zahlen- und Grössenverhältn. d. Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. IV, p. 124 ff.

2) Unger, Anatom. u. Physiol. p. 193.

3) Vgl. Weiss, l. c.

4) K. Sprengel, Anleitung z. Kenntn. d. Gewächse I. Unger, Exantheme der Pflanzen (1833). Anatomie u. Physiol. d. Pfl. p. 193, 334. Vgl. über die ältere Literatur Meyen, Phytotomie p. 108. E. Morren, Détermination des stomates de quelques végétaux. Bullet. Acad. Bruxelles T. XVI (1864). Czech, Ueber Zahlenverhältnisse und Vertheilung d. Spaltöffnungen. Bot. Ztg. 1865, p. 101. A. Weiss, Ueber die Zahlen- und Grössenverhältn. d. Spaltöffnungen. Pringsheim's Jahrb. Bd. IV. Karelstschikoff, Ueber d. Vertheilung der Spaltöffnungen auf d. Blättern. Bulletin Soc. hist. nat. d. Moscou, 1866. Für viele Details muss hier auf diese keineswegs überall übereinstimmenden Arbeiten verwiesen werden.

digste Statistik ergibt, dass unter 157 untersuchten Species von Landpflanzen die erwachsenen Laubblätter auf dem Raume von 1 mm□ durchschnittlich haben

weniger als	40	Stomata bei	12	Species
40—100	–	–	42	–
100—200	–	–	38	–
200—300	–	–	39	–
300—400	–	–	12	–
550	–	–	1	–
mehr als	600	–	3	–

Die Vertheilung der Luftspalten über die Blattfläche steht bei Landpflanzen mit derjenigen der luftführenden Intercellularräume in unmittelbarster Beziehung. Sie ist daher eine andere, je nachdem das Blatt bifaciale oder centrische Anordnung des Chlorophyllparenchyms zeigt und richtet sich im Einzelnen nach der Zahl und Weite der Lacunen in diesem. Vgl. Cap. IX.

Krautige, flache horizontale Blätter mit bifacialer Anordnung des Parenchyms haben der Mehrzahl nach auf beiden Flächen Spaltöffnungen. Unter 466 hierher gehörenden Species fand Karelstschikoff dies Verhältniss bei 450. Von diesen haben aber 37 nur sehr spärliche, oft nur einzelne, neben den Nerven liegende auf der Oberseite, und die Mehrzahl ist oben an Spaltöffnungen erheblich ärmer als unten.

Derbe, lederartige horizontale, ebenfalls bifaciale Blätter mit glatter glänzender Oberfläche, wie Abies pectinata, Nerium, Rhododendron, Ilex, Ficus, Begonien u. a. m. haben in der Regel ausschliesslich auf der Unterfläche Stomata; desgleichen manche derb krautige, wie Glechoma hederacea, Asperula odorata, Trollius europaeus u. a. m. (Karelstschikoff), Betula alba, Pirus communis, Carpinus etc. (Morren).

Selten kehrt sich das Verhältniss, und zwar mit der innern Blattstructur, um: krautige und selbst lederige Blätter (Pinus silvestris und Verw., Eryngium maritimum L. etc.) mit mehr Spaltöffnungen auf der oberen als auf der unteren Fläche; oder mit ausschliesslich spaltöffnungsführender oberer, spaltöffnungsfreier unterer, wie Pinus Strobus, Thuja spec., Passerina hirsuta,[1] filiformis, ericoides, und zahlreiche mit tief gefurchter Blattoberseite versehene Gramina, z. A. Aira flexuosa, Calamagrostis epigeios, Stipa pennata etc., von denen unten noch die Rede sein wird.

Vertical stehende flache Blätter und die meisten saftig-fleischigen (Crassulaceen, viele Monocotylen) sind, wenn auch nicht ausnahmslos, ihrem centrischen Bau entsprechend, beiderseits spaltöffnungsführend, gleichmässig oder mit Bevorzugung der einen oder anderen Seite.

Auf der Wasserfläche schwimmende Blätter zeigen die Stomata ausschliesslich an der Oberseite, oder doch vorzugsweise, wie Callitriche (Hegelmaier l. c.), die Schwimmblätter von Sagittaria,[2] Ranunculus sceleratus.[3]

Weitere allgemeine Regeln, oder gar Gesetze für Vertheilung und Zahlenverhältnisse lassen sich zur Zeit nicht aufstellen. Weder nach der natürlichen Verwandtschaft, noch nach der Lebensweise, noch nach den anderweiten Structurverhältnissen der Epidermis finden allgemeine durchgreifende Differenzen statt. Auch der Satz, dass, je mehr Spaltöffnungen auf einer Fläche, um so geringer ihre Grösse und umgekehrt, steht nicht ohne Ausnahme da.

Von den beobachteten Verschiedenheiten und Uebereinstimmungen sind allerdings manche zunächst nicht auf directe Anpassung zurückzuführen. So haben z. B. die oben genannten beiden Lathraeen, beide von gleicher Lebensweise, gleich gegliedert und gebaut, die eine viele, die andere keine Spaltöffnungen auf Stamm und Blättern.

Andererseits aber liefert das Vorkommen und die Vertheilung der Luftspalten viele auffallende Beispiele der Aenderung des Baues durch directe, oft individuelle Anpassung. Besonders gilt dies von den amphibischen Wasserpflanzen, und zwar zeigen diese, obgleich sie den verschiedenartigsten Familien und Genera angehören, wie Marsilia, Sagittaria, Polygonum, Callitriche, Myriophyllum, Hottonia, Nasturtium, Ranunculus, alle das gleiche

1) Caruel, Nuovo giornale botan. Italiano, I, p. 194.
2) Hildebrand, Bot. Ztg. 1870.
3) Ascherson, Bot. Ztg. 1873, 422, 631.

Verhalten: auf der gleichnamigen Fläche, wenn sie sich an der Luft entwickelt, zahlreiche Stomata; Fehlen oder Verminderung dieser bei Entwicklung unter Wasser.

Marsilia quadrifoliata und andere Arten der Gattung[1] haben, je nachdem ihr Wohnort unter Wasser steht oder nicht, schwimmende, nur mit der Oberseite an Luft grenzende, von dünnem weichem Stiel getragene Blätter, oder auf kürzerem straffem Stiel in die Luft ragende. Diese Landblätter haben auf beiden Flächen ungefähr gleich zahlreiche, etwas unter die Aussenfläche eingesenkte Stomata zwischen stark gewellten Epidermiszellen. Bei den Schwimmblättern hat nur die Oberseite Spaltöffnungen, und zwar auf dem gleichen Flächenraum mehr als doppelt so viel wie das Landblatt. Sie liegen zwischen minder undulirten Epidermiszellen (vgl. hierüber p. 33) und bei M. quadrifoliata, pubescens, diffusa, Ernesti nicht eingesenkt, bei anderen Arten wie M. Drummondii, macra eingesenkt gleich denen der Luftblätter.

Ein ähnlicher Unterschied findet statt zwischen den Luft- und Schwimmblättern von Polygonum amphibium, Nasturtium amphibium[2]. Die Petioli und Lacinien der zertheilten Blätter von Ranunculus aquatilis, divaricatus, Myriophyllum, Hottonia,[3] welche bei dem normalen untergetauchten Vorkommen spaltöffnungsfrei sind, bilden bei Entwicklung an der Luft (Landform) zahlreiche Spaltöffnungen.

Sagittaria sagittifolia hat an den Luftblättern beiderseits Stomata, unten 4—5 mal so viel als oben auf dem gleichen Flächenraum[4]; bei den Schwimmblättern sind dieselben unten sehr selten, oben zahlreich. — Bei den terrestrischen Formen der Eucallitrichen sind Stengel und beide Blattflächen reich an Stomata[5], an den untergetauchten fehlen diese dem Stengel und kommen auf den Blättern sehr vereinzelt vor, an den schwimmenden Blättern zahlreich auf der Oberseite.

Ein ähnliches Verhältniss wie bei Sagittaria findet statt bei den Luft- und den zufällig oder abnormer Weise auftretenden Schwimmblättern von Ranunculus sceleratus.

Zweifelhaft und von Rudolphi[6] bestimmt bestritten, ist eine ältere Angabe De Candolle's, derzufolge unter Wasser entwickelte Blätter von Mentha keine Spaltöffnungen haben.

Diesen Thatsachen entspricht das constante Fehlen der Spaltöffnungen auf bestimmten submersen, und ihr Vorhandensein auf terrestrischen Arten naher Verwandtschaft z. B. in der Gattung Isoëtes.

In wie weit feinere Nuancen in der Vertheilung durch Lebensweise und Vegetationsbedingungen direct verursacht sind, bedarf genauerer Untersuchungen, bei denen es, neben der experimentellen Behandlung, darauf ankommt, nicht, wie bisher meist geschehen, eine grössere Zahl beliebig herausgegriffener, sondern morphologisch nahe verwandter Pflanzen zu vergleichen. Pfitzer[7] hat für eine grössere Anzahl einheimischer Gräser auf letzterem Wege das Resultat erhalten, dass für diese Pflanzen Zahl und Vertheilung der Luftspalten zusammen mit der Oberflächenform und dem inneren Bau des ganzen Blattes, ziemlich allgemein in bestimmten Verhältnissen stehen zu dem Wasserreichthum der Standorte. Auf beiden, flachen Blattseiten kommen zahlreiche Spaltöffnungen vor bei allen untersuchten Sumpf- und Wassergräsern (9 Spec. z. B. Phragmites communis, Alopecurus geniculatus); bei zahlreichen Wiesen- und Unkrautgräsern (34 Spec. z. B. Alopecurus pratensis, Anthoxanthum odoratum, Hordeum murinum, Triticum repens); unter den letzteren stellt Festuca elatior, mit nur der Blattoberseite zukommenden Stomata, eine bemerkenswerthe Ausnahme dar. Fast alle, sehr trockene Standorte bewohnende Gräser haben scharf längsgefaltete, daher auf der Fläche tief und eng furchige Blätter und die Spaltöffnungen fast nur an den Seitenflächen der Furchen der Blattoberseite (12 Spec. z. B. Aira caryophyllea, flexuosa, Elymus arenarius, Stipa pennata). Koeleria cristata und Agrostis vulgaris

1) Hildebrand, Bot. Ztg. 1870, 1, Taf. 1. A. Braun, Monatsber. d. Berlin. Acad. 1870, p. 670. Das inconstante oder exceptionelle Verhalten von M. aegyptiaca und einigen anderen vgl. daselbst.

2) Hildebrand, l. c. Karelstschikoff, l. c.

3) Askenasy, l. c.

4) Karelstschikoff, l. c.

5) Hegelmaier, l. c.

6) Anat. d. Pfl. p. 69.

7) l. c. Pringsheim's Jahrb. VII.

haben, bei sonst der letzteren Kategorie gleichem Blattbau, allerdings auch auf der Blattunterseite zahlreiche Luftspalten. Die übrigen 14 untersuchten Arten sind Bewohner »lichter Waldstellen, sonniger Hügel und Grasplätze«; sie haben beiderseits flache Blätter, und gleich obigen Wiesengräsern zum Theil beiderseits Stomata (Avena pratensis, Holcus mollis, Phleum Boehmeri, Poa bulbosa, compressa, nemoralis, Milium effusum); zum Theil — und zwar vielleicht mit Ausnahme von Triodia lauter Schattenbewohner — nur auf der Oberseite (Brachypodium silvaticum, Festuca gigantea, heterophylla, Melica nutans, uniflora, Triodia decumbens, Triticum caninum). Milium stellt diesen gegenüber eine Ausnahme vor.

§ 8. Zahlreiche phanerogame Pflanzen der verschiedenartigsten Anpassung besitzen, meist neben den Luftspalten, andere, von diesen verschiedene Stomata, welche Wasserspalten oder -Poren heissen mögen, weil sie unter bestimmten normalen Bedingungen als Durchtrittsstellen für abgeschiedene Wassertropfen dienen, welch letztere in manchen Fällen reichliche, zu Schüppchen eintrocknende Mengen kohlensauren Kalks in Lösung halten. Dieselben sind hiernach von den Luftspalten zunächst dadurch verschieden, dass die Spalte, (nebst der darunter befindlichen Athemhöhle) wenigstens zeitweise von Wasser erfüllt wird. Sie sind ferner, soweit die Untersuchungen reichen, ausgezeichnet durch die Unbeweglichkeit der Schliesszellen, also die Unfähigkeit zu selbständiger wechselnder Erweiterung. Für viele Fälle ist dies ausser Zweifel, weil hier die Schliesszellen frühzeitig absterben (z. B. Tropaeolum, Colocasia, Aconitum u. a.), oder völlig schwinden (Hippuris, Callitriche); für andere allerdings noch der Bestätigung bedürftig. Hierzu kommt endlich noch eine oft sehr beträchtliche Differenz der Gestalt und Grösse von derjenigen der Luftspalten, falls solche auf der gleichen Epidermisfläche mit ihnen vorkommen.

Die Wasserspalten liegen immer über den Enden von Gefässbündeln, deren Bau im Cap. VIII beschrieben ist; daher meist nahe dem Blattrande, auf den Zähnen desselben und zwar in den meisten bekannten Fällen an der Oberseite dieser; seltener an anderen Stellen der Blattfläche, einzeln oder gruppenweise, im letzteren Falle oft zwischen Epidermiszellen, welche durch besondere Form und (geringe) Grösse von den übrigen unterschieden sind. Auch bei nächstverwandten Arten ist je nach der Species das eine Mal ein einzelner Porus, das andere Mal eine Gruppe von Poren vorhanden. Je höher ihre Zahl an einer Stelle, desto geringer ist durchschnittlich sowohl ihre absolute Grösse als die Grössendifferenz zwischen ihnen und den zugehörigen Luftspalten. Die absolute Grösse ist in extremen Fällen eine sehr beträchtliche, die für Luftspalten vorkommenden Maxima bei weitem übertreffende.

Nach ihrer Gestalt kann man unter den Wasserporen zwei extreme Formen unterscheiden, nämlich einerseits solche mit fast halbkreisförmigen Schliesszellen und immer ganz kleiner, kurzer Spalte (Crassula, Ficus, Saxifraga), und andrerseits solche mit sehr grosser, langer, immer weit offen anzutreffender Spalte, wie z. B. die colossalen Stomata an Aroideen-, Papaver-, Tropaeolumblättern. Von den letztern zeigen die grössten nicht selten das oben erwähnte frühzeitige Absterben der Schliesszellen.

Das Vorkommen von Wasserporen ist eine sehr verbreitete Erscheinung, auf welche wohl schon die nicht klar verständliche Angabe Trinchinettis[1]) über »glandulae periphyllae«

1) Linnaea, Literaturblatt, 11, 66.

hindeutet. Neuerdings machten besonders Mettenius[1], nach ihm Rosanoff[2], Borodin[3], Magnus[4] auf dieselbe aufmerksam.

Die Form mit relativ langer Spalte ist bei Landpflanzen bekannt von den wasseraustropfenden Blattspitzen von Aroideen: bei Colocasia antiquorum[5], Caladium odorum[6], C. esculentum[7] zwei bis drei enorm grosse weit offene Poren; die auf der Mitte der Unterseite an der fadenförmigen Blattspitze von Richardia aethiopica gelegene, wasseraustropfende Stelle hat zahlreiche weit offene Stomata, welche grösser und runder sind als die Luftspalten. Ferner sind von Dicotylen die folgenden Fälle, grösstentheils nach Mettenius, zu nennen.

Ein relativ sehr grosser, weit offener Porus findet sich auf der Spitze der Blattzähne der Fuchsien (Fuchsia globosa u. a.), der Primula sinensis (selten 2) (vgl. unten, Cap. VIII.); auf der Oberseite jedes Zahnes (resp. der Blattspitze) bei Saxifraga orientalis, cuscutaeformis, punctata, Heuchera, Mitella, Soldanella Clusii, Primula auricula, marginata, acaulis, Aconitum- und Delphinium-Arten, Eranthis; einer oder zwei ebendaselbst bei Sambucus nigra, Valeriana sambucifolia, Doronicum Pardalianches, Ribes triste, Prunus Padus; drei ebenda bei Cyclamen; eine Gruppe von 3—6 ebendaselbst, bei Ul-

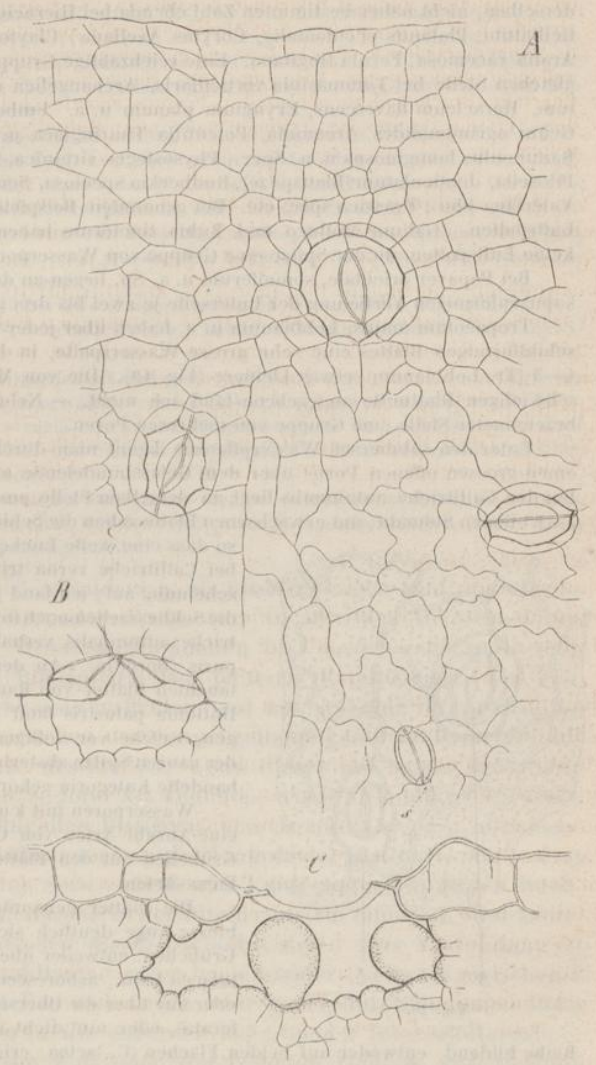


Fig. 19.

Fig. 19. Tropaeolum Lobbianum, obere Blattfläche. *A* (150), Epidermis vom Rande, über einem starken Gefässbündelende, mit 3 grossen Wasserspalten. *s* Luftspalte. *B*, *C* senkrechte Durchschnitte durch Wasserspalten und ihre nächste Umgebung (250). In *C* sind

1) Filices horti Lipsiensis p. 9. 10. 2) Bot. Ztg. 1869, p. 883.
3) Ibidem und 1870, p. 841. 4) Bot. Ztg. 1871, p. 479.
5) Duchartre, Ann. sc. nat. Ser. 4, T. XII, p. 264, pl. 17.
6) E. de la Rue, Bot. Ztg. 1866, p. 321. 7) Mettenius, l. c.

mus campestris, Carya amara, Crataegus coccinea, Helleborus niger, Geranium macrorrhizum; von 6—8 bei Crepis sibirica, Helenium autumnale, Verbesina virginica; in ohngefähr derselben, nicht näher bestimmten Zahl ebenda bei Hieracium sabaudum, Eupatorium verticillatum, Platanus occidentalis, Corylus Avellana, Claytonia linoides, Escallonia spec., Aralia racemosa, Ferula tingitana. Eine reichzählige Gruppe von Poren findet sich an der gleichen Stelle bei Tommasinia verticillaris, Archangelica officinalis, Smyrnium perfoliatum, Heracleum flavescens, Eryngium planum u. a. Umbelliferen, Cerastium glabratum, Geum agrimonioides, Aremonia, Potentilla Thuringiaca u. a. Spec., Alchemilla vulgaris, Ranunculus lanuginosus u. a. Spec., Physostegia virginica, Lycopus exaltatus, Hieracium, Pilosella, denticulatum (Blattspitze), Rudbeckia speciosa, Senecio vulgaris u. a. Compositen, Valeriana Phu., Brassica spec. etc. Bei genannten Beispielen hat die Blattoberseite auch Luftspalten. Galium Mollugo und Rubia tinctorum haben auf der Oberseite so gut wie keine Luftspalten, an der Spitze eine Gruppe von Wasserporen.

Bei Papaver orientale, somniferum u. a. Sp. liegen an den Blattzähnen in einer kleinen kapuzenförmigen Vertiefung der Unterseite je zwei bis drei grosse Poren. —

Tropaeolum majus, Lobbianum u. a. haben über jeder Nervenendigung am Rande des schildförmigen Blattes eine sehr grosse Wasserspalte, in der Nähe dieser noch 2—3 oder 4—5 (Tr. Lobbianum) etwas kleinere (Fig. 19). Die von Mettenius und Rosanoff auf der schwieligen Blattmitte angegebene fand ich nicht. — Nelumbium speciosum hat an letztbezeichneter Stelle eine Gruppe von mehreren Poren.

Unter den submersen Wasserpflanzen kennt man durch Borodin bei Callitriche verna einen grossen offenen Porus über dem Gefässbündelende an der Oberseite der Blattspitze. Bei der Callitriche autumnalis liegt an derselben Stelle am jungen Blatte eine Gruppe von 3—8 offenen Stomata; am erwachsenen Blatte gehen die Schliesszellen derselben zu Grunde, so dass eine weite Lücke in der Epidermis bleibt. Auch bei Callitriche verna tritt am älteren Blatte diese Erscheinung auf; ich fand jedoch an Monate alten Blättern die Schliesszellen noch intact. Ganz ähnlich wie bei Callitriche autumnalis verhält sich die Blattspitze von Hippuris (Borodin). An den Lappen der jungen untergetauchten Blätter von Ranunculus aquatilis, divaricatus, Hottonia palustris fand Askenasy[1]) einige Spaltöffnungen, welche vor völligem Auswachsen des Blattes mit der ganzen Spitze absterben; ob dieselben in die hier behandelte Kategorie gehören, ist fraglich.

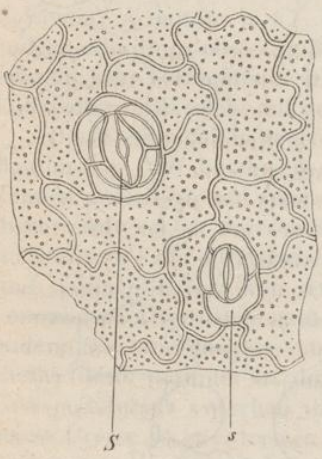


Fig. 20.

Wasserporen mit kurzen Spalten sind bekannt für eine Anzahl Arten von Crassula und Rochea, viele mit Grübchen auf den Blättern versehene Saxifraga- und Ficus-Arten.

Die Blätter genannter Crassuleen[2]) haben für das blosse Auge deutlich sichtbare runde Fleckchen oder Grübchen, entweder über beide Flächen (Crassula portulacea Lam., arborescens, cultrata, tetragona, lactea), oder nur über die Oberseite zerstreut (C. cordata, perforata), oder nur dicht innerhalb des Blattrandes eine Reihe bildend, entweder auf beiden Flächen (C. lactea, ericoides, Rochea coccinea), oder nur auf der unteren (C. lycopodioides L., C. spathulata, bei letzterer je eins unter dem Einschnitte zwischen 2 Kerbzähnen). Eine Gefässbündelendigung erstreckt sich unter die das Grübchen bekleidende Epidermis. Zwischen den kleinen und zarten Zellen dieser zer-

einige der die weite Athemhöhle umgebenden Zellen zu grossen in jene ragenden Papillen ausgewachsen. —

Fig. 20. Rochea coccinea, Epidermisstückchen vom Blattrande. *S* Wasserspalte, *s* Luftspalte, mit Nebenzellen. Die zerstreuten Punkte sind warzenförmige Vorsprünge der Aussenwände.

---

1) Bot. Ztg. 1870, p. 235.

2) Magnus. l. c.

streut, liegen bei den meisten Arten mehrere (5—8, bei C. lactea bis 25) kurzspaltige Stomata, welche kleiner sind als die Luftspalten desselben Blattes. Bei C. perforata und Rochea coccinea (Fig. 20, vgl. auch unten Cap. VIII.) besteht das ganze Grübchen aus einer die Luftspalten an Grösse übertreffenden, etwas eingesenkten Spaltöffnung. Die Luftspalten sind bei den meisten Arten reichlich zwischen den grossen Zellen der Epidermis beider Blattflächen vorhanden; bei Cr. cordata fehlen sie auf der allein die Grübchen führenden Oberseite.

Die Blätter der Saxifragen aus der Abtheilung Euaizonia haben an den Kerben ihres Randes, die der Abtheilung Kabschia Engl. und Porphyrion auf der Oberseite Grübchen, in welchen stets oder wenigstens in der Jugend des Blattes Kalk ausgeschieden wird. Der Boden derselben, gegen welchen ein Gefässbündelende läuft, ist den Crassula-Flecken gleich gebaut, zarte und kleinzellige Epidermis mit zwei (S. crustata), 2—4 (Sax. Aizoon, longifolia, Rocheliana) grossen Stomata, oder eine grosse, den Boden des Grübchens bildende Spaltöffnung (S. retusa, oppositifolia, caesia).

Die Grübchen auf der Blattoberseite einiger Ficusarten (F. neriifolia, diversifolia, Porteana, Cooperi, eriobotryoides, leucosticta u. a.) haben wesentlich dieselbe Structur wie bei Crassula.

Als hinsichtlich des Baues zweifelhaft und noch weiterer Untersuchung bedürftig seien hier anhangsweise die Oeffnungen erwähnt, welche Trécul [1]) auf grössern Stacheln an Blattrippen und -Stiel der Victoria regia beschreibt. Diese Stacheln enthalten ein unter ihrer Spitze endigendes Gefässbündelästchen und auf der Spitze selbst befindet sich ein Grübchen mit einer runden Oeffnung (ostiole).

Schliesslich ist unter Hinweisung auf spätere Capitel darauf aufmerksam zu machen, dass Ausscheidung von Wasser oder Kalklösungen über Gefässbündelenden nicht immer an die Gegenwart von Wasserporen gebunden ist.

§ 9. Andere Lücken der Epidermis als Spaltöffnungen und aus diesen hervorgegangene kommen normaler Weise nur in seltenen Ausnahmefällen vor. Im Anschluss an die Wasserporen können hier zuerst genannt werden die Risse, welche an den Blattspitzen von Gräsern (Keimpflanzen von Zea, Secale, Triticum etc.) regelmässig auftreten und aus welchen Wassertropfen ausgepresst werden. Sie entstehen durch unregelmässiges Einreissen der anfangs kapuzenförmigen Spitze des Blattes, wenn dieses mit seiner Entfaltung sich flach ausbreitet. Lücken anderer Art kommen, wie Milde und Kny [2]) fanden, auf dem Mittelstück der geflügelten Blattbasis von Osmunda regalis, cinnamomea, Claytoniana, Todea rivularis und an der Lingula der Blattbasis von Isoëtes lacustris vor. Die undulirten Seitenwände der Epidermiszellen lassen Intercellularräume zwischen sich, welche in der Flächenansicht elliptisch oder kreisrund und manchmal so gross wie die Zellen selbst sind. Ihre Vertheilung ist unregelmässig; manchmal zahlreiche nahe bei einander, selbst 2 zwischen 2 Zellen, manchmal mehrere Zellen weit keine. Sie gehen durch die ganze Höhe der Epidermis und münden in die darunter befindlichen Intercellulargänge. Sie sind erfüllt entweder von Luft oder von farbloser Gallerte unbekannten Ursprungs.

Sonstige, den Spaltöffnungen nicht zugehörige Lücken der Epidermis sind nicht anzuführen, nachdem frühere Irrthümer über Salvinia und Azolla berichtigt, die vermeintlichen, noch bei Unger [3]) reproducirten runden Poren der Pleurothallideen als eingesenkte Haar-Insertionen erwiesen sind [4]), und Luerssen neuerlichst gezeigt hat, dass die grossen, schon

1) Ann. sc. nat. 4. Sér. I, 156, pl. 13, Fig. 10.
2) Milde, Monogr. Generis Osmundae, p. 86.
3) Anat. u. Physiol. 194.
4) Meyen, in Wiegmann's Archiv, 1837, I, 419; Schleiden, ebendas. 1838, I; Beitr. p. 5.

dem blossen Auge sichtbaren Poren des Blattes von Kaulfussia typische Stomata sind, von bedeutender Grösse, weiter Oeffnung, mit collabirenden Schliesszellen und umgeben von 2—3 Ringgürteln von Nebenzellen. [1])

§ 10. Haarbildungen (Trichome, Oberhaut-Anhänge) werden bei den uns beschäftigenden Pflanzen die (nicht den Zellwänden allein angehörenden) über die Aussenfläche der Epidermis vortretenden Auswüchse genannt, welche von den Zellen der Epidermis entspringen und aus denselben entstehen.

Als typische Formen der Haargebilde können unterschieden werden: Blasen (Papulae); Haare (Pili, Setae); Schuppen (Squamae, Lepides, auch Paleae) und Zotten (Villi); Hautwarzen und Hautstacheln. Diese Formen sind charakterisirt durch einfache, nach ihren dem Sprachgebrauch des gewöhnlichen Lebens entlehnten Bezeichnungen meist selbstverständliche Gestaltverhältnisse und durch ebenso einfache Structurunterschiede: Blasen isodiametrische, meist einzellige Körper; Haare schlauch- oder fadenförmige Körper, einzellig oder Zellreihe, unverzweigt oder verästelt; Schuppen flache, häutige Gebilde, immer aus vielen, entweder in eine oder in mehrere Schichten geordneten Zellen bestehend; Zotten fadenförmige, aus 2 bis vielen Schichten resp. Reihen von Zellen bestehende Körper; Hautwarzen und Stacheln ebenso gebaut, aber nicht fadenförmig, sondern massig, derb, die Warzen stumpf, die Stacheln spitz. Intermediäre Formen und Combinationen der typischen sind häufig, sie lassen sich nach diesen nöthigenfalls leicht bezeichnen.

Man kann an jedem Haargebilde unterscheiden den Körper und den Fuss. Ersterer ist das über die Epidermisfläche nach aussen vorstehende Stück; der Fuss der innerhalb jener befindliche Theil, an Gestalt den Epidermiszellen selten gleich, zumal an Höhe dieselben häufig übertreffend, nicht selten tief unter die Innenfläche der Epidermis, in subepidermale Gewebe hineinragend.

Die Epidermiszellen, welche den Fuss umgeben, können den nicht an Haare grenzenden gleich sein; sehr oft sind sie von diesen verschieden, als Nebenzellen des Haares zu bezeichnen. Unter den mannichfachen hier vorkommenden Formen kehrt besonders häufig wieder ein den Haarfuss ring- oder rosettenartig umgebender Gürtel von Nebenzellen (Fig. 21, *B*).

Bei vielen Haaren springt rings um den Fuss oder unter diesem das subepidermale Gewebe, von Epidermis bedeckt, nach aussen vor, so dass der Fuss von einer Emergenz jenes Gewebes getragen wird. Dieselbe kann auf eine leichte Vortreibung beschränkt bleiben, welcher das Haar als seinem »bulbus« aufsitzt, oder auf einen schmalen, stielartigen Fortsatz, welcher bei vielreihigen Zotten vom Haare selbst schwer zu unterscheiden ist; auf der anderen Seite aber beträchtliche Dimensionen annehmen, wie bei den auf ihrem Scheitel ein Haar tragenden Stacheln von Dipsacus [2]), Solanum-Arten etc. oder den gefranzten Schuppen von Begonia manicata [3]).

Das gegentheilige Verhalten, der Ursprung eines Haares in einer mehr

1) De Vriese et Harting, Monogr. des Marattiacées, p. 14, Taf. V, D. — Luerssen, Bot. Ztg. 1873, No. 40.

2) Schleiden, Grundz. 3. Aufl. I, 281.

3) Vgl. Weiss, in Schr. d. zoolog.-bot. Vereins. Wien 1858.

oder minder tief grubigen Einsenkung der Oberfläche ist nicht minder verbreitet.

Kleine Haare überragen nicht immer den Rand der Einsenkung, in welcher sie stehen. Sie füllen dieselbe ganz oder selbst nur theilweise aus, wie die an den Blättern von Pleurothallideen (Pleurothallis, Stelis, Physosiphon, Nephelaphyllum, Octomeria), welche (vgl. pag. 57) von Meyen irrthümlich für Lücken der Epidermis beschrieben wurden.

Die Richtung des Haarkörpers zur tragenden Fläche wechselt aufs mannichfachste zwischen der rechtwinklig abstehenden und parallel-anliegenden.

Die Haarbildungen einer und derselben Fläche sind in den seltneren Fällen, abgesehen von geringfügigen individuellen Differenzen, alle unter einander gleich. Beispiele alle bekannten Fälle der Wurzelhaare, Laub der Elaeagneen, Bromeliaceen, Laub und Stengel von Convolvulus Cneorum etc. Weit häufiger trägt eine und dieselbe Fläche Haare verschiedener Eigenschaften, zweierlei bis fünferlei, oft dicht bei einander. Vgl. Fig. 21.

Sieht man von den mit sehr wenigen Ausnahmen (Elodea, Lemna, Ophioglosseen) allverbreiteten Wurzelhaaren und von den hier nicht näher zu berücksichtigenden Fortpflanzungsorganen ab, so sind wenige Familien durch völlige oder fast völlige Abwesenheit der Haarbildungen ausgezeichnet, wie die Equiseten, die Coniferen, die Potameen, Lemnaceen.

Den meisten Genera und Species kommen sie, allerdings in sehr verschiedenem Maasse, zu.

Verschiedene vegetative Anpassung bestimmt die An- oder Abwesenheit von Haarbildungen nicht, sie kommen bei jeglicher Anpassung vor, auch bei submersen Arten, wie Callitriche, Nymphaea, Ranunculus-Species. Dagegen scheint allerdings ihre Zahl und Ausbildung durch die Beschaffenheit der Umgebung beeinflusst zu werden, wie die Wahrnehmung andeutet, dass bei verwandten Arten und bei Individuen der gleichen Art die Behaarung zunimmt, mit der »Besonnung, Trockenheit, Luftigkeit« des Standorts. Für eine bestimmte Aussage hierüber fehlt es jedoch an sicheren Grundlagen.

In Bezug auf die Vertheilung der einzelnen Haarformen auf Familien und Genera verhält es sich ähnlich wie etwa für die Formen der Laubblätter. Einerseits grosse Uebereinstimmung der meisten einer Familie angehörenden Species und Genera, wenigstens in Bezug auf eine charakteristische Haarform, so dass man z. B. reden kann von den Borstenhaaren der Borragineen, den kurzen (Drüsen-) Kopfhaaren und -Schuppen der Labiaten, den Sternhaaren der Cruciferen, den Büschelhaaren der Malvaceen, den vielreihigen Zotten der Melastomeen, von den neben den Kopfhärchen vorhandenen zierlich verzweigten Haaren der Gattung Lavandula, den dreierlei charakteristischen Haarformen der (meisten) Hieracien u. a. m. Andrerseits in natürlichen Familien (z. B. Compositae, Labiatae) und selbst Genera (z. B. Solanum) die verschiedenartigsten, einander ausschliessenden Formen; oder eine charakteristische bestimmte Haarform wiederkehrend auf den gleichnamigen Theilen in weit auseinanderstehenden Genera und Familien, wie die Brennhaare auf dem Laub von Urticeen und Loaseen, die schildförmigen Sternhaare oder Schuppen auf dem von Oleaceen, Elaeagneen, Solanum-, Croton-, Bromeliaceen- und Farn-

species; die spindelförmigen, mit der Mitte ansitzenden, fast angedrückten Haare von Malpighiaceen und Cruciferen u. a. m.

Die Entwicklung der Haargebilde, auch der mehr- und vielzelligen, geht in den sicher beobachteten Fällen immer von einer Epidermiszelle als Initialzelle aus, welche sich über die Aussenfläche der umgebenden vorwölbt. Der innerhalb letzterer Fläche gelegene Theil wird zum Fusse, der vorgewölbte wächst zum Körper des Haares heran; und zwar erfolgt das Wachsthum, je nach dem Einzelfalle, auf das Haar bezogen, acropetal oder basipetal fortschreitend oder intercalar (Rauter). Dass bei mehr als einzelligen Formen mit dem Wachsthum Zelltheilungen verbunden und die successiven Scheidewände für jeden Fall in bestimmter Zahl und Stellung vorhanden sind, dass von den successiven Theilungen und der nach ihrer Vollendung eintretenden Vergrösserung der angelegten Zellen die definitive Gestalt und Gliederung abhängen, ist selbstverständlich. Bei zwei- bis vielreihigen Zotten, Schuppen u. s. w., deren Zellreihen sich in den Fuss fortsetzen, in diesem also aus zwei bis vielen neben einander in der Epidermis stehenden Zellen bestehen, z. B. Hieracium aurantiacum und Verwandte, beginnt die Theilung der Initialzelle senkrecht zur Epidermisfläche fast gleichzeitig mit oder doch sehr rasch nach dem Vortreten des Körpers nach aussen. Die Entwicklung der ein Haargebilde tragenden Emergenz, durch locales Wachsthum des subepidermalen Meristems und der die Haarinitiale umgebenden Epidermiszellen, beginnt später als die Anlegung des Haares selbst.

Die Anlegung der Haargebilde beginnt an Stengel und Blatt in sehr frühem Jugendzustande, an ersterem jedoch der (nicht ausnahmslosen) Regel nach nicht oberhalb der Insertionsstelle der jüngsten Blattanlage.[1] Ihr Anfang fällt auf der gleichen Fläche in einen frühern Entwicklungsabschnitt, als der der Spaltöffnungsanlegung. »Die Entstehungsfolge der Haargebilde richtet sich nach der Entwicklung des sie tragenden Pflanzentheils, jedoch nicht mit solcher Strenge, dass die Haare in der Reihenfolge ihres Erscheinens genau nach der Richtung des fortschreitenden Wachsthums des sie tragenden Blattes sich ordneten. Nicht selten sprossen zwischen bereits angelegten Haargebilden neue hervor«. Die meisten Haargebilde erreichen auf genannten Theilen auch ihre volle Ausbildung mit oder schon vor Vollendung der Knospenentfaltung. Die dichte Bedeckung mit Haaren, Schuppen, Zotten im Knospenzustande ist allbekannt. Mit der Entfaltung aus dem Knospenzustande nimmt die Dichte der Bedeckung ab, theils in Folge des Auseinanderrückens der bleibenden Haare auf der sich vergrössernden Oberfläche; anderntheils aber dadurch, dass in der Knospe vorhandene mit der Entfaltung zu Grunde gehen, an dem entfalteten Theile nur Rudimente, oder kaum diese zurücklassend[2]. Selbst Theile, welche nach der Entfaltung völlig kahl sind, können in der Knospe behaart sein, z. B. die Blätter von Ficus elastica[3] (vgl. Fig. 18 *A*, p. 47).

Es ist hiernach zu unterscheiden zwischen vergänglichen, transitorischen, der Knospe eigenen Haarbildungen und persistenten. Bei

1) Vgl. über diesen hier nicht näher zu erörternden Gegenstand: Hofmeister, Bd. I, dieses Handb. p. 411, 545, u. Rauter, Entwickl. einig. Trichomgebilde, p. 33.

2) Vgl. Hanstein, Bot. Ztg. 1867, p. 697 ff.

3) Schacht, Abhandl. d. Senckenbergischen Gesellsch. I.

letzteren wiederum, wie unten (§ 13) gezeigt werden wird, zwischen solchen, welche lebend, und anderen, welche vertrocknet persistiren.

Bei den Wurzeln findet ein von dem beschriebenen verschiedenes Verhalten statt. Es ist ausnahmslose Regel, dass hier die Haare immer an dem Stück auftreten, welches seine Entfaltung, d. h. Längsstreckung, abzuschliessen im Begriffe steht.

Die obigen Sätze sollen für die anatomische Betrachtung der Gliederung der Haargebilde die allgemeinen Gesichtspunkte angeben. Unter diese ordnet sich ein an Einzelheiten überreiches Material, welches Gegenstand vieler Arbeiten war und daher eine gewaltige Literatur aufzuweisen hat; aus älterer[1]) Zeit vorwiegend die Formen, Gliederung und die uns hier nicht beschäftigenden Functionen der Haare betreffend, aus neuerer und neuester[2]) entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen in den Vordergrund stellend. Ich gebe unten für die Zeit bis 1867 nur die Hauptarbeiten an und verweise für die vollständige Aufzählung auf die citirten Arbeiten, zumal Weiss und Martinet.

Den vielerlei Thatsachen und Meinungen gegenüber handelt es sich zunächst darum, festzustellen, was man unter Haarbildungen oder Trichomen zu verstehen hat. Zweierlei Meinungen stehen da gegen einander. Die Einen nennen nur der Epidermis — in dem § 1 bezeichneten Sinne — angehörende und aus ihr hervorgehende Auswüchse mit diesem Namen; die andern alle an der Pflanze vortretenden, charakteristisch geformten Vorsprünge, auf welche sich nicht die Begriffe oder die traditionellen Bezeichnungen Stengel, Blatt, Wurzel anwenden lassen, gleichgültig ob diese Vorsprünge der Epidermis allein angehören, oder ob sich an ihnen die subepidermalen Zellen, oder mit diesen auch das Gefässbündelsystem betheiligen. So die Stacheln der Rosen, der Smilax-, Solanum-Arten, der Stechapfelfrucht u. a. m. Der Grund für letztere Ansicht scheint mir weniger in den zu beobachtenden, als in der geschichtlichen Thatsache zu liegen, dass Auswüchse wie Stacheln und Warzen früherhin den Haarbildungen zugezählt wurden, weil man sie für zur Epidermis gehörig hielt[3]). Geht man von dieser für die meisten Fälle jetzt als irrig erwiesenen Anschauung ab, so muss auch der Begriff Trichom eingeschränkt und von ihm ausgeschlossen werden alle Vorsprünge, welche mehr als Epidermis in sich aufnehmen. Andernfalls würde vollkommen unnöthige Verwirrung in wohlbegründete Anschauungen und Beziehungen gebracht, denn so gut wie die sämmtlichen Vorsprünge der Stengel- oder Blattoberfläche müsste man auch die des Blattrandes, d. h. sämmtliche Blattzähne den Trichomen zurechnen. Hält man sich an die klar vorliegenden anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen, so kommt man einfach auf die hier gegebene Be-

---

1) Guettard, Mémoires sur les glandes des plantes etc. 11 Abhandl. in den Mémoires de l'Acad. Royale des Sciences. Paris 1745—1759. Zusammen 560 Quartseiten. Vgl. A. Weiss, l. c. — F. v. P. Schrank, Von den Nebengefässen d. Pflanzen. Halle 1794. 8°. mit 3 Tafeln. — Rudolphi, Anatomie, p. 117 ff. — P. de Candolle, Organographie végétale, I, p. 108. — B. Eble, Die Lehre von den Haaren in der gesammten organ. Natur. Bd. I. Wien 1831. (Mir nur aus Referaten bekannt). — Meyen, Secretionsorgane d. Pflanzen. Berl. 1837. — Physiologie Bd. I u. II (1838—1839). — Bahrdt, de pilis plantarum. Diss. inaug. Bonn 1849. — A. Weiss, Die Pflanzenhaare (Abdr. aus Karsten's Botan. Untersuchungen, Bd. I.). 306 Seiten, 13 Taf. 8°.

2) Hanstein, Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. Bot. Ztg. 1868. — J. Rauter, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Trichomgebilde. Wien 1871. Mit IX Tafeln. (Aus Denkschr. d. Wiener Acad. Bd. XXXI). — J. Martinet, Organes de sécrétion des végétaux. Ann. Sc. nat. 5e Série, Tom. 14 (1872) p. 91—232, pl. 8—21. — O. Uhlworm, Beitr. z. Entw. der Trichome. Bot. Ztg. 1873. — Hierher auch: N. Kauffmann, Ueber die Natur der Stacheln. Bullet. sc. nat. de Moscou. Tom. XXXII, p. 301 (1859). Warming, Sur la différence entre les trichomes et les épiblastèmes d'un ordre plus élevé. (Abdr. aus Kopenhagen. Videnskab. Meddelelser) Copenhague 1873. — C. Delbrouck, Ueber Stacheln und Dornen. Diss. Bonn 1873. — S. Suckow, Ueber Pflanzenstacheln etc. Diss. Breslau 1873. —

3) Vgl. z. B. Schleiden, Grundz. 3. Aufl. I, 271. Unger, Anat. u. Physiol. 188.

stimmung des Begriffs Haargebilde oder Trichom = Epidermisauswuchs, und die Unterscheidung desselben von den Auswüchsen, an welchen mehr als Epidermis betheiligt ist, und für welche der von Sachs (Lehrb. p. 164) vorgeschlagene Ausdruck Emergenzen passend ist.

Die Unterscheidung zwischen Haar und eigenartig gestalteter Epidermiszelle mag für manchen Einzelfall ihre Schwierigkeiten haben, z. B. in der Gattung Mesembryanthemum, wo in der Epidermis zerstreute grössere Zellen bei M. crystallinum als gewaltige Blasen nach aussen vorspringen, bei anderen Arten kaum über die Fläche vortreten. Es ist aber auch gleichgültig, ob man so oder anders sagt. Den von Uhlworm (l. c. Fig. 28—30) für Gunnera scabra dargestellten Fall von Warzen, welche von einem aus senkrecht zur Oberfläche gestreckten Zellen bestehenden Epidermisstück bedeckt werden, kann man bezeichnen, wie so eben geschehen ist, oder man kann von einer Gruppe seitlich vereinigter prismatischer, einzelliger Haare reden, oder man kann (mit Uhlworm) das ganze Epidermisstück ein vielzelliges Trichom nennen, welches alsdann eine Ausnahme bildet von der Regel des Hervorgehens jedes Trichoms aus einer Initialzelle.

Die oben aufgestellten Hauptformen der Haargebilde lassen sich, wenn man, wie bei jeder Aufstellung von Typen nothwendig ist, von den scharf charakterisirten Formen ausgeht, nach ihrer Gliederung leicht sondern und meist auch ohne sehr genaue Untersuchung nach »Habitus, Consistenz« leicht unterscheiden, ihre Unterscheidung empfiehlt sich daher auch für die Systematik, welche bisher diese Verhältnisse weniger benutzt hat, als ihr wohl nützlich wäre. An intermediären Formen fehlt es daneben freilich nicht, dieselben lassen sich aber den Typen leicht unterordnen oder anreihen; welchem ist dabei für den Einzelfall oft gleichgültig und wird durch Zweckmässigkeitsrücksichten bestimmt; man kann z. B. die flachen horizontalen Anhänge der Elaeagneen oder des Polypodium Lingua eben so gut sternförmig verzweigte, vielzellige Haare wie sternförmige Schuppen nennen; oder ein Kopfhaar mit grossem vielgliedrigem Kopfe eben so gut eine langgestielte Schuppe resp. Hautwarze.

Innerhalb der Hauptrubriken sind die Einzelformen, was Gestalt, specielle Gliederung, Richtung etc. betrifft, unglaublich mannichfaltig. Ihre detaillirte Beschreibung ist Gegenstand der speciellsten Systematik und ihre ins Einzelne gehende Classification, wenn sie auch zu Guettard's und Schrank's Zeiten Bedeutung haben mochte, würde dermalen müssige Spielerei sein. Hier seien daher nur wenige Details und einige Abbildungen (Fig. 21) zur Exemplification der Hauptformen gegeben und für weitere auf die angegebene Literatur, oder auf jede beliebige Handvoll Pflanzen verwiesen.

I. **Haare**: gestreckte Zellen oder Zellreihen, unverästelt oder verzweigt. Freie Enden nicht erheblich verbreitert oder conisch verschmälert: Fadenförmige und conische Haare; oder aber kopfig verbreitert: Kopfhaare (Pili capitati). In letzterem Falle ist der Kopf oft als Zellfläche oder Zellkörper gegliedert, also Uebergänge zu Hauptform II und III vorhanden und nach Zweckmässigkeit zu bezeichnen.

1) Fadenförmige und conische Haare.

a) Einzellige unverzweigte hieher gehörende Formen kommen zu Stande, indem sich eine Epidermiszelle mit ihrer ganzen Aussenwand oder einem Theile dieser zu cylindrischer oder conischer Aussackung über die benachbarte Fläche vorwölbt. Das ganze Haar ist eine Zelle, von der ein schlauchförmiges, verschieden grosses Stück als Körper vorsteht, das andere als Fuss in der Epidermis sitzt.

Hieher gehören sämmtliche Wurzelhaare. Sie sind in den meisten Fällen partielle Aussackungen der Aussenwand einer Epidermiszelle, bei freier Entwicklung stumpf-cylindrisch, bei Application an die festen Bodentheilchen unregelmässige Krümmungen und Gestalten annehmend,[1]) ausnahmsweise verzweigt (bei Brassica Napus von Sachs beobachtet. Lehrb. 3. Aufl. p. 88), oder zu zweien von einer Epidermiszelle entspringend. Nur bei Lycopodium[2]) sind an der Wurzel besondere Haarzellen von den übrigen Epidermiszellen unterschieden. Von vielen der ursprünglich vorhandenen gleichartigen polyedrischen Zellen wird ein Stück des grundsichtigen Endes durch eine schiefe Wand als kleine Zelle abgetrennt, diese theilt sich weiter in 2—4 Zellen, deren jede zu einem Haare auswächst;

1) Sachs, Exp. Physiol. p. 186.
2) Nägeli u. Leitgeb, Bau und Wachsthum der Wurzeln, p. 124.

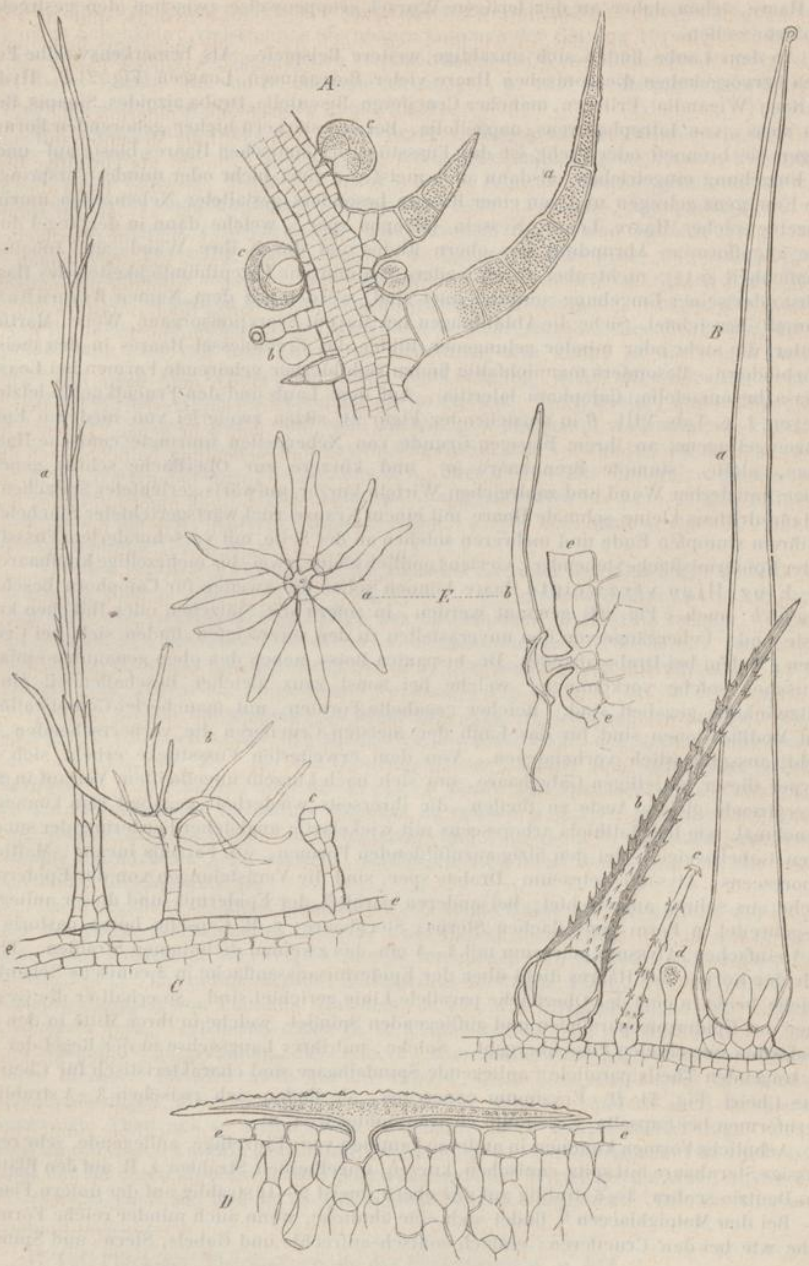


Fig. 21.

Fig. 21. Beispiele von Haarformen. *A* Querschnitt durch ein junges Blatt von Plectranthus fruticosus. *a* conische vielzellige Haare; *b* kleines Kopfhaar; *c* kurze, drüsige Kopfhaare (150). — *B*. Cajophora lateritia, Querschnitt durch den Fruchtknoten. Erklärung im Texte (150). *C*. Hieracium piliferum, Blatt, Längsschnitt, *a* fadenförmige, *c* kurze kopfige Zotte, *b*

die Haare stehen daher an der fertigen Wurzel gruppenweise zwischen den gestreckten Epidermiszellen.

An dem Laube finden sich unzählige weitere Beispiele. Als bemerkenswerthe Form seien hervorgehoben die conischen Haare vieler Borragineen, Loaseen (Fig. 21 *B*), Hydrophylleen (Wigandia), Urticeen, mancher Cruciferen Biscutella, Draba aizoides, Sinapis, Brassica spec.), von Iatropha urens, napaeifolia. Bei den stärkern hieher gehörenden Formen, mögen sie brennen oder nicht, ist das Fussstück des conischen Haares blasig auf- und in die Umgebung eingetrieben, alsdann auch meist von einer mehr oder minder vorspringenden Emergenz getragen und von einer Rosette besonders gestalteter Nebenzellen umringt. Einzelne solcher Haare (Loasa, Nesseln, Iatropha spec.), welche dann in der Regel durch eine knopfförmige Abrundung des obern Endes und durch ihre Wand- und Inhaltsbeschaffenheit (§ 13), nicht aber durch weitere anatomische Eigenthümlichkeiten des Haares selbst oder seiner Umgebung ausgezeichnet sind, werden mit dem Namen Brennhaare (Stimuli) bezeichnet. Siehe die Abbildungen bei Meyen, Secretionsorgane, Weiss, Martinet, Rauter, die mehr oder minder gelungenen Bilder des Brennnessel-Haares in den meisten Lehrbüchern. Besonders mannichfaltig finden sich hierher gehörende Formen bei Loaseen (Loasa bryoniaefolia, Cajophora lateritia). Auf dem Laub und den Fruchtknoten letzterer (Meyen, l. c. Tab. VIII, *B* in umstehender Figur 21) sitzen zweierlei von niederen Emergenzen getragene, an ihrem blasigen Grunde von Nebenzellen umringte conische Haare: lange, glatte, stumpfe Brennhaare (*a*), und kürzere zur Oberfläche schräg geneigte spitze, mit derber Wand und zahlreichen Wirteln kurzer, aufwärts gerichteter Spitzchen (*b*); sodann drittens kleine schmale Haare mit einem Kranze rückwärtsgerichteter Stachelchen an ihrem stumpfen Ende und mehreren solchen an der Seite, mit verschmälertem Fussstück in der Epidermisfläche stehend (*c*); viertens endlich kleine, zwei- bis mehrzellige Kopfhaare (*d*).

Einzellige verzweigte Haare können schon die zweiten für Cajophora beschriebenen (*b*, auch *c* Fig. 21) genannt werden, in sofern die Spitzchen oder Häkchen kurze Aeste sind. Uebergänge von den unverästelten zu den verzweigten finden sich bei Cruciferen, indem bei Draba aizoides, Dr. hispanica Boiss. neben den oben genannten einfach-conischen solche vorkommen, welche bei sonst ganz gleicher Beschaffenheit einmal spitzwinkelig gegabelt sind. Reicher gegabelte Formen, mit mancherlei Complicationen und Modificationen sind für das Laub der meisten Cruciferen die vorherrschenden, wo nicht ausschliesslich vorhandenen. Von dem erweiterten Fussstücke erhebt sich der Körper dieser einzelligen Gabelhaare, um sich nach kurzem ungetheiltem Verlauf in 2—4 divergirende gleiche Aeste zu theilen, die ihrerseits wiederholt gegabelt sein können — manchmal, wie bei Matthiola arborescens mit wickelartig ungleicher Förderung der successiven Gabelzweige. Bei den filzig anzufühlenden Formen, wie Farsetia incana, Matthiola arborescens, Alyssum petraeum, Drabae spec. sind die Verästelungen von der Epidermisfläche aus schräg aufgerichtet; bei anderen parallel der Epidermis und dieser anliegend ausgebreitet in Form eines flachen Sterns: Sternhaare; z. B. Capsella bursa pastoris mit 2—4 einfachen, Alyssum petraeum mit 3—4 ein- bis zweimal dichotomen Strahlen. Theilt sich der Körper des Haares dicht über der Epidermisaussenfläche in 2 conische Schenkel, welche beide in eine der Oberfläche parallele Linie gerichtet sind, so erhält er die Gestalt einer der Epidermis parallelen und aufliegenden Spindel, welche in ihrer Mitte in den der Epidermis eingefügten Fuss übergeht. Solche, mit ihrer Längsachse in der Regel der des sie tragenden Theils parallele, anliegende Spindelhaare sind charakteristisch für Cheiranthus Cheiri (Fig. 21 *D*) Erysimum canescens, sie finden sich zwischen 3—4 strahligen Sternformen bei Capsella, Erysimum cheiranthoides u. a. m.

Aehnliche Formen kommen in anderen Familien vor: Einzellige, anliegende, sehr regelmässige Sternhaare mit spitz-conischen, kurzen, ungetheilten Strahlen z. B. auf den Blättern von Deutzia scabra, 3—6 strahlig auf der obern, meist 9—10 strahlig auf der untern Fläche.

Bei den Malpighiaceen [1]) findet sich eine ähnliche, wenn auch minder reiche Formenreihe wie bei den Cruciferen: einfach conisch-aufrechte und Gabel-, Stern- und Spindel-

mehrzelliges Haar mit unregelmässig sternförmiger Endzelle (90). *D* Cheiranthus Cheiri, Blattunterseite, Längsschnitt, Erklärung im Texte (150). *E*. Polypodium Lingua. Blattunterfläche, Sternhaar. *a* Flächenansicht (90), *b* senkrechter Durchschnitt (150).

1) A. de Jussieu, Monographie des Malpighiacées, p. 96, pl. II.

haare. Die aufrechten Gabelhaare sind einfach-zweischenklig mit gleichen oder sehr ungleichen Schenkeln; vielstrahlige Sternhaare kommen der Gattung Thryallis zu; besonders gross und auffallend, übrigens denen von Cheiranthus im Wesentlichen gleich gestaltet, sind bei dieser Familie die von De Candolle (Organogr., p. 103) als Malpighiaceen-Haare bezeichneten einzelligen anliegenden Spindelhaare.

Für letztgenannte Form sind ein weiterer vielbeschriebener Fall die von einer Emergenz getragenen, mit den Enden etwas hakig gekrümmten Spindelhaare (»Klimmhaare«) von Humulus Lupulus. Weiterhin nennt Weiss (l. c. p. 528) hierher gehörende anliegende Spindelhaare für »manche Galega-, Astragalus-, Acer-, Verbena-, Apocynum-Arten.«

b) Die meisten conischen und fadenförmigen Haare sind *mehrzellig*; im einfachsten Falle zweizellig derart, dass *eine* Querwand eine Fuss- und eine Körperzelle scheidet; andernfalls aus mehr, selbst zahlreichen Zellen bestehend (Fig. 21 *A a*). Was die Gestalt betrifft, so kehren hier zunächst dieselben Formen wieder, wie bei den einzelligen Haaren. Man kann selbst sagen, dass dasselbe Haar einzellig oder mehrzellig, die Querwandbildung also von untergeordneter Bedeutung sein kann; so die langen conischen Haare am Laub von Pelargonium zonale theils einzellig, theils mit 1 oder 2 Querwänden, in letzterem Falle etwas derbwandiger als im andern. Unverästelte, mehrzellige, fadenförmige und conische Haare sind wohl die häufigste überhaupt vorkommende Form. Beispiele: Laub der Cucurbitaceen, Solanum tuberosum und Verwandte, der meisten Labiaten (Stachys, Salvia, Thymus, Plectranthus u. a., aber *nicht* alle Genera); viele Compositen (Helianthus, Cnicus etc.), Tradescantia spec.; die colossalen bis 3 cm. langen gelbbraunen Haare der Blattbasis mehrerer Cibotium-Arten, welche als Pingawar Djambi, Pulu etc. in Handel kommen[1]) u. a. m.

Von den verästelten Formen kehren zunächst die unter den einzelligen erwähnten auch mehrzellig wieder. Haare von der Form eines T, also gestielte Spindelhaare, mit mehrzelligem Stiel und einzelligem Querbalken bei Anthemideen (Pyrethrum roseum, Tanacetum Meyerianum Sz., Artemisia Absinthium, A. camphorata, nach Weiss l. c.). Sternhaare mit einzelligem, oft etwas unregelmässigem Stern, oder auch zweien übereinander, auf mehrzelligem Stiel: Hieracium Pilosella und Verwandte (Fig. 21, *C*, *b*, vgl. Weiss, Rauter, l. c.). Polypodium Lingua hat gestielt-schirmförmige, sehr regelmässige Sternhaare, bei denen der Fuss, der aufrechte Stiel, das Mittelstück und jeder Strahl des Sterns je eine besondere Zelle sind (Fig. 21, *E*). Bei den Hymenophylleen[2]) finden sich mehrzellige Gabel- und Sternhaare. Von letzteren sind die *kleinen* Haare von Verbascum,[3]) die zierlichen gestielten Sternchen von Lavandula Stoechas zu nennen u. s. f. — Auch die kurz gestielten zwei- bis vierarmigen Haare von Utricularia[4]) und Aldrovanda[5]), bei denen jeder Arm eine stumpfe cylindrische Zelle darstellt, schliessen sich theils hier, theils an die unten zu nennenden Büschelhaare an.

Nicht gegabelte, sondern monopodial verzweigte Haare sind (wenn man von Fällen wie den bei Loasa beschriebenen absieht) wohl immer mehrzellig. So die mit zerstreuten, zum Theil wiederholt verzweigten Aesten versehenen von Nicandra physaloides (Meyen, Weiss, l. c.), Lavandula elegans, Rosmarinus officinalis (Blatt), von der Innenfläche der Knospenschuppen von Platanus (Hanstein, l. c.); die wirtelästigen an den Blättern von Lavandula vera, Verbascum-Arten (z. B. V. phlomoides, die grössern Haare). Auch die von Schleiden[6]) dargestellten, das Laub von Alternanthera spinosa bedeckenden Haare gehören hierher. Es wird nicht nur ihr unteres, dem Fuss aufsitzendes Stück aus 4—5 scheibenförmigen, über einander stehenden Zellen gebildet, sondern auch der obere reich verzweigte Theil aus so vielen Zellen aufgebaut, als er Hauptastwirtel trägt. Die Zellen werden durch stark wellig gekrümmte Querwände von einander getrennt und jede ist dicht über der sie unten abschliessenden Querwand in einen Wirtel spitzer Aeste, an der übrigen Seitenwand noch hie und da zu einem einzelnen Ast ausgesackt. Die als Alternanthera

1) Vgl. Flückiger, Pharmakognosie des Pflanzenreichs, p. 142.
2) Mettenius, die Hymenophyllaceen, p. 65.
3) Weiss, l. c., Fig. 184.
4) Meyen, l. c., Benjamin, Bot. Ztg. 1848, p. 58, Schacht, Beiträge, p. 28.
5) Caspary, Bot. Ztg. 1859, 128, Taf. IV.
6) Grundz. I, 3. Aufl. p. 280.

amoena viel cultivirte Form zeigt an ihren spärlichen Haaren denselben Bau, jedoch mit nur kümmerlicher Ausbildung der Aestchen.

Die von Weiss, l. c., Fig. 76 an alten Haaren von Verbesina gigantea als Aestchen dargestellten Körper konnte ich weder bei dieser Pflanze, noch einer Gattungsverwandten wiederfinden, und vermag sie nicht unterzubringen.

Unter dem mehrfach schon genannten Namen Büschelhaare hat Weiss von den mancherlei als »Sternhaare« zusammengeworfenen Formen eine hierhergehörige zweckmässig unterschieden. Sie entsteht, indem eine Haar-Initialzelle sich durch eine Anzahl successiver, zur Epidermisfläche senkrechter Wände theilt und jede der so entstandenen Zellen nach Art eines einfachen conischen Haares auswächst, dessen Körper von den anderen divergirt, während die Fussstücke fest verbunden bleiben. Die Entstehungsgeschichte rechtfertigt, dass diese Körper hier, bei den ästigen, vielzelligen Haaren stehen, nach dem fertigen Zustande könnte man ebensogut von einem Büschel divergirender einfacher Haare reden. Die Büschelhaare sitzen in der Epidermisfläche oder werden (z. B. filzige Solanum-Arten, wie S. marginatum, verbascifolium; Correa-Arten) von einer schmalen, stielartigen Emergenz getragen, oder auch (dann Uebergangsform) auf dem Scheitel einer mehrreihigen Zotte; so bei manchen Melastomeen (Tetrazygia elaeagnoides,[1]) discolor, angustifolia). Weitere Beispiele liefern sehr viele (alle?) Malvaceen[2]), Cistineen, Marrubium unter den Labiaten, Croton-Arten, z. B. Cr. tomentosus J. Müll., Arten von Quercus, Platanus (vgl. Weiss, Rauter, l. c.). Die Einzelstrahlen eines Büschels sind in den meisten Fällen einzellig, bei Marrubium mehrzellig.

2) Kopfige Haare: Abstehende Haare der verschiedenen Formen, deren freies Ende zu einem runden oder scheibenförmigen, den Durchmesser seines Trägers meist übertreffenden Kopfe angeschwollen ist. Der Kopf kann Theil einer Zelle, resp. des einzelligen Haares sein (Fig. 21 *B*, *d*; Drüsenhaar von Aspidium molle) oder er kann für sich eine Zelle darstellen (Fig. 34—34) oder 2- bis vielzellig sein, mit in mannichfaltigster Weise in eine oder in mehrere über einander stehende Schichten geordneten Zellen. Die Kopfhaare sind in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle einfach; ästige nur in der Form bekannt, dass von den Zweigenden vielästiger conischer Haare einzelne ein Köpfchen tragen (Knospenhaare von Platanus[3]). Der Stiel des Kopfes kann auf ein Minimum, auf die Gestalt einer sehr niedrigen Scheibe reducirt sein — z. B. Drüsenhaare mancher Labiaten (Pogostemon, Plectranthus, Molucella etc.; Fig. 21 *A*, *b*, *c*, 38).

Kopfige Haare kommen wohl den meisten blattbildenden Pflanzen — in der Regel neben nicht kopfigen — zu, zumal Dicotyledonen und Farnen. Sie fehlen allerdings auch manchen grossen Gruppen, z. B. (allen?) Gramineen, Cyperaceen, Palmen, den meisten Cruciferen. Es gehört zu denselben vor allem die überwiegende Mehrzahl der allverbreiteten Drüsenhaare, bei deren Betrachtung (§ 19) auf einzelne Beispiele zurückzukommen sein wird. Hier sei nur einstweilen bemerkt, dass die Drüsenhaare durch keinerlei specielle Form, sondern vielmehr durch bestimmte Eigenschaften der Zellwände charakterisirt, die Ausdrücke kopfiges- und Drüsenhaar daher nicht gleichbedeutend sind. Für manche kopfige Haare ist es zur Zeit unentschieden, ob sie die charakteristischen Eigenschaften der Drüsenhaare besitzen, weil bei der Untersuchung derselben auf die wesentlichen Momente nicht geachtet worden ist und weil sie ihrer Gliederung nach keine Verschiedenheit von den drüsentragenden zeigen. Solche mögen daher hier unberücksichtigt bleiben und nur einige hauptsächliche Beispiele von nicht drüsigen Kopfhaaren angeführt werden.

Die grösste Reihe solcher liefert wohl die Familie der Chenopodiaceen: kurze Haare mit ein- bis mehrzelligem cylindrischem Grundtheile, welcher, als Stiel, eine relativ grosse blasige Endzelle von meist runder, oft auch unregelmässiger Gestalt trägt. Sie kommen zerstreut vor auf dem Laube vieler Chenopodium- und Atriplex-Arten (z. B. Ch. album, Quinoa, Atriplex hortensis[4]) zumal in der Jugend dieser Theile, später lösen sich die blasigen Endzellen leicht ab und bilden dann mit einander ein abwischbares »Mehl«. Bei anderen Chenopodiaceen, deren Laub dauernd weisse oder graue Oberfläche besitzt, stehen

1) Rudolphi, Anatomie, 113.
2) Vgl. Sachs, Lehrb. p. 44, 101.
3) Hanstein, l. c. Fig. 96.
4) Meyen, Secretionsorgane, Taf. II, Fig. 1. Weiss, l. c. p. 559, Fig. 198.

solche Haare so dicht, dass ihre (am erwachsenen Theile vertrocknenden) Endzellen zu einer lückenlosen, die Epidermis überziehenden Schicht neben- und über einander geschoben sind, und fallen nicht ab; z. B. Obione portulacoides, Atriplex rosea, A. nummularia Hort.

Nicht drüsige Kopfhaare kommen anderweit z. B. an dem Laube der Pelargonien vor. Der Blattstiel von Pelargon. zonale zeigt dicht bei einander fünferlei Haare: zweierlei spitzconische (vgl. oben S. 65), nämlich zartere, querwandlose und stärkere mit einer Querwand versehene; dann dreierlei Köpfchenhaare und zwar a) drüsige, mit kurzem, meist 2—3zelligem Stiel und grossem kugeligem einzelligem Drüsenkopf[1]), b) kurzstielige mit geneigter, schief obovaler Kopfzelle, vielleicht ebenfalls drüsig, und c) langgestreckte, auf meist dreizelligem Stiele eine grosse, ovale oder birnförmige Kopfzelle tragend, nicht drüsig (vgl. Weiss, l. c. Fig. 367). Nicht drüsige Kopfhaare mit kurzem, 1—2zelligem Stiele und rundem, aus 2 senkrecht neben einander stehenden Zellen gebildetem Kopfe sind sehr verbreitet bei den Labiaten, neben Drüsen- und conischen Haaren. Ueberhaupt scheinen sie als unscheinbare Bildungen sehr oft vorzukommen.

II. **Schuppen.** Unter den flachen, aus einer bis wenigen Zellenlagen zusammengesetzten Epidermisauswüchsen sind zweierlei Formen zu unterscheiden: schildförmige und einseitig angeheftete.

Erstere bestehen aus einem kurzen Stiel oder Fuss, der senkrecht zur Epidermisfläche steht, und einer mehr oder minder runden, schirmförmigen Scheibe, welche mit ihrer Mitte dem Stiele aufsitzt. Letzterer ist meist so kurz, dass die Scheibe fast auf der Epidermis aufliegt. Er ist entweder ganz Haarbildung, einzellig (z. B. Oleaceen) oder mehrzellig; oder an seiner Insertion aus einer kleinen Emergenz gebildet; oder (Sheperdia u. a. Elaeagneen) ganz Emergenz, d. h. die runde Schuppe sitzt ohne weiteres mit ihrer Mitte einer kurzen Emergenz auf. Die Schuppe selbst besteht aus radial geordneten Zellen oder Zellreihen, welche durch entsprechende, d. h. in Beziehung auf das Haar radial senkrechte Theilungen entstanden sind, in sehr verschiedener Zahl, vier (Jasminum) bis sehr viele. Bei sehr reichzähligen Schuppen ist die Anordnung, in Folge tangentialer Theilungen, welche zu den radialen hinzukommen, zumal im mittleren Theil oft minder regelmässig. In der Peripherie sind die Zellen meist radial haarartig ausgesackt, so dass zierliche Sternformen zu Stande kommen.

Es geht aus dem Gesagten hervor, dass die einfacheren hieher gehörenden Formen kaum zu unterscheiden sind von Sternhaaren wie die von Polypodium Lingua (Fig. 21 *E*) Platycerium, und Kopfhaaren. Die Familien der Oleaceen und Jasmineen[2]) liefern eine besonders vollständige Formenreihe von dem 8zelligen, aus dreimaliger Radialtheilung der Initialzelle hervorgegangenen Schildchen (Syringa z. B.), oder 16zelligen (Fraxinus), bis zum 30—32zelligen Stern (Olea europaea). Weitere Fälle für hierher gehörige Formen sind die schon genannten Elaeagneen, einzelne Arten von Solanum (S. argenteum Dun. und verwandte »lepidota«), Croton (Cr. pseudo-china, nitens), Capparis Breynia, Andromeda calyculata, Myrica cerifera[3]). Ferner die Blätter und Stengel von Callitriche und Hippuris[4]), die langgestielten Schuppen auf dem Blatte von Pinguicula[5]). Grosse schildförmige Schuppen mit mehrreihig-vielzelligem Mittelstück und strahlig-vielzelligem Rande bedecken das Laub der meisten Bromeliaceen, z. B. Hechtia planifolia, stenopetala, Tillandsia usneoides[6]), Pholidophyllum zonatum, Billbergia clavata, Bromelia bracteata; die jungen Blätter mancher Palmen, z. B. Klopstockia cerifera[7]) mit in der Mitte mehrschichtigen Schuppen.

---

1) Hanstein, l. c. p. 745.

2) Prillieux, de la structure des poils des Oléacées et des Jasminées. Ann. sc. nat. 4e Sér. V, 1, pl. 2—3.

3) Rudolphi, l. c. 114, wo überhaupt sehr reichhaltige Details, allerdings auch einzelne Verwechselungen mit Büschelhaaren.

4) Hegelmaier, Monogr. d. Gatt. Callitriche, p. 11. Rauter, l. c. p. 6.

5) Schacht, Pflanzenzelle Taf. VII, 16, Lehrbuch I, 280. Grönland, Ann. sc. nat. 4e Sér. III, 297, Taf. X.

6) Vgl. Schacht, Lehrb. I, Taf. IV, 10, 11, Pflanzenzelle, Taf. VII, 17, 18. —

7) In wie weit die schuppige oder faserige Bedeckung der sich entfaltenden Palmenblät-

Ihrer Gliederung nach gehören hierher ferner die kreisrunden, schildförmigen, wenigzelligen (z. B. Thymus, Salvia), oder mehrreihig-vielzelligen (Rhododendron ferrugineum, Humulus Lupulus, Ribes nigrum u. a. m.) Drüsenschuppen vieler Pflanzen, von deren Structureigenthümlichkeit später (§ 49) die Rede sein wird.

Für die einseitig befestigten Schuppen liefern die Farne in ihren sogenannten Spreuschuppen, Paleae, die reichsten und allgemeinst bekannten Beispiele, zugleich mit vielerlei Zwischenformen zwischen rein einschichtigen und an der Insertionstelle mehrschichtigen, und ein- oder mehrreihigen Haaren und Zotten. Ihre vielfach zu descriptiven Zwecken angewendeten Grössen-, Gestalt- und Structurverhältnisse können mit Hinweis auf die beschreibende Literatur hier unerörtert bleiben.[1] Jene grossen, verzweigten Schuppen am Stamme von Hemitelia capensis, deren Aehnlichkeit mit Hymenophylleenblättern Veranlassung gab, sie als besondere Hymenophyllumspecies zu beschreiben, sind nicht zu den Epidermalbildungen zu rechnen, denn sie führen Gefässbündel und eine mit Spaltöffnungen versehene Epidermis.[2] Stachelemergenzen, welche auf der Spitze eine grosse Schuppe tragen, erwähnt Uhlworm bei Alsophila aspera.

Unter den Phanerogamen sind hierhergehörige Beispiele bei den Zotten bildenden Formen zu suchen, in sofern diese Körper vielfach in der Richtung eines Querdurchmessers vorwiegend, d. h. zu mehrschichtigen gestreckten Schuppen entwickelt sind. So an Blattenden und Blatträndern von Papaver-Arten, bei Melastomeen, wie Lasiandrae spec. Melastoma malabathricum[3] u. a. m. Auch die auf schuppenförmigen Emergenzen sitzenden Hautschuppen von Begonia manicata und Verwandten gehören hierher. Als besondere, sehr einfache und an Stern-, oder Büschel- oder Kopfhaare anschliessende Form seien schliesslich die in den Blattwinkeln von Hippuris und Callitriche (Hegelmaier, l. c., Rauter, l. c.) befindlichen Schuppen erwähnt, welche einen von kurzer einfacher Stielzelle getragenen, einschichtigen rundlichen Fächer darstellen, der aus radial geordneten gestreckten Zellen oder (Pseudocallitriche) ebenso geordneten Zellreihen zusammengefügt ist.

III. Ueber die **Zotten** (Fig. 21 *C*, *a*, *c*) ist dem Gesagten hier wenig hinzuzufügen. Ihr Körper wiederholt seiner Gestaltung nach alle einzelnen Haarformen, von denen sie sich nur durch die Gliederung — Mehr- bis Vielreihigkeit — unterscheiden; er endet kopfig, oder conisch einfach, oder büschelhaarähnlich, letzteres z. B. bei den an den Enden in 2—5 conische derbe Haare gegabelten Zotten der Blätter von Leontodon hastilis, incanus, den in ein reiches Haarbüschel endenden Zotten oben (S. 66) genannter Solanum-, Croton-, Correa-Arten und Melastomeen, denen Osbeckia canescens, Medinilla farinosa hinzugefügt sein mögen. Sein seitlicher Rand ist glatt, oder durch Vortreten conisch-ausgesackter Zellen gezahnt und gezackt, z. B. die conischen Zotten der Hieracien, Papaver-, Mimosa-Arten, oder er trägt selbst Haarbüschel (Correa speciosa). Der Fuss sitzt bei den Zotten besonders häufig einer Emergenz auf. Vgl. z. B. die kopfig-drüsigen Zotten der Ribes-Blätter bei Hanstein, Rauter, Martinet, l. c. An Zottenformen mit den mannichfachsten Uebergängen zu Schuppen und Büschelhaaren besonders reich ist die Familie der Melastomaceen. —

IV. **Blasen** sind im einfachsten Falle von einzelligen Haaren nur durch die Gestalt verschieden und wären mit demselben Namen zu bezeichnen, wenn es nicht der ursprünglichen Wortbedeutung zu sehr widerspräche, einen kugelförmigen Körper Haar zu nennen. Solche einzellige runde Blasen, mit breitem Fussstück tief unter die Epidermis eindringend oder von einer Emergenz getragen, sind auf dem Laube von Mesembryanthemum crystallinum, Tetragonia expansa, echinata, Oxalis carnosa[4] bekannt. Auf der ganzen Blattfläche von Rochea falcata[5] und longifolia entspringen zwischen den kleinen Epidermiszellen

---

ter aus Haarbildungen oder aus abgeworfenen, vertrocknenden Gewebemassen besteht, bedarf für die Einzelfälle genauerer Untersuchung. Vgl. Mohl, Verm. Schriften p. 177, Structura palmarum § 82.

1) Ueber die Entwicklung vgl. Hofmeister, Vergl. Unters. p. 85.

2) Vgl. Mettenius, Filices Horti Lipsiens. p. 111.

3) Rudolphi, l. c. 115.

4) Meyen, Secretionsorg. Tab. VII, Fig. 8—16, 38, 39. — Weiss, l. c.

5) K. Sprengel, Anleit. z. Kennt. d. Gew. 2. Aufl. I, 113, Taf. III. A. Brongniart, Ann. sc. nat. 1e Sér. XXI, p. 453, Taf. 10.

cylindrisch abgerundete und über ihrem breiten Fusse mit einigen die Epidermisfläche fast berührenden stumpfen Aussackungen versehene derbe Blasen, alle gleich hoch und mit den Seiten bis zur fast völligen Bedeckung der Epidermis einander genähert. Bei R. coccinea ist allein der Blattrand durch eine einfache Reihe derartiger, mehr zu kurzer, dicker Haarform gestreckter Blasen bewimpert.

Laubstengel, Blattstiele und Blattunterfläche mancher Piperaceen — Piper nigrum Hort., Enkea glaucescens, Artanthe elongata — sind häufig, aber nicht immer im jugendlichen, aber der vollen Entfaltung nahen Zustande besetzt mit zerstreuten, wie wasserhelle Perlen glänzenden, stecknadelkopfgrossen, kugeligen Blasen, welche sich als einzellige Haargebilde mit sehr kleinem, in der Epidermisfläche sitzendem oder weiter nach innen ragendem Fusse und kuglig-blasigem Körper erweisen. An den älteren Theilen sind sie geplatzt und zu unscheinbaren schwarzbraunen Fleckchen vertrocknet. Ausserdem kommen sehr zahlreich in derselben Epidermis Haarzellchen vor, welche von den grossen Blasen nur dadurch verschieden sind, dass sich die kleine Fusszelle als unscheinbare Papille über die Aussenfläche vorwölbt; man kann somit sagen, viele Haare bleiben unscheinbar klein, die Minderzahl schwillt zu den hellen Blasen an.

Genau das gleiche Ansehen für das blosse Auge und die gleiche Vergänglichkeit haben die runden oder ovalen bis hirsekorngrossen Blasen, welche Meyen [1]) bei Begonia platanifolia, vitifolia, Cecropia palmata, peltata, Pourouma guianensis, Urtica macrostachys, überall in der für Piper genannten Vertheilung, ferner bei Bauhinia anatomica vorwiegend am mehrjährigen Stengel entdeckt und Perldrüsen genannt hat, und welche auch an Vitis, Ampelopsis[2]), (A. quinquefolia, Veitschii), Cissus velutina, auch an der Melastomacee Pleroma macrantha öfters beobachtet werden. Mit den für Piper genannten stimmen diese Perlblasen (die von Pleroma sind nicht untersucht) darin überein, dass sie ihrer Hauptmasse nach aus sehr grossen blasigen Zellen bestehen, welche zartwandig sind und neben strahligstreifigem Protoplasma vorwiegend wässerige Flüssigkeit nebst einer Anzahl stark glänzender, farbloser Harz- oder Fettkugeln enthalten. Im übrigen ist ihr Bau verschieden. Bei den Begonien sind es, nach Meyen, Haarbildungen, welche sich kopfigen Zotten anschliessen. Der Körper der Perle besteht aus etwa einem Dutzend in 2 unregelmässige Reihen geordneter Zellen von der angegebenen Beschaffenheit und wird von einer zweireihigen Zotte als von einem Stiele getragen. Aehnlich wie bei Piper kommen daneben kleine keulige Zotten vor, aus deren Anschwellung die Perlen hervorgehen könnten.

Die Perlen der genannten Ampelideen sind dagegen Emergenzen. Sie bestehen aus einigen grossen Zellen von der erwähnten Beschaffenheit und sind von einer aus zahlreichen und relativ kleinen hyalinen Zellen bestehenden Aussackung der Epidermis überzogen. Auf oder neben dem Scheitel des Körpers hat diese eine Spaltöffnung, welche weit offen, an alten Exemplaren durch Aufreissen in den Ecken der Spalte noch mehr erweitert ist. Junge Exemplare sitzen der Oberfläche als stumpfe Warzen mit breiter Basis an; bei alten dehnt sich der obere Theil so sehr aus, dass die Ansatzstelle als ein relativ schmaler Stiel erscheint. Im wesentlichen den gleichen Bau haben die Perlen von Urtica macrophylla und, nach Meyens Darstellung, den anderen genannten Urticeen, mit dem Unterschiede, dass ihnen die Spaltöffnung fehlt. Den Perlen von Cecropia und Bauhinia kommt, nach Meyen's Angaben, der gleiche Bau, ebenfalls ohne Spaltöffnung zu, mit dem weiteren Unterschiede, dass ihr Gewebe durchweg aus kleinen, sehr zahlreichen Zellen besteht.

V. **Hautstacheln und Hautwarzen.** Es wurde schon oben gesagt, dass die als Stacheln und Warzen bezeichneten massigen Vorsprünge zum grössten Theil Emergenzen sind, an deren Bildung Epidermis und Subepidermalgewebe mit einander Theil nehmen. Für die Mehrzahl dieser Bildungen, wie für die Stacheln von Dipsacus-, Rosa-, Gunnera-, Smilax-, Solanum-, Ribes-Arten, Cacteen u. a. m. ist dies durch die neueren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen (Rauter, Kauffmann, Warming, Delbrouck, Uhlworm) eingehend nachgewiesen. Delbrouck und Uhlworm haben aber andrerseits übereinstimmend gezeigt, dass von der vorherrschenden Regel Ausnahmen vorkommen, indem die Stacheln der untersuchten Rubus-Arten (R. caesius, idaeus, Hofmeisteri), die des Blattstiels von Chamaerops humilis der Epidermis angehören, von den Zotten sich eigentlich nur durch Form

1) Secretionsorgane, p. 45, Taf. VII.
2) Hofmeister, Handb. Bd. I, p. 545.

und Consistenz unterscheidend; und dass die Warzen auf dem Laube und den Fruchtknoten von Bunias Erucago wenigstens ihrer Hauptmasse nach epidermalen Ursprungs sind. Wenn einmal eine anatomische Unterscheidung begonnen wird, ist es nothwendig, die genannten Epidermalvorsprünge von den gleich oder ähnlich gestalteten Emergenzen zu trennen, so sehr sie auch hinsichtlich ihrer physiologischen oder teleologischen Bedeutung diesen — und mancherlei Haargebilden einfachsten Baues — gleichwerthig sein mögen.

Haarbildungen, welche sich hier am ersten anschliessen, sind noch die viel beschriebenen ovalen, auf der Spitze ein kurzes, querwandiges Haar tragenden Wärzchen von Dictamnus,[1] welche unten (S. 73) näher beschrieben werden.

2. Structur der Oberhautelemente.

a. Protoplasma und Zellinhalt.

§ 11. Die Wand der Epidermiszellen umschliesst sowohl bei einschichtiger als bei mehrschichtiger Epidermis einen in der Regel zarten Protoplasmasack mit deutlichem Zellkern, und innerhalb jenes klaren durchsichtigen, farblosen oder durch gelöste Pigmente (Erythrophyll u. s. w.) gefärbten Zellsaft. Die meisten Epidermen verdanken diesem Verhalten (und der farblosen Membran) ihre hohe Durchsichtigkeit.

Chlorophyll und Amylum fehlen den Epidermiszellen in den meisten Fällen; wohl ausnahmslos den sehr derbwandigen, von Luft umgebenen bei Landpflanzen; auch vielen zartwandigen gleichen Vorkommens. Bei anderen, nicht wenigen Landpflanzen liegen dagegen in dem wandständigen Protoplasma mehr oder minder zahlreiche Chlorophyllkörner, eventuell mit Amylumeinschlüssen. Ueberblickt man die hierhergehörigen Fälle, so betreffen sie vorwiegend das Laub zartblättriger Gewächse, welche beschattete Orte bewohnen, wie die meisten Farne, dann Impatiens nolitangere, Melampyrum silvaticum, Galeopsis Tetrahit, Ranunculus Ficaria, Epilobium roseum; auch Listera ovata und Staphylea pinnata[2] können etwa noch hierzu gerechnet werden. Andrerseits kommt die gleiche Erscheinung aber auch bei Bewohnern sonniger Orte vor, wie Mercurialis annua, Lamium purpureum, Caltha palustris — zu welchen Beispielen sich viele andere leicht hinzufinden lassen. Die Epidermiszellen unter Wasser vegetirender Theile sind dagegen an Chlorophyllkörnern und ihren Einschlüssen reich, selbst reicher als irgend ein anderes Gewebe der Species. So an den Blättern von Ceratophyllum, Aldrovanda, Ranunculus aquatilis, Potamogeton, Hydrilleen[3] u. a. m. Bei Elodea canadensis und Verwandten besteht sogar das chlorophyllführende Blatt seiner Hauptmasse nach aus nur zwei Schichten, welche von der Epidermis des Stengels, nach Art von Schuppen, ihren Ursprung nehmen. Schon Brongniart[4] hat gezeigt, dass bei typisch submersen, aber auch als Landpflanze vorkommenden Arten, wie Ranunculus aquatilis, die submerse Epidermis chlorophyllreich, die der Landform chlorophyllfrei ist und intermediäres Verhalten beim Uebergang von der einen Lebensweise zur andern vor-

1) Meyen's (Secretionsorg.) »Mützenförmige Drüsen«. Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle p. 259. Rauter, l. c. Taf. V, VI.

2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, 196. Vgl. auch Kraus, in Pringsh. Jahrb. p. 314.

3) Caspary, Pringsheim's Jahrb. I, 348. Bot. Ztg. 1859, 125.

4) Ann. sc. nat. 1e Sér. Tom. XXI (1830), pl. 17, Fig. 3 u. 6. Ferner: Askenasy, Bot. Ztg. 1870, l. c.

kommt. Das soeben angegebene ist aber nicht allgemeines Gesetz für alle Wasserpflanzen: die Callitrichen, sowohl die amphibischen wie die nur untergetaucht vorkommende C. autumnalis haben chlorophyllfreie Epidermis[1]).

§ 12. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen sind, im Gegensatz zu den Epidermiszellen an Protoplasma, Chlorophyll und seinen Einschlüssen, zumal Amylumkörnchen, bei chlorophyllfreien Pflanzen an letzteren allein immer sehr reich. Die Spaltöffnungs-Nebenzellen verhalten sich hinsichtlich der in Rede stehenden Eigenschaften den Epidermiszellen gleich. Eigenartige, d. h. nicht den verschiedenen Zellen der Pflanze allgemein zukommende Erscheinungen sind für den Zellsaft der Epidermis- und Schliesszellen, die in ihm gelöst und suspendirt vorkommenden Körper nicht bekannt, allerdings auch noch sehr wenig genau untersucht. Dieser Satz findet nur Bestätigung durch die gelegentlichen Angaben über im Zellsaft suspendirte ölartige Tropfen, über gerbstoffhaltige Klumpen oder Tropfen bei Cycadeen (Kraus), über Gerbstoffgehalt überhaupt bei Crassulaceen, Rosa, Ficus, Camellia, Saxifragen u. a. m.[2]), über mehr oder minder vereinzelte Krystalle von Kalkoxalat in den Blättern von Tradescantia discolor, Begonia manicata, argyrostigma, Hakea saligna, Octaederkrystalle bei Asplenium Nidus, klinorhombische, die kleine Zelle ganz füllende Krystalle in zerstreuten oder gruppirten Zellen des Blattes von Ilex paraguayensis[3]) u. a. m.

Epidermiszellen mit in Folge von Rissen der Membran vertrocknetem, durch Luft ersetzten Inhalt gibt Thomas[4]) für die Blätter von Pinus Pumilio, Pinaster, austriaca an, es darf jedoch vermuthet werden, dass sich diese Angabe auf anomale Verhältnisse bezieht.

§ 13. Die Zellen der Haargebilde sind in der Jugend, gleich anderen jungen Zellen, mit starkem Protoplasmakörper versehen und viele erreichen in diesem Zustande rasch erhebliche Grösse, so dass sie für das Studium der Protoplasmakörper besonders geeignete, leicht zugängliche Objecte sind. Die erwachsenen Haare zeigen hinsichtlich des Protoplasmakörpers und Inhalts zweierlei Verhalten. Die einen, kurz gesagt, das nämliche wie die Epidermiszellen: bleibenden, meist in Gestalt eines sackförmigen zarten Wandbelegs auftretenden, seltner (Brennhaare von Urtica, Haare von Cucurbita etc.) länger in erheblicher Mächtigkeit dauernden Protoplasmakörper, dessen Hohlräume von wässerigem Zellsaft erfüllt bleiben: saftführende Haare. Bei den anderen vertrocknen mit der Beendigung des Wachsthums Protoplasma und Zellsaft und werden durch Luft ersetzt; sie persistiren als luftführende Haargebilde. Einen bis jetzt exceptionellen Fall stellen die unten (§ 19) zu erwähnenden schleimführenden Knospenhaare von Osmunda regalis dar.

Saftführend sind alle Wurzelhaare und ein grosser Theil der am Laube vorkommenden Haarbildungen. Sie sind von der andern Kategorie an ihrer Durchsichtigkeit sofort zu unterscheiden. Die specielle Beschaffenheit ihres Protoplasmakörpers und Inhalts zeigt die gleiche Reihe mannichfacher Modifica-

---

1) Hegelmaier, Monogr. p. 9.
2) Vgl. Sanio, l. c. Kraus, l. c. Wigand, Bot. Ztg. 1862 p. 121. Engler, Bot. Ztg. 1871, 888.
3) Kraus, l. c. Meyen, Physiologie I, 227. Goldmann, Bot. Ztg. 1848, 557.
4) Pringsheim's Jahrb. p. 26.

tionen wie bei den Epidermiszellen. Die meisten, z. B. alle Wurzelhaare, alle (?) Brennhaare u. s. f. sind chlorophyllfrei; andere mehr oder minder reich an Chlorophyll- und verwandten Pigmentkörnern. Auch für die Mischungsbestandtheile des Zellsaftes gilt, nach dem wenigen darüber Bekannten, die Uebereinstimmung mit den Epidermiszellen (vgl. Weiss, l. c. 645).

Besondere Eigenthümlichkeiten kommen dem Inhalte der vielbeschriebenen Brennhaare zu und werden dem vieler als »drüsig« bezeichneten Haargebilde der verschiedenen Kategorien zugeschrieben.

Von den überraschend gleichartig gebauten und gestalteten abstehenden Brennhaaren der Urticeen, Loaseen und anderen oben (pag. 64) genannten Pflanzen weiss man, dass die spröde Spitze (§ 22) bei Berührung abbricht und aus der so entstandenen Oeffnung eine Flüssigkeit austritt, welche, auf die menschliche Haut, zumal in die kleinen, durch die Berührung des Haares selbst verursachten Läsionen gebracht, mehr oder minder leichte Entzündungen verursacht. Bekannt ist ausserdem von dieser Flüssigkeit, dass sie, gleich den meisten Zellflüssigkeiten, sauer reagirt, nicht, wie ältere Angaben[1] lauteten, alkalisch. Auf die Thatsache, dass bei Destillation des Nesselkrautes mit Schwefelsäure Ameisensäure erhalten wird,[2] gründete man die Vermuthung, dass letztere die Erscheinung des Nesselns erzeuge. Im Grunde ist also über die hier wirksame Substanz nichts bekannt, nicht einmal, ob sie in der sauern Flüssigkeit oder in dem Protoplasma zu suchen ist.[3]

Die Kopfzellen kopfiger Haare sind öfters durch sehr dichten protoplasmatischen Inhalt ausgezeichnet, in welchem harzige Körper nachzuweisen sind. Hanstein (Bot. Ztg. l. c. pag. 748) gibt an, dass bei mehrzelligen Kopfhaaren von Salvia zuletzt sämmtliche Zellen durch Auflösung ihrer Membranen zu einer von der Cuticula blasig umschlossenen (Harz, resp. Balsam führenden) flüssigen Masse verschmelzen können. Eine für Epidermisgebilde exceptionelle Inhaltsbeschaffenheit und schliessliche Verschmelzung der Zellen zu intercellularen Balsambehältern zeigen die viel beschriebenen, in ein kurzes Haar endigenden keulen- oder eiförmigen Warzen von Dictamnus[4]. Dieselben sind, wie Rauter ausführlich beschrieben hat, aus einer Epidermiszelle entstandene vielzellige Körper, bestehend aus einer bleibenden, in das terminale Haar auslaufenden peripherischen Schicht inhaltsarmer Epidermiszellen und einer inneren vielzelligen Masse. Die Zellen dieser enthalten gegen das Ende ihres Wachsthums zuerst Chlorophyll, dann treten Tröpfchen von Harz und ätherischem Oel in wachsender Menge auf und fliessen zuletzt zusammen zu grossen Tropfen, welche den durch Auflösung der inneren Zellmembranen entstehenden Hohlraum erfüllen. (S. Fig. 22). Unter der Epidermis, aber mit theilweiser Betheiligung dieser, entstehen bei Dictamnus ähnliche ätherisches Oel führende Lücken. Bei Cuphea lanceolata beschreibt Martinet (l. c. pag. 176) lange, mehrreihige, aus gestreckten Zellen bestehende Zotten, in deren breiter

1) P. de Candolle, Physiologie, übers. v. Röper, I, 193.

2) v. Gorup-Besanez, in Journ. f. pract. Chemie, XLVIII, 191.

3) Vgl. den netten, aber auch nichts Neues zur Sache bringenden Aufsatz von Duval-Jouve, Sur les stimules d' ortie, in Bulletin Soc. bot. France XIV, 36.

4) Meyen, Secretionsorg. Taf. I, 28, 29. Unger, Anat. u. Physiol. p. 212. Hofmeister, Handb. I, p. 259. Rauter, Martinet, l. l. c. c.

Basis ein centraler, runder, aus vielen kleinen, isodiametrischen Zellen bestehender Körper eingeschlossen ist. Dieser gleicht seiner Stellung nach und durch den dichten, körnigen und grössere, anscheinend aus ätherischem Oel bestehende Tropfen führenden Inhalt dem innern Gewebekörper der Dictamnus-Warzen; die bei diesem eintretende Auflösung der Zellwände ist bei ihm jedoch nicht beobachtet. Eigenthümlich gestaltete und durch dichten, beim Trocknen und durch Alkalien braun werdenden Inhalt ausgezeichnete, nicht oder kaum über die Aussenfläche, wenig nach innen vorragende Zellgruppen sind in der Epidermis des schlauchartigen Blattes von Sarracenia zahlreich vorhanden[1]). Sie sind kugelig-flaschenförmig, mit dem Halse nach Aussen stehend und bestehen aus circa 16, anscheinend aus Theilung einer Epidermiszelle hervorgegangenen Zellchen. Ihr Bau ist von Vogl nach getrocknetem Material gut beschrieben, ihre Entstehung und Bedeutung noch zu untersuchen.

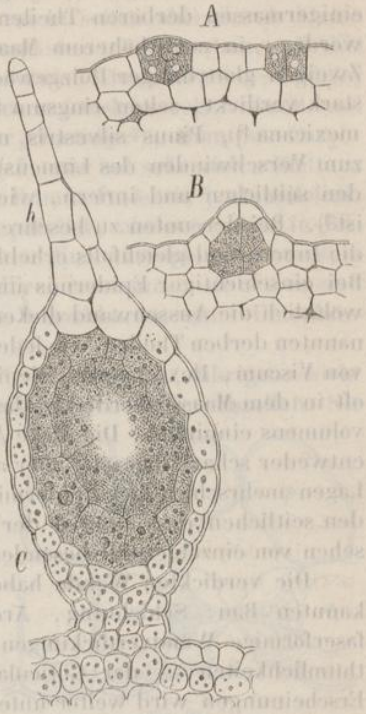


Fig. 22.

Die der Epidermis angehörenden Zellen und Zellgruppen von eigenartiger Inhaltsbeschaffenheit, wie in den angegebenen Beispielen, sind, wenn sie sich gleichzeitig durch besondere Form auszeichnen, vielfach als Drüsen beschrieben, über welche Bezeichnung der § 19 handeln wird.

Lufthaltige, vertrocknete Haare, Schuppen oder Zotten bilden die trockenen undurchsichtigen, nach der Beschaffenheit der Membranen und der Inhaltsrudimente verschiedene Farbe, nach ihrer Form, Stellung und Oberflächenbeschaffenheit verschiedenen Glanz zeigenden Ueberzüge. Sie kommen ganz vorwiegend sehr dicht behaarten Pflanzen zu. So der dichte weisse Filz auf dem Laube vieler Labiaten (Stachys, Teucrium, Salvia etc.), Compositen (Gnaphalium z. B.), der Verbasca, Banksien, Rubus idaeus u. s. f.; die Seidenhaare der Artemisien, Alchemilla alpina etc., die silberglänzenden weissen oder braunen Schildschuppen obengenannter Elaeagneen, Bromeliaceen, Croton, Solaneen, Olea spec.; die rauschenden »Paleae« der Farne; die aus vertrockneten Kopfhaaren bestehende weisse Kruste oben (p. 67) erwähnter Atriplex-, Obione-Arten u. a. Chenopodiaceen.

Fig. 22. Dictamnus Fraxinella, ölführende Hautwarzen, senkrecht zur Oberfläche durchschnitten. *A* jüngste Entwicklungszustände, *B* etwas älter, *C* (220) medianer Schnitt durch ein erwachsenes Exemplar. Nach Rauter, aus Sachs, Lehrb.

---

1) A. Vogl, Phytohistolog. Beiträge. Sitzgsber. d. Wiener Acad. Bd. 50 (1864).

b. Wandstructur der Epidermiselemente.

§ 14. Die Wand der Epidermiszellen ist bei sehr zarten Theilen eine ringsum ziemlich gleichmässig entwickelte dünne Cellulosemembran. Bei einigermassen derberen Theilen, schon bei solchen, welche krautig genannt werden, in noch höherem Maasse bei sehr derben, wie den Stämmen und Zweigen glattrindiger Holzgewächse, lederigen und fleischigen Blättern ist sie stark verdickt, selten ringsum fast gleichmässig (z. B. Blätter von Ceratozamia mexicana[1]), Pinus silvestris und Verwandte[2]) (Fig. 11, 27, hier fast bis zum Verschwinden des Lumens) oder auf der äusseren Fläche viel weniger als den seitlichen und innern, wie bei den Bromeliaceen (Fig. 12, p. 40) Regel ist[3]). Bei den unten zu beschreibenden schleimführenden Epidermiszellen hat die Innenwand gleichfalls erhebliche, die der äussern oft übertreffende Dicke. Bei einschichtiger Epidermis und der Aussenschicht mehrschichtiger ist gewöhnlich die Aussenwand dicker als die seitlichen und die innere, bei den genannten derben Theilen, wie lederartigen und fleischigen Blättern, ältern Zweigen von Viscum, Ilex, Laurus, Menispermum canadense, Palmenstämmen u. s. w. oft in dem Maasse verdickt, dass sie den grössten Theil des gesammten Zellvolumens einnimmt. Die dicke Aussenwand ist gegen die dünnen Seitenwände entweder scharf abgesetzt oder allmählich ausgekeilt. Die Wände der inneren Lagen mehrschichtiger Epidermis verhalten sich sämmtlich in Stärke und Bau den seitlichen und inneren der einschichtigen im Wesentlichen gleich, abgesehen von einzelnen für besondere Fälle zu erwähnenden Eigenthümlichkeiten.

Die verdickten Wände haben im allgemeinen den für Zellmembranen bekannten Bau: Schichtung, Areolirung und Streifung, Tüpfelung; niemals faserförmige Wandverdickungen. Von den mit besonderen stofflichen Eigenthümlichkeiten — der Cuticularisirung, Cystolithenbildung — verbundenen Erscheinungen wird weiter unten geredet werden. An den buchtigen Seitenwänden findet sich bisweilen (z. B. Blatt-Unterfläche von Helleborus foetidus[4]) in der tiefsten Stelle einer Bucht eine locale Verdickung von der Form einer nach innen vorspringenden, senkrecht zur Oberfläche stehenden, einer schmalen Falte oder Duplicatur der Membran gleichenden Leiste.

Tüpfel der gewöhnlichen Form und gegenseitiger Correspondenz finden sich sehr verbreitet an Seiten- und Innenwänden. An den derben Aussenwänden sind sie in der Regel nicht, jedoch in einer immerhin beträchtlichen Zahl von Ausnahmefällen vorhanden. So an den Laubblättern von Coffea, Viburnum Avabaki, Cocculus laurifolius, Cinnamomum aromaticum, Camellia japonica[5]; von Gramineen[6]), wo sie theils senkrecht zur Aussenfläche, an den undulirten Kanten aber von dem Lumen jeder Zelle aus schräg nach aussen und gegen die Nachbarzelle gerichtet sind, so dass sich die zweier an einander grenzenden Zellen kreuzen; bei Abies[7]), Cycas[8]), Lycopodium pinifolium[5]),

1) Kraus, Cycadeenfiedern, l. c.
2) Thomas, l. c. p. 25. Hildebrand, Bot. Ztg. 1860, Taf. IV.
3) v. Mohl, Verm. Schriften Taf. X, 33. Schacht, Lehrb. I, Taf. IV. Fig. 10.
4) v. Mohl, Verm. Schr. Tab. VIII, Fig. 21. Vegetat. Zelle p. 14. Vgl. auch Cohn, Nov. Act. Acad. Leopold. Vol. XXII, pars 2.
5) Kraus, l. c. p. 318.
6) v. Mohl, Verm. Schr. Taf. IX.
7) Thomas, Hildebrand, l. c.
8) v. Mohl, l. c. Taf. X.

Equisetum hiemale (vgl. Fig. 24 *B*)[1]). Die Wände der langgestreckten Epidermiszellen der Blattoberseite von Acropteris australis zeigen, in Folge eigenthümlicher Tüpfelung, spiralige Streifung (s. § 30). Die freie Fläche der Aussenwände ist in vielen Fällen ganz glatt; nicht selten aber durch kleine nach aussen vorspringende Verdickungen uneben: stumpfe Wärzchen, z. B. bei Equisetum-Arten, Blättern von Sparganium ramosum, Aloe verrucosa, Radula, Crassulaceen (vgl. Fig. 20, p. 56) u. a.; Leistchen, welche relativ breit und stumpf sind, z. B. Blatt von Helleborus niger, foetidus[2]), Dianthus Caryophyllus, plumarius, oder sehr schmal und scharf, wie bei sehr vielen Blättern und Laubstengeln, z. B. Allium Cepa, Eucomis, Rumex Patientia[3]), obtusifolius. Die Leistchen laufen oft ziemlich gerade und parallel, alsdann meist in Beziehung zu dem ganzen Körper longitudinal, selten (Eucomis) quer; nicht selten sind sie wellig und verästelt (z. B. Helleborus, Pirus communis), sie setzen sich der Mehrzahl nach von einer Zelle über die benachbarten ohne Unterbrechung fort.

Die Wand der Spaltöffnungszellen[4]) ist meistens, übrigens nicht immer, durchschnittlich dünner als die der zugehörenden Epidermiszellen. Sie ist in den meisten, man kann sagen regulären Fällen derart ungleich verdickt, dass je ein stark verdickter Streif längs dem Spalteneingang und dem Spaltenausgang verläuft. (Fig. 23.) Nach der freien Fläche springen diese Streifen vor in Form der oben beschriebenen scharfrandigen, gegen die Spalte hin concaven Ein- und Ausgangsleisten; selten beide nahezu gleich stark (Lilium candidum, Ficus elastica); meist die Eingangsleiste weit stärker als die andere, bei oberflächlich liegenden Stomata derber Blätter oft in Form eines hohen dicken Walles, z. B. Clivia nobilis, viele Proteaceen, Pholidophyllum zonatum (Fig. 12, p. 40), Epidendron ciliare, Octomeria, Sarcanthus rostratus u. a. m. Die Ausgangsleiste ist manchmal verschwindend klein (Blatt von Pholidophyllum, Dianthus Caryophyllus, Lomatia longifolia, Sparganium ramosum oder gar nicht vorhanden (vgl. p. 38). Nach dem Lumen der Schliesszelle springen die verdickten Streifen entweder in Form flacher Wülste oder gar nicht vor. Die übrige Wand der Schliesszelle, also die der Spalte abgekehrte, convexe Seite, die vereinigten Enden und der den Spaltendurchgang begrenzende Streifen der concaven Seite sind erheblich weniger verdickt. Letzterem Streifen entspricht,

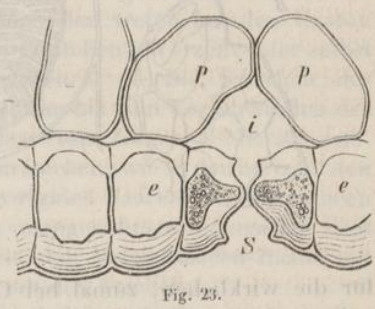


Fig. 23.

Fig. 23. Hyacinthus orientalis, Blatt, Querschnitt, *e—e* Epidermiszellen. *s* Eingang der in der Mitte quer durchschnittenen Spaltöffnung, *i* Athemhöhle, zwischen den Parenchymzellen *p*. (800) Aus Sachs, Lehrb.

1) Sanio, Linnaea 29, p. 169.

2) v. Mohl, Verm. Schr. Tab. IX, 6—8.

3) v. Mohl, l. c. Fig. 3—5.

4) Vgl. die oben § 5 citirten Abhandlungen, besonders v. Mohl, Spaltöffn. d. Proteaceen; Idem, Bot. Ztg. 1856, l. c. und die grosse Reihe guter Darstellungen in Strasburger's Arbeit, Pringsheim's Jahrb. V.

wo Ein- und Ausgangswulst stark ins Lumen einspringen, eine Rinne auf der Innenfläche der Wand, auf dem Querschnitt durch die Spaltöffnung einem breiten Tüpfel gleichsehend. Bei grosser Breite des Ein- und Ausgangswulstes kann die Mitte der convexen Seite ähnliches Ansehen erhalten (z. B. Ficus elastica, Fig. 18, *C*). Die mannichfachen, nach der absoluten und relativen Stärke der Verdickungen und ihres verschiedenen Vorspringens nach Innen und Aussen vorkommenden Modificationen dieses Bauplanes bedürfen keiner Detailbeschreibung; einige sind aus obigen Figuren ersichtlich. Auch

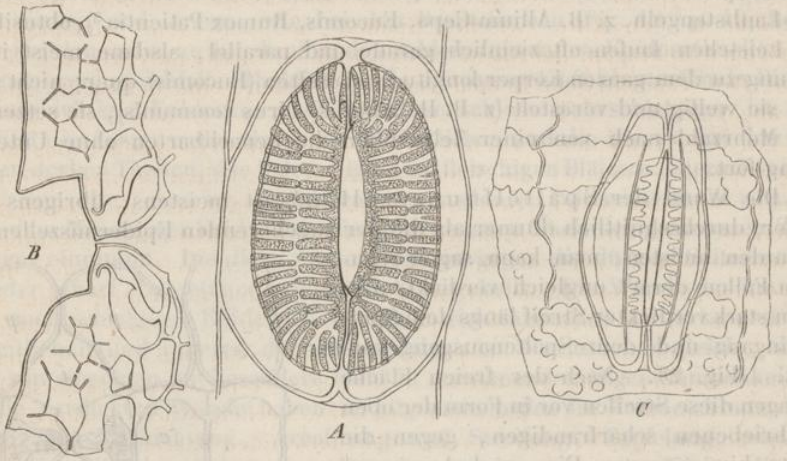


Fig. 24.

für die wirklichen, zumal bei Coniferen und Cycadeen vorkommenden Ausnahmen kann auf die citirte Specialliteratur verwiesen werden (vgl. p. 38). Nicht ganz zu übergehen ist jedoch hier die durch Duval-Jouve's und Milde's [1]) Darstellungen nichts weniger als klar gelegte Wandstructur der Spaltöffnungen von Equisetum (Fig. 24) [2]). Die Schliesszellen selbst zeigen hier allerdings gar nichts Bemerkenswerthes, es sei denn ihre schräg von innen nach aussen abgeplattete Form und die geringe Dickendifferenz zwischen den Aus- und Ein-

Fig. 24. Stengel von Equisetum hiemale, Spaltöffnung mit ihrer Umgebung (390). *A* Ansicht von der Innenfläche; das Schliesszellpaar seitlich von dem überstehenden Rande des Nebenzellenpaares umringt. — *B* Querschnitt des Stengels, mitten durch eine Spaltöffnung gehend; diese in einer Einsenkung der Oberfläche gelegen, der enge Spalteneingang begrenzt von den 2 platten Schliesszellen und den diese umfassenden Nebenzellen. Jede der letzteren mit einem gekrümmten, nach aussen gerichteten Tüpfel. Weitere Erklärung im Text. Die Zellen der einschichtigen Epidermis und des darunter liegenden hypodermen Sklerenchyms mit zahlreichen Tüpfelkanälen. — *C* Kieselrückstand eines Epidermisstückchens mit Spaltöffnung nach Maceration in Schulze'scher Mischung und nachherigem Glühen, von der Aussenseite gesehen. Die krummlinigen Figuren sind die Umrisse der Prominenzen der Aussenfläche.

1) Milde, Monographia Equisetorum. Nov. Act. Acad. Leopold. T. XXIV, pars II. Duval-Jouve, Histoire nat. des Equisetum de France. Paris 1865.

2) Sanio, Linnaea Bd. 29, p. 389, Taf. III. Strasburger, l. c.

gangswülsten und den übrigen Membranstreifen. Die sie völlig umfassenden Nebenzellen dagegen (vgl. p. 46) haben auf ihrer an die Schliesszelle grenzenden Wand leistenförmige, in das Lumen vorspringende Verdickungen, welche von der Spalte aus strahlig divergiren. Daher die zierliche Radialstreifung in der Flächenansicht. Die Zahl, Breite und die oft vorkommende Gabelung der Radialleisten sind nach den Arten verschieden. Bei Milde's Equiseta phaneropora (wenigstens E. limosum) läuft jede Leiste über die ganze gestreifte Fläche, die Spalte ist daher von einer Reihe Radialstreifen umgeben. Bei Milde's E. cryptopora (wenigstens E. hiemale) ist die gestreifte Wandfläche ohngefähr in der Mitte zwischen Spalten- und convexem Aussenrand von einer engen, schrägen, der Spalte etwa parallelen Furche durchzogen und diese trennt zwei concentrische Reihen von Radialleisten, eine der Spalte zu- und eine abgekehrte.

Von der Wand der Haarbildungen gilt im Wesentlichen das für die Epidermiszellen Gesagte; die Wände, welche die Zellen mehrzelliger Haare trennen, sind den Seiten- und Innenwänden der Epidermis im Ganzen gleich beschaffen; Structurdetails womöglich noch mannichfaltiger als Gestaltungsmodificationen. Mehr noch als bei den Epidermiszellen treten bei den Haaren Vorsprünge der Aussenfläche auf, in Form von Leistchen, Warzen, oder selbst der in Fig. 21, *B* dargestellten spitzen Stachelchen. — Die Starrheit der Haare hängt von der Wandverdickung ab, welche bis zum Verschwinden des Lumens zunehmen kann. Ein derbes, rigides Haar resp. Zotte heisst Borste, seta. Ist es dabei conisch, spitz, so kann man sich daran stechen, wie an den horizontalen derben Borsten von Malpighia urens oder den rigiden Haaren von Borragineen und Cucurbitaceen. In dieser dem Menschen unangenehmen Eigenschaft liegt das Reelle der öfters behaupteten Aehnlichkeit der Malpighiaceen-Haare mit den Brennhaaren und der stechenden Borsten mit den Stacheln.

§ 15. Die Zellwände der Epidermis sind Cellulosemembranen, welchen eingelagert oder aufgelagert sind eine Anzahl anderer Körper: Cuticularsubstanz oder Cutin, Wachs, Harze, flüchtige Oele, Gummi- und Bassorinkörper, Silicium-Verbindungen und Kalksalze, Körper, mit deren Vorhandensein bemerkenswerthe Structureigenheiten verbunden sind.

§ 16. Von den relativ reinen Celluloseschichten der Epidermismembranen mag hervorgehoben werden, dass sie in wohl den meisten Fällen, zumal krautiger Theile, dem Anschein nach jener wasserreichen, stark lichtbrechenden Modification der Cellulosehäute angehören, welche ihre charakteristischste Ausbildung in dem unten zu beschreibenden Collenchym hat. Für genauere Angaben hierüber fehlen die nöthigen Detailuntersuchungen.

An diese wasserreichen Celluloseschichten schliessen sich die in Pflanzenschleim, Bassorinkörper verwandelten Membrantheile der Epidermiszellen an, auf deren häufiges Vorkommen an Laubblättern Radlkofer [1]) neuerdings aufmerksam gemacht hat. Die verdickte Innenwand dieser Epidermiszellen besteht, zumal in ihren inneren Schichten, im erwachsenen Zustande aus einem Pflanzenschleim, welcher im Wasser, ähnlich dem Schleime der Leinsamen u. a. bis zur Unkenntlichkeit aufquillt. In besonders hohem Grade entwickelt sind

1) Monogr. d. Gattung Serjania p. 100 (1875).

diese Schleimschichten an den lederartigen Blättern capscher Diosmeen (Diosma alba, Agathosma spec., Buku-Blätter [1]) wo sie sich auf der Blattoberseite und den wie diese spaltöffnungsfreien Theilen der Unterseite finden. Die Zellen haben hier eine beträchtliche Höhe, ihre äussere Hälfte den für derbe cuticularisirte Epidermen gewöhnlichen Bau. Die ganze, oft grössere innere Hälfte ist ausgefüllt durch die geschichtete, nach aussen von ebener Fläche begrenzte Schleimmasse und diese quillt bei Zusatz von Wasser oder Glycerin in dem Maasse, dass sie die ganzen äusseren Theile der Epidermis von dem inneren Blattgewebe weit abhebt und ihrerseits eine besondere verschleimte Gewebeschicht simulirt.

Die gleiche Erscheinung, jedoch, wie es scheint, immer in minder hohem Grade entwickelt, fand Radlkofer bei dem Laube zahlreicher Dicotyledonen, z. B. Sapindaceen, Salix-Arten, Daphne, Quercus pedunculata, Betula alba, Erica carnea, Tetralix, Prunus-Arten, Genista, Cytisus spec. u. s. w.; von Farnen bei Botrychium Lunaria. Wie die bei Radlkofer l. c. zu vergleichende Uebersicht der untersuchten Fälle zeigt, ist die Erscheinung übrigens keine allgemein verbreitete, oder bestimmten Blattstructurformen oder systematischen Gruppen allgemein eigene; sie fehlt z. B. bei Salix alba, amygdalina, Betula fruticosa, Prunus Padus u. s. w. Bei den von Radlkofer untersuchten Sapindaceen sind es öfters nur einzelne Zellen oder Zellgruppen, welche die in Rede stehende Erscheinung zeigen.

Das Cutin tritt auf in Form der Cuticula und in den Cuticularschichten der Cellulosemembran.

Das Cutin ist eine vollkommen verbrennliche, stickstofffreie Kohlenstoffverbindung; es wird gelöst resp. zerstört durch kochende Kalilösung, durch die Schulze'sche Mischung, kann daher durch diese Reagentien aus der Epidermis entfernt werden. Durch Mineralsäuren, zumal Schwefelsäure, welche die Cellulose zerstören, wird es wenig angegriffen, in Kupferoxydammoniak bleibt es auch nach vorheriger Einwirkung von Säuren unverändert, ebenso in Wasser, Alkohol, Aether. Der Fäulniss widersteht es weit länger, als die Cellulose. Aus diesem Verhalten ergeben sich die Mittel zur Isolirung der Cuticula und der Cuticularschichten. Jodpräparate, mit oder ohne Mitwirkung von Schwefelsäure, färben die Cuticula und Cuticularschichten gelb bis braun; Anilinfarbstoffe werden durch dieselben rasch in erheblicher Menge, also unter intensiver Färbung aufgenommen; aus einer Mischung von Anilinroth und Violett das letztere oft (nicht immer) vorzugsweise [2].

Die Cuticula bedeckt als eine dünne, überall eng anliegende hyaline Haut die ganze Aussenfläche der Epidermis, die Haarbildungen mit einbegriffen. Sie erscheint, ausgeschieden auf der Aussenfläche der Cellulosewände, auf der jungen wenigzelligen Embryoanlage, und bekleidet hinfort diese, den Vegetationspunkt des Stammes und alle an ihm vortretenden Glieder, dem Wachsthum derselben stetig folgend durch entsprechenden Flächenzuwachs und unter verschwindend geringer Dickenzunahme, bis zur eventuellen Abwerfung der Epidermis. In den seltenen Fällen, wo die ursprüngliche Epidér-

1) Vgl. Flückiger, Schweizerische Wochenschrift f. Pharmacie, Dcbr. 1873.
2) Hanstein, Bot. Ztg. 1868.

mis früh zerstört und dann durch neue Elemente ersetzt wird (den p. 32 erwähnten Aroideen-, vielleicht auch Palmenblättern), erscheint über letzteren auch neue Cuticula. Sie fehlt an dem Vegetationspunkt der Wurzel, tritt aber hinter diesem auf, da wo die Differenzirung der Epidermis beginnt. Die Cuticula setzt sich über die Oberfläche der Schliesszellen durch die Spaltöffnung fort, bis in die Athemhöhle und zwar von dem Augenblick an, wo die Bildung der Spalte durch Trennung der beiden Celluloselamellen beginnt. Ueber die Wände der Athemhöhle geht sie in der Regel soweit, als dieselben von Epidermiszellen gebildet werden, nach innen zu allmählich dünner werdend und an den die Athemhöhle seitlich begrenzenden subepidermalen Zellen aufhörend, also an jeder Spaltöffnung eine von der Spalte nach innen gehende offene Röhre bildend. Bei den Cacteen geht sie von der Spalte aus über die ganze Wand der geräumigen Athemhöhle und sendet röhrenförmige offen endigende Fortsätze in die Intercellularräume des angrenzenden chlorophyllführenden Parenchyms [1]). Auf der Innenfläche der Epidermis fehlt sie in der Regel. Seltner setzt sie sich von den Spalten aus über die ganze Innenfläche der Epidermis fort, soweit diese an Intercellularräume grenzt, als eine Lamelle also, welche von den Insertionsflächen der subepidermalen Zellen durchbrochen ist (v. Mohl, l. c.). So auf beiden spaltöffnungsführenden Blattflächen der Armeria-Arten, besonders A. plantaginea, der Blattunterfläche von Betula alba, Dianthus Caryophyllus, Euphorbia Caput Medusae, den spaltöffnungsführenden Streifen des Blattes von Asphodelus luteus. Bei Helleborus niger und viridis geht die innere Cuticula von der spaltöffnungsführenden untern aus, auch über die spaltöffnungsfreie obere Blattseite fort. (Ueber das Vorkommen von Cuticula in tiefer gelegenen Intercellularräumen s. Cap. VII; die eigenthümlichen Erscheinungen bei Restio diffusus § 18.)

Die Cuticula ist in den sicher constatirten Fällen für die dermaligen Untersuchungsmittel weder mechanisch noch optisch zerlegbar in getrennte, den angrenzenden Zellen entsprechende Stücke oder Segmente. Durch vorsichtige Maceration mit Kali oder verdünnten Säuren kann sie auf grosse Strecken von den darunter liegenden Zellmembranen abgehoben werden als ununterbrochenes Häutchen — sie scheint unter Einwirkung genannter Reagentien in Richtung der Fläche stärker zu quellen als jene Membranen —; durch kochende Kalilösung oder Schulze'sche Mischung wird sie in eine zähe schmierige Masse verwandelt und dann ganz zerstört, ohne einen Celluloserückstand zu hinterlassen. Sie ist in den meisten Fällen sehr dünn, zumal an submersen Theilen und Wurzeln; an oberirdischen Theilen, die Vegetationspunkte nicht ausgenommen, derber; nur in wenigen Fällen besonders mächtiger Entwicklung (Blatt von Cycas revoluta, Ilex aquifolium) lässt sie zarte Schichtung erkennen, in der Regel auch von dieser keine Spur. Ihre Dicke ist auf einer und derselben Epidermisfläche meist überall gleich; auch bei den vielerwähnten Leistchen und Warzen der Oberfläche läuft in der Regel die Cuticula selbst unverdickt über entsprechende Vorsprünge der Wand (z. B. Blatt von Eucomis, Orchis, Helleborus etc. Vgl. auch v. Mohl, Verm. Schr. Taf. IX,

---

1) v. Mohl, Bot. Ztg. 1845, p. 3. — Unger, Grundzüge (1845), p. 25. —

Fig. 7, 8.). Nach aussen vorspringende, der Cuticula selbst angehörende Verdickungen kommen viel seltner vor; das exquisiteste Beispiel an den Haaren (zumal der Blüthentheile) von Monotropa Hypopitys[1]); die mit dicken länglichen Warzen besetzte äusserste Schicht der Wand zeigt hier die Eigenschaften der Cuticula, sie wird in kochendem Kali vollkommen gelöst und lässt die Cellulosemembran ganz glatt zurück.

An einzelnen sehr derben und reichlich Wachs bildenden Epidermen (Acer striatum, Negundo, Sophora japonica) folgt die Cuticula dem Dickenwachsthum der Membranen nur kurze Zeit und wird dann unregelmässig rissig zersprengt.

Bei zarteren Epidermen bedeckt die Cuticula die relativ reine, weiche Cellulosemembran der Epidermiszellen. Bei derberen, zumal langlebigen aber enthält auch der an die Cuticula grenzende Theil der Cellulosemembranen selbst Cutin, besteht aus Celluloseschichten, deren jede von Cutin durchdrungen ist. Soweit dies der Fall ist, zeigt die Membran die charakteristischen Cuticular-Reactionen. Behandlung mit den Reagentien, welche das Cutin lösen, entfernt dieses successive aus den in ihrer ursprünglichen Gestalt und Structur, allerdings mit erheblichem Substanzverlust, zurückbleibenden Cellulosemembranen (vgl. Fig. 25). Die cutinhaltigen Schichten dieser heissen cuticularisirte (kürzer cutisirte) oder Cuticularschichten[2]).

Die Cutisirung kann sich über alle Elemente der Epidermis erstrecken, sowohl die Epidermiszellen, als die Haarbildungen, als auch die Spaltöffnungszellen; auf letzteren sind die Cuticular-Schichten allerdings der geringeren Grösse der Zellen entsprechend, oft schwächer, vielfach aber, zumal in den Eingangsleisten, mächtig entwickelt und in die der benachbarten Epidermiszellen sich continuirlich fortsetzend, z. B. Blätter von Clivia nobilis[3]), Dasylirion[4]), Epidendron ciliare und anderen derbblättrigen Orchideen, Ficus elastica etc.

Ueber die Epidermiszellen einer Fläche und für die soeben bezeichneten Fälle auch über die Spaltöffnungszellen setzt sich die Cuticularisirung gleichmässig fort, so dass eine Zelle sich wie die andere verhält, die Cuticularschichten also z. B. für einen einfachen Fall ein auf dem Durchschnitt die ganze Epidermis umziehendes gleich breites Band darstellen. Von der Cuticula selbst, welche sie bedeckt, sind sie optisch und (mit Hülfe der genannten Reagentien) mechanisch sicher, wenn auch nicht immer leicht trennbar. Ihre Form, relative Mächtigkeit und Ausdehnung über die zugehörigen Zellwände ist im Einzelnen nicht minder mannichfaltig und für jede Epidermis charakteristisch, wie die übrigen oben besprochenen Gestalt- und Structurverhältnisse. Folgende Hauptformen sind hierbei zu unterscheiden.

1. Die Cuticularschichten bilden in der bei weitem überwiegenden Mehrzahl der Fälle an der Aussenseite der Epidermiszellen einen nach innen, gegen die nicht cuticularisirte Membran scharf abgegrenzten Ueberzug. Dieser ist:

a) eine der Oberfläche folgende Lage von überall annähernd gleicher, die

1) Schacht, Lehrbuch, I, p. 140.
2) v. Mohl, Bot. Ztg. 1847, p. 502.
3) v. Mohl, Bot. Ztg. 1856, l. c.
4) Schacht, Lehrbuch I, Taf. IV, Fig. 9.

der Aussenwand nicht erreichender Dicke: z. B. Blatt von Dianthus plumarius, Caryophyllus, Helleborus foetidus, Vanilla, Galanthus nivalis[1]).

b) eine mächtige Lage, welche der Aussenfläche folgt und in die Mitte jeder Seitenwand leistenförmig, in den Berührungskanten mehrerer Zellen auch zapfenartig nach innen vorspringt. Die Vorsprünge sind in den meisten Fällen nach innen scharf resp. spitz ausgekeilt und reichen nicht bis zur Innenwand (Fig. 25). Oder sie erstrecken sich bis zu dieser und setzen sich hier in die gleichfalls cuticularisirte Grenzschicht (»Intercellularsubstanz«) gegen die subepidermale Zelllage fort; z. B. Zweige von Jasminum officinale, Ephedra distachya, Blatt von Phormium tenax[2]), Ilex (Fig. 26), Pinus (Fig. 27).

Die nicht cuticularisirte (durch Chlorzinkjod blau werdende) Cellulose-lage, welche in allen diesen Fällen das Zellenlumen rings umgibt, ist entweder relativ mächtig, vielschichtig, wie bei den Blättern von Pinus, Ilex (Blattnerven), vielen Aloë-Arten, Agave americana, Epidendron ciliare, Dasylirion, Sanseviera zeylanica, Phyllocladien von Ruscus aculeatus[3]). Oder sie ist, soweit sie an Cuticularschichten grenzt, eine sehr dünne, oft nur an ganz guten Präparaten nachweisbare Lage; dies der häufigste Fall bei derber Epidermis. Beispiele: Blatt von Hakea ceratophylla und anderen Species, Ilex aquifolium (Blattfläche), Hoja carnosa, Taxus baccata (Blattunterfläche); jährige Zweige von Viscum album[4]), Taxus, Rosa canina, Kerria japonica, Ilex aquifolium, Jasminum officinale, Laurus nobilis, Sassafras, Acer striatum[5]) etc.

c) Die ganze Aussenwand ist cuticularisirt, die übrige Wand nicht. Oberseite jähriger Blätter von Taxus baccata, jährige Zweige von Salix daphnoides; nach v. Mohl (Verm. Schr., Tab. IX, 15) Stammepidermis von Kleinia neriifolia.

2. Cuticularschichten und nicht cuticularisirte Wandpartie sind von einander nicht scharf abgesetzt, vielmehr

a) entweder die innerste Lamelle jeder Zellwand nicht cuticularisirt, die äusseren allmählich um so stärker, je weiter sie von der innersten entfernt sind, Cuticularreaction zeigend; z. B. Stengel von Psilotum triquetrum, jüngere Stämmchen von Selaginella inaequalifolia, Martensii u. a. Spec.

b) oder die ganze Wand der Epidermiszellen ringsum cuticularisirt: Blattstiel von Arbutus Unedo[6]), zweijährige Zweige von Nerium Oleander[7]), Blatt von Elymus arenarius[8]), Stamm von Klopstockia cerifera[9]), Blatt von Pinus Abies, Cunninghamia lanceolata; ältere Stämmchen genannter Selaginellen. Ferner schliessen sich hier die braunhäutigen Epidermen sehr vieler Farnstämme und -Blattstiele an.

3. Als Ausnahmefall ist die Epidermis der Blattfiedern von Cycas revoluta

---

1) v. Mohl, Verm. Schriften, p. 260 ff. Wigand, Intercellularsubstanz u. Cuticula (1850), Fig. 96 u. a. Petunikow, Recherches sur la Cuticule p. 191, Fig. 1, 22 (Bulletin Soc. imp. d. Moscou, 1866).

2) v. Mohl, Verm. Schriften, Taf. X, Fig. 28, 27.

3) Vgl. v. Mohl, Verm. Schriften, Taf. IX, X, Fig. 12, 14, 23, 26. Vegetab. Zelle Fig. 40. Schacht, Lehrbuch, I, Taf. III, Fig. 16, 17, 23—25; IV, 9 etc.

4) v. Mohl, Bot. Ztg. 1849, 593.

5) Bot. Ztg. 1871, p. 596.

6) Wigand, l. c. 78.

7) Petunikow, l. c. p. 19, 20, Fig. 21.

8) Wigand, l. c. 105.

9) Bot. Ztg. 1871, 577.

zu nennen[1]). Die getüpfelten Cellulosewände der Epidermis sind aussen be-

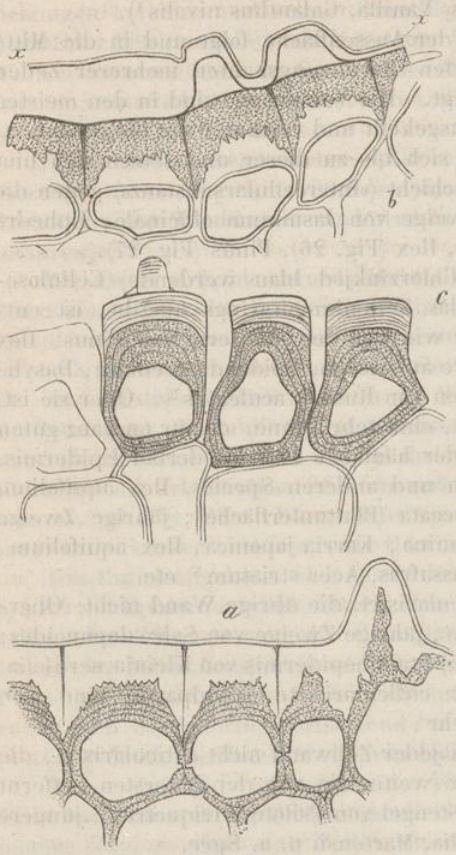


Fig. 26.

Fig. 25.

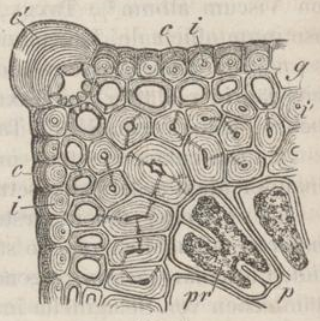


Fig. 27.

Fig. 25. (390) Querschnitt durch das Blatt von Aloe verrucosa. *a* ohne Einwirkung von Reagentien, in Wasser liegend. Die nicht cuticularisirten Theile der Membranen schattirt; aussen die von dunkleren Grenzlamellen durchsetzten, von der doppelt contourirten Cuticula bedeckten Cuticularschichten. *b* nach Erwärmung mit Kalilösung; die Cuticula *x*—*x* von den — hier schattirten — Cuticularschichten abgehoben, die nicht cuticularisirten (unschattirten) inneren Wandschichten etwas gequollen. *c* Epidermiszellen nach völliger Entfernung der Cuticula und des in die Cuticularschichten eingelagerten Cutins durch anhaltendes Kochen mit Kali. Sie sind von einander getrennt und sitzen den Zellen des subepidermalen Parenchyms auf, die Cuticularschichten von den anderen, inneren jetzt nur durch zartere Schichtung unterschieden.

Fig. 26. (800) Ilex aquifolium, Blatt. *A* Querschnitt durch den Mittelnerven der Unterseite. *a b* cuticulare Schichten, die inneren, *b*, durch Chlorzinkjod gelb werdend und sich in bis zu der subepidermalen Schicht reichende Grenzlamellen fortsetzend. Die äussere (*a*) in Chlorzinkjod ungefärbt bleibend (wohl nur theilweise die eigentliche Cuticula?), *c*, *c* die nicht cuticularisirten Theile der Membranen. Aus Sachs, Lehrbuch. Vgl. dieses, p. 35. *B* Einige Zellen derselben Epidermis von der Aussenfläche gesehen.

Fig. 27. (800) Pinus Pinaster, Blatt, Querschnitt, Kante des Randes; *c* cuticularisirte,

1) v. Mohl, Verm. Schr. l. c. Schacht, Lehrb. l. c. Wigand, l. c. Fig. 43.

deckt von einer dicken, geschichteten, aber nicht in Cuticularschichten zerlegbaren Cuticula, von der aus schmale cuticulare Grenzstreifen zwischen den Seitenwänden der Zellen durch bis zu dem subepidermalen Gewebe laufen.

Wo die Cuticularschichten an nicht cuticularisirte Membran grenzen, ist die Grenzfläche entweder glatt, z. B. bei den meisten sub 1 erwähnten Zweigepidermen; oder uneben durch kleine zahlreiche Vorsprünge, welche wie Zähnchen in die Celluloselagen eindringen. Sehr kleine Vorsprünge dieser Art sind z. B. an den Zweigen von Taxus[1]), dem Blatte von Hoja carnosa; grössere scharfe Zähnchen an den Blättern vieler Aloë-Species (Fig. 25), den Phyllocladien von Ruscus aculeatus. Epidendron ciliare hat sowohl auf der die Cellulosewand aussen bedeckenden Fläche der Cuticularschichten, als auf den in die Seitenwände keilförmig einspringenden Leisten, als auch auf den in die Seitenkanten tiefer als die Leisten eindringenden spitzen, kantigen Zapfen derselben reichliche feine Zähnchen. An der Zweigepidermis von Prumnopitys elegans[2]) sind die Vorsprünge sehr gross, von der Form dicker, oft verzweigter stumpfer, ungleich grosser Platten und unregelmässig gekrümmt, so dass auf dünnen Schnitten oft einzelne abgeschnittene Stücke derselben inselartig in der nicht cuticularen Membran liegen. — Auf den Blättern mancher Proteaceen (Lomatia longifolia, Hakea ceratophylla, H. Baxteri[3]) sind die Vorsprünge stumpfe Wülste, die von Cellulose erfüllten Zwischenräume zwischen ihnen enge Spalten. Diese erscheinen in der Flächenansicht als Streifen, welche unregelmässig radial um einen centralen, bei langgestreckten Zellen auch um 2 excentrische Punkte geordnet, manchmal auch verzweigt und durch Anastomosen verbunden sind; auf senkrechten Durchschnitten stellen sie schmale helle Radialstreifen dar; durch Chlorzinkjod werden sie als Fortsätze der inneren Celluloselage blau, während die Cuticularschichten mit ihren vorspringenden Wülsten braune Färbung annehmen. Dieses Verhalten hebt für diese Fälle die von Nägeli ausgesprochenen Zweifel über die Natur genannter Spalten.

Hinsichtlich der inneren Structur der Cuticularschichten ist hier nicht einzugehen auf die verdickten Zellwänden allgemein zukommenden Erscheinungen der Schichtung, Streifung, Areolirung[4]). Verschiedene successive Schichten oder Schichtencomplexe (Schalen) sind in vielen Fällen in verschiedenem Maasse cuticularisirt, daher von verschiedener Lichtbrechung und verschiedener Färbung durch Jodpräparate. Z. B. bei Ilex aquifolium (vgl. oben, Fig. 26), Aloë soccotrina, Fourcroya gigantea, Taxus baccata (Petunikow, l. c. Tab. III, Fig. 3, 4, 7, 9). Das Gleiche gilt von den successiven zur Oberfläche senkrechten Streifen für manche Fälle. Hakea Candolleana Meisn. hat z. B. ganz ähnliche Streifung, wie die oben für H. ceratophylla beschriebene, die Streifen liegen aber in den Cuticularschichten, reichen nicht nach innen bis zur Cellu-

i innere nicht cuticularisirte Schichten der Epidermiszellen. *c'* sehr grosse und sehr dickwandige in der Kante liegende Zelle. — *g*, *i'* Hypoderm. *p* Chlorophyllparenchym, *pr* contrahirter Protoplasmakörper der faltig-gebuchteten Zelle. Aus Sachs, Lehrb.

1) Graf z. Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1871, 536.
2) Graf z. Solms-Laubach, l. c.
3) Nägeli, Sitzungsber. d. Bayr. Academie 7. Mai 1864. Taf. II, 19, 20.
4) Vgl. Hofmeister, Bd. I dieses Handb. § 27, 28.

loselage und werden durch Chlorzinkjod hell gelb, während die übrigen Cuticularschichten braun werden[1]). Epidendron ciliare zeigt in Chlorzinkjod breite zur Oberfläche senkrechte Streifen von abwechselnd bedeutend verschiedener Färbungsintensität.

Eine andere, ebenfalls in Zellcomplexen allgemein vorkommende Erscheinung, nämlich das von der übrigen Membran verschiedene optische und chemische Verhalten der Grenzschichten oder Grenzlamellen aneinanderstossender Zellen tritt in den Cuticularschichten vielfach besonders auffallend hervor. Scharf gezeichnete, dünne, nach innen zu allmählich bis zum Verschwinden ausgekeilte Grenzlamellen springen von der Cuticula aus, Fortsätzen dieser gleichend, nach innen zwischen die cuticularisirten Seitenwände vieler Epidermen. Sie werden durch die Reagentien, welche die Cuticularsubstanz zerstören, auch zerstört, bestehen daher aus dieser ganz oder grösstentheils (vgl. Fig. 25 c und Fig. 27). Bei anderen Epidermen (z. B. Acer striatum, Dianthus Caryophyllus u. a. m.) sind am frischen intacten Präparat Grenzschichten nicht sichtbar oder kaum angedeutet. Aber auch hier werden durch Reagentien, welche die Cuticularsubstanz zerstören, die Seitenwände aneinanderstossender Zellen getrennt, was auf eine zarte, ganz oder grösstentheils aus Cuticularsubstanz bestehende Grenzschicht schliessen lässt.

Mit dem Namen Cuticula bezeichnete Ad. Brongniart[2]) zuerst diejenige oberflächliche homogene Lamelle der Epidermis, welche allein übrig bleibt, wenn alles andere durch Fäulniss oder Einwirkung von Schwefelsäure zerstört ist. Die Namen der von ihm untersuchten Pflanzen zeigen an, dass er dabei die Cuticularschicht von der Cuticula nicht unterschied, denn nach der Maceration bleiben beim Blatte von Dianthus Caryophyllus z. B. beide als zusammenhängende Haut zurück, bei dem von Potamogeton lucens nur die Cuticula, weil die Cuticularschicht fehlt. Auch bei den Beobachtern der nächsten Folgezeit[3]) wird die Unterscheidung beider Theile vermisst, auf deren anatomische und stoffliche Verschiedenheit Mohl, Bot. Ztg. 1847, p. 499 ff. zuerst aufmerksam machte.

Für die Cuticularschicht wurde mit dieser Arbeit Mohl's die von ihm selbst und von Meyen früher vertheidigte Ansicht, nach welcher die »Cuticula« ein Theil der äusseren Membranen der Epidermiszellen selbst ist, bestimmt erwiesen, die Ansicht Anderer (Treviranus, Schleiden, Grundz.), welche sie für ein »Secretions-Ausschwitzungsproduct« der Epidermis hielten, beseitigt. Was die Cuticula selbst betrifft, so sagt Mohl: »wenn Jemand dieselbe einer Secretion der Epidermiszellen zuschreiben will, so habe ich gegen diese Vorstellung keine Einwendung zu machen; einen Beweis für die Richtigkeit derselben beizubringen, wird jedoch schwer sein«, was er durch die bei vielen Pflanzen vorkommenden Streifungen begründet, aus welchen doch auf eine bestimmte Organisation und nicht eine Entstehung aus einfach erhärteter ausgeschwitzter Flüssigkeit zu schliessen sei. Cohn (De Cuticula, in Linnaea, Bd. 23, 1850) gab dann, vorzugsweise auf Grund von an Haaren angestellten Untersuchungen, eine klare Darstellung des Sachverhalts. Wigand[4]) nahm auch für die Cuticula die Zugehörigkeit zu den Zellmembranen der Epidermis in Anspruch und vertrei-

1) Die von Nägeli, l. c. Fig. 14, 15, Schacht, Lehrb., Taf. III, 27, 28 für H. florida, v. Mohl, l. c. Fig. 18 für H. gibbosa dargestellten Streifen dürften sich denen von H. ceratophylla anschliessen.

2) Ann. sc. nat. 2e Série, I, p. 65. Die erste Beschreibung gab Brongniart in d. Annales sc. nat. 1e Série, Tom. XXI, p. 427 (1830).

3) Treviranus, Physiol. I, 448. Meyen, Physiol. I, 176. v. Mohl, Linnaea 1842 u. Verm. Schriften p. 260 ff.

4) Intercellularsubstanz und Cuticula. Braunschw. 1850, p. 36 ff.; Botanische Untersuchungen (1854), p. 67. Flora 1861, p. 81 ff. Das in diesen Arbeiten von der Intercellularsubstanz Gesagte berührt die vorliegende Auseinandersetzung selbstverständlich nicht.

digte seine Anschauung gegen die allerdings verworrene von Schacht (Pflanzenzelle; Lehrbuch I.). Hofmeister betrachtet sie als Theil der Epidermis-Zellmembran[1]).

Stellt man gegenüber den derzeit bekannten, grossentheils oben resumirten Thatsachen die Frage, ob die Cuticula aus Theilen sämmtlicher Epidermiszellen besteht oder etwas von diesen verschiedenes ist, so muss die Antwort im letzteren Sinne ausfallen, auch wenn man nur die anatomischen Verhältnisse berücksichtigt, die stoffliche Differenz ganz bei Seite lässt[2]). Wenn sich Payen's Angabe[3]) auch bestätigen sollte, nach welcher die Cuticula von Cereus peruvianus, nach successiver Behandlung mit kochender Salpetersäure, Wasser und Ammoniak unter dem Deckglase hin- und hergeschoben, in eckige, je einer Epidermiszelle entsprechende Stücke zerfällt, so ist dies nur ein vereinzelter Ausnahmefall. Ueberall anderwärts wächst die Cuticula, nachdem sie auf dem wenigzelligen Embryo einmal angelegt ist, ihre ursprünglichen Eigenschaften im Wesentlichen beibehaltend, über den Epidermiszellen und mit diesen Schritt haltend fort, weder an alten noch an jüngeren Theilen zerlegbar in die zu irgend einer Zeit veränderten Aussenlamellen einzelner Epidermiszellen oder Epidermiszellcomplexe. Auch wenn sie sammt den von ihr bedeckten Membranen aus reiner Cellulose bestände, wäre sie, anatomisch betrachtet, eine Membran für sich, welche dem ganzen Gliede oder der ganzen Pflanze gemeinschaftlich angehört und von den Wänden der Einzelzellen unterschieden werden muss. Ihre genetische Beziehung zu den angrenzenden Celluloseschichten ist hierdurch nicht ausgeschlossen; sie muss vielmehr zunächst von diesen her kommen überall da, wo sie an einer freien Oberfläche wächst oder regenerirt wird, wo also die (z. B. für die im Embryosack eingeschlossene Keimanlage denkbare) Möglichkeit einer Auflagerung von aussen her ausgeschlossen ist. Auch wenn man von den Embryoanlagen, den hier ferner liegenden Pollenzellen u. s. w. absieht, ist selbst an freien Oberflächen — bei der Entwicklung der Spaltöffnungen — klar zu beobachten, dass zuerst die Cellulosemembran allein vorhanden ist und später die Cuticula auf ihr erscheint. Wo man also auf die ersten Anfänge der Cuticularbildung zurückgehen kann (vgl. Hofmeister, l. c.), ist zuerst die Cellulosewand allein vorhanden, nachher in Cuticula und Cellulosemembran gesondert; wo die Cuticula an freier Oberfläche wächst, kann das Material für sie zunächst nur aus den Cellulosemembranen kommen. Ein Product der Aussonderung dieser und somit der Zellen, welchen sie angehören, ist sie daher jedenfalls.

Die Cuticula ist von der Cellulosemembran in ihrer stofflichen Zusammensetzung verschieden; sie besteht jedenfalls ihrer Hauptmasse nach aus Cutin, auch wenn (was nicht zugegeben sein soll) Hofmeister's[4]) Beobachtung, dass die Cuticula der Blätter von Orchis Morio, Hoja carnosa nach dreiwöchentlicher Maceration in Kalilösung durch Jodkaliumjod »deutlich« blau wurde, einen Cellulosegehalt anzeigen sollte. Es stellt sich daher die Frage, wo das Cutin herstammt, welches das Material und welches der Ort seiner Erzeugung ist. Da es zunächst nur aus den Epidermiszellen kommen kann, ursprünglich auf der anscheinend reinen Cellulosemembran erscheint, später auch innerhalb dieser, in der Cuticularschicht vorhanden ist, und im Protoplasma und Zellsaft zu keiner Zeit gefunden wird, so ist seine Entstehung in der Cellulosemembran und aus Cellulose wahrscheinlich, ein sicherer Nachweis hierfür aber auf Grund der vorliegenden Thatsachen nicht zu führen.

Es braucht hier nicht hervorgehoben zu werden, dass die Cuticula von Anfang an als scharf gesonderte Hautlamelle abgesondert wird, für welche von Anfang an eine bestimmte Structur zu postuliren ist, und dass jene alte Anschauung, nach welcher bei Aussonderung oder Secretion an eine ausfiltrirte, früher oder später erhärtende Flüssigkeitsmasse gedacht wurde, hier so wenig wie bei den meisten anderen »Secretionen« zutrifft. Vgl. § 17, 19.

Hinsichtlich der Herkunft des in der Cuticularschicht der Zellwände infiltrirten Cutins gilt selbstverständlich das für die Cuticula Gesagte. Was die Anlegung und das Wachsthum dieser Schicht betrifft, so beobachtet man allerdings in manchen (übrigens noch näher zu studirenden) Fällen eine nach und nach von aussen nach innen fortschreitende Cutisirung der Cellulosemembran, so in den oben genannten Beispielen von Psilotum und Selaginella. Wohl in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle — worüber jedoch auch noch

1) Pflanzenzelle p. 159, 248, 257 etc.
2) Vgl. Cohn, l. c. p. 382.
3) Vgl. Hofmeister, l. c. p. 251.
4) Pflanzenzelle p. 257.

eingehendere Untersuchung nothwendig —, z. B. Blätter von Agave americana[1], Aloe-Arten, Zweige von Acer striatum[2], werden aber die Cuticularschichten in ihrer definitiven scharfen Umgrenzung als dünne Lamellen angelegt und wachsen als cutinhaltige Lagen zu ihrer definitiven Stärke heran, gegen die mitwachsende Cellulosehaut immer scharf abgegrenzt. Dass sie durch successive nach innen fortschreitende Cutisirung diesen Zuwachs erhalten, ist zwar denkbar, aber aus der Beobachtung nicht ersichtlich.

Die Meinung von Hartig und Karsten[3], wonach die Cuticula die fortwachsende Urmutterzellhaut der Pflanze sei, hat, gegenüber dem derzeit, zumal über ihre Regeneration, ihr Eintreten in die Spaltöffnungen und über die innere Cuticula Bekannten, kaum mehr historisches Interesse.

Der die Cuticula bildende, in der Cuticularschicht enthaltene Körper, welcher Cuticularsubstanz, oder nach Frémy Cutin genannt wird, ist seiner chemischen Zusammensetzung nach nicht mit voller Klarheit bekannt. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass es sich nicht überall um den gleichen Körper handelt, dass z. B. wesentliche Verschiedenheiten bestehen zwischen der intensiv braun gefärbten Substanz cutisirter Farnepidermis und dem farblosen oder schwach gefärbten Cuticularstoff phanerogamer Epidermen. Die Untersuchungen über den in Rede stehenden Körper beziehen sich fast ausschliesslich auf letztere. Auf Grund von Payen's Arbeiten[4] wurden die cuticularen Substanzen als stickstoffhaltige Verbindungen — Producte der Veränderung der Cellulose unter Aufnahme einer Stickstoffverbindung — angesehen.

Frémy[5] isolirte die Cuticula verschiedener Blätter, Blüthentheile und Früchte (Iris, Camellia, Aepfel) und fand die nach Kochen mit verdünnter Chlorwasserstoffsäure und nachheriger successiver Behandlung mit Kupferoxydammoniak, Chlorwasserstoff, Kali, Aether und Alkohol in ihrer ursprünglichen Structur rückbleibende, elastische dehnbare Haut stickstofffrei, bestehend aus dem Körper, den er Cutin nennt, und dessen procentische Zusammensetzung er auf C 73,66, H. 11,37, O 14,97 angibt. Das Cutin zeigt die oben (S. 78) angegebenen Eigenschaften; es gibt bei Erhitzung fette Säuren, bei Einwirkung kochender Salpetersäure Korksäure, und ist in kochender concentrirter Kalilösung verseifbar. — Die Cuticula sammt den Cuticularschichten des Blattes von Agave americana zeigten mir nach ihrer Isolirung durch das Frémy'sche Verfahren ihre Structur vollkommen erhalten; sie enthielten noch mikrochemisch nachweisbare Spuren von Cellulose. Eine damals in Halle, in Prof. Stohmann's Laboratorium ausgeführte Elementaranalyse erwies die Substanz vollkommen stickstofffrei.

§ 17. In Begleitung der cuticularen Körper treten meist wachsartige auf, d. h. Kohlenstoffverbindungen, deren chemische Constitution allerdings noch genauerer Untersuchung bedarf und vielleicht der des Bienenwachses wenig nahe steht, welche aber nach ihren derzeit bekannten physicalischen Eigenschaften, wie Löslichkeit, Schmelzbarkeit unter 100° u. s. w. den genauer bekannten Wachsarten ähnlich sind und daher einstweilen kurz als Wachs bezeichnet werden. Was die Löslichkeit betrifft, so sind alle die hierher gehörigen Wachskörper in kaltem Alkohol nicht oder sehr schwer, in kochendem vollkommen löslich, in Aether lösen sich die meisten, doch nicht alle, schon ohne beträchtliche Temperaturerhöhung. Schon nach den vorliegenden unvollständigen Untersuchungen erweisen sich viele Wachsarten der Epidermis

1) Vgl. Oudemans, Mémoire sur les stomates etc. C. rend. de l' acad. d'Amsterdam, Vol. XIV.

2) Vgl. Bot. Ztg. 1871, p. 596, Taf. II, Fig. 29—35.

3) Bot. Ztg. 1848, 730. Vgl. Hofmeister, l. c. 251.

4) Ausführliches bei Hofmeister, l. c. p. 249 ff.

5) Comptes rendus, Tom. 48, 669. Ann. sc. nat. 4e Sér. Tom. XII, p. 331. Ueber Payen's Einwendungen gegen Frémy vgl. Comptes rendus Tom. 48, 893. Ferner die Uebersicht über die betr. Discussion in Kopp und Will, Jahresber. üb. d. Fortschritte der Chemie für 1859, p. 529 ff., speciell p. 536, 539.

als Gemenge von zwei oder mehreren differenten Körpern; manchen ist in kaltem Alkohol leicht lösliches Harz in erheblicher Quantität beigemengt, z. B. dem Wachs der Ceroxylon-, Klopstockia- und Chamaedorea-Stämme; anderen (Stämme von Chamaedorea und Kerria) eine Silicium-Verbindung. [1])

Das Wachs findet sich, nach den vorliegenden Untersuchungen nicht in der Epidermis submerser und im Boden wachsender Theile. In den von Luft umgebenen Epidermen dagegen kommt es in sehr allgemeiner, vielleicht ausnahmsloser Verbreitung vor, und zwar theils der Zellwand eingelagert, theils auf der Aussenfläche der Cuticula ausgeschieden als Wachs-Ueberzug.

Wachseinlagerung kommt nur in den Wänden vor, soweit sie aus Cutin bestehen oder solches enthalten, nicht in der relativ reinen Cellulosemembran; sie findet sich sowohl bei solchen, welche zugleich Wachsüberzüge ausscheiden, als auch bei anderen, denen die Ausscheidung fehlt oder nur in ganz geringem Maasse zukommt, wie den Stämmen und Aesten von Acer striatum, Sophora japonica, Jasminum fruticans, den Laubblättern von Cycas revoluta, Aloë verrucosa, Epidendron ciliare, Hoja carnosa. Das eingelagerte Wachs ist in der cuticularen Membran in Form an frischen Präparaten optisch nicht erkennbarer kleiner Theilchen infiltrirt. Es wird anatomisch nachgewiesen, indem man es aus dünnen, vorsichtig unter Wasser erwärmten Schnitten ausschmilzt, wobei es in Form kleiner Tropfen aus Cuticula und Cuticularschichten austritt. Kochender Alkohol zieht es aus den Membranen aus. Diese behalten nach der Ausschmelzung oder Lösung ihre ursprüngliche Structur, bei sehr reichlicher Wachsinfiltration aber (Acer striatum, Klopstockia) unter beträchtlicher Volumenverminderung, welche auch bei nachheriger Einwirkung von Wasser verbleibt.

Wachsüberzüge werden auf der Aussenfläche der Cuticula ausgeschieden in vier Haupt-Formen, welche bezeichnet werden können als 1) Schichten oder Krusten, 2) Stäbchen-Ueberzug, 3) Einfache Körnerschicht, 4) Gehäufte Ueberzüge.

Die Schichten oder Krusten sind der Cuticula aufgelagert in Form einer zusammenhängenden Membran. Auf vielen Epidermen bildet diese eine glashelle, glatte, spröde, daher an der abpräparirten Epidermis meist rissige, in eckige Stücke zersprungene Glasur, deren Dicke auf etwa 1 μ zu schätzen ist. So z. B. auf dem Laube von Thuja orientalis, occidentalis, von Sempervivum tectorum, calcareum, dem jungen Stengel fleischiger Euphorbien (E. caput Medusae L., E. ornithopus, E. canariensis, piscatoria, balsamifera Ait. [2]), von Lepismium paradoxum Salm., Kerria japonica. Sehr zarte eckige, homogene Blättchen, den Trümmern einer zarten Wachshaut ähnlich, finden sich gleichsam als rudimentäre Form der Glasurüberzüge auf manchen glatten, glänzenden Epidermen: Cereus alatus, Opuntiae spec., Blatt von Fuchsia globosa, Taxus baccata, Blatt und Stengel von Portulaca oleracea.

In anderen Fällen erreichen die Wachsschichten sehr beträchtliche Mächtig-

---

1) Ueber die Zusammensetzung der betr. Körper vgl. Wiesner, Bot. Ztg. 1876, 225. Nachträgl. Anm.

2) Schacht, Lehrbuch II, 559.

keit und zeigen alsdann eine mehr oder minder complicirte Structur, Schichtung parallel der Oberfläche, senkrecht zu dieser gerichtete Streifung und Felderung oder beides zusammen. Die Wachskruste von Euphorbia canariensis erreicht auf alten Aesten bis 70 μ Dicke und zeigt deutliche Schichtung; die von Kerria wird über 5 μ dick und ebenfalls geschichtet. Die Stämme von Chamaedorea-Arten, zumal Ch. Schiedeana Mart. sind von einer bis 14 μ dicken spröden kieselhaltigen geschichteten Wachsglasur bedeckt. Weit massiger, bis 5 mm Dicke erreichend und reiche Schichtung und Areolirung zeigend tritt der Wachsüberzug auf an der Stammepidermis der andischen Wachspalmen Ceroxylon und Klopstockia. Die jungen Blätter von Corypha (Copernicia) cerifera sind beiderseits von einer ebenfalls senkrecht zur Oberfläche gestreiften, nur 15—19 μ dicken Wachsschicht bedeckt, welche, von dem getrockneten Blatte abgebröckelt, als das brasilianische Carnauba-Wachs gesammelt wird. Die Stengel und Blätter von Panicum turgidum Forsk. sind von einer bis 30 μ dicken, senkrecht zur Oberfläche gestreiften und spaltbaren Wachskruste bedeckt.

Die dünne, der von S. tectorum sonst gleich beschaffene Wachsglasur der Blätter von Sempervivum glaucum ist auf ihrer Aussenfläche feinwarzig-uneben, die der Blätter von Cotyledon orbiculata L. mit zahlreichen aufrechtconvergenten Fortsätzen von der Form 10 μ hoher und gegen 1 μ dicker Stäbchen versehen.

Letztere vermitteln den Uebergang von der besprochenen Form des Wachsüberzugs zu dem Stäbchen-Ueberzug, welcher die Epidermis der Blattunterfläche von Aechmea farinosa bedeckt, vorzugsweise aber vorkommt bei vielen Scitamineen und Gramina; z. B. an der Blattunterfläche und den Blatt-

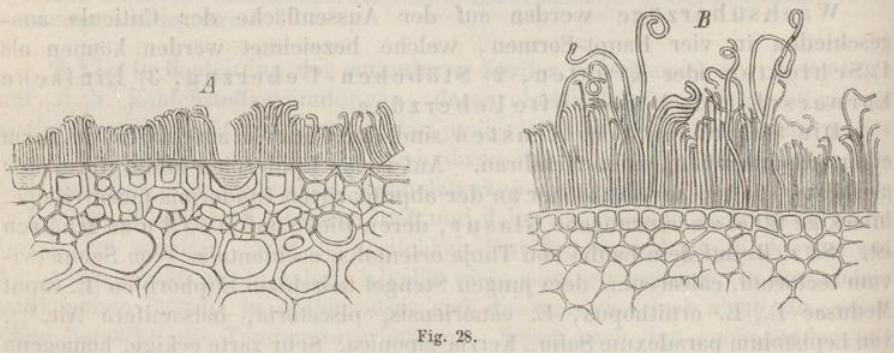


Fig. 28.

stielen von Heliconia farinosa, Strelitzia ovata (Fig. 29), Musa spec., Hochblättern von Cannaarten; Internodien und Knoten von Saccharum officinarum (Fig. 28), Eulalia japonica Trin.; — auf den kurzen, minder verkieselten Epidermiszellen an den Blattscheiden und der Unterfläche der Lamina letztgenannter Arten, ferner daselbst und an den Stengeln von Sorghum-Arten, Coix

Fig. 28. Querschnitte durch den Stengel von Saccharum officinarum. *A* (375) Oberfläche eines erwachsenen jungen Internodiums, *B* (142) eines eben solchen Knotens.

Lacryma, u. a. m. Aus Wachs bestehende Stäbchen stehen hier senkrecht auf der Cuticula, entweder in relativ weiten, ihre Dicke erreichenden oder übertreffenden Abständen von einander, oder bis zur Berührung einander genähert. Die Stäbchen sind den Epidermiszellen etwa gleichhoch (Strelitzia, Internodien von Saccharum, u. a.) oder in den meisten Fällen beträchtlich höher — die längsten, zumal die an den Knoten von Saccharum beobachteten bis über 100 und 150 μ hoch, unter sich jedoch meist sehr ungleich. Ihre Dicke beträgt durchschnittlich und meistens etwa 1 μ, bei den grössten aber oft das 3—4fache. Ihre Gestalt ist cylindrisch oder —, wiederum bei den stärksten, mehr oder minder kantig oder bandförmig-plattgedrückt. Sie sind an ihrem untern, der Epidermis aufsitzenden Theil gerade, die oberen Enden aber bei den kürzeren kurz-hakenförmig, bei den grösseren sehr stark nach Art eines Krummstabes oder einer korkzieherähnlichen Locke gekrümmt; — ihre Substanz homogen oder, bei den grossen, der Länge nach fein gestreift. Für das blosse Auge stellen die Stäbchenüberzüge eine je nach der Grösse und Zahl der Stäbchen verschieden massige, leicht abzuschabende oder abzuwischende, weisse, mehlige Bedeckung der Oberfläche dar — am auffallendsten an den Blättern genannter Heliconia, den Knoten von Saccharum.

Als einfache Körnerschicht wird die Form des Ueberzugs bezeichnet, bei welcher der Cuticula Wachskörnchen in einfacher Lage nebeneinander, nicht übereinander gehäuft, aufgelagert sind. Die Körnchen haben durchschnittlich die Grösse von gegen 1 μ; sie sind rundlich oder von der Gestalt sehr kurzer, zur Oberfläche senkrechter Stäbchen (z. B. Allium fistulosum, Zweige von Acer striatum) und bilden in letzterer Form den Uebergang zu den Stäbchenüberzügen. Sie liegen entweder in weiten Abständen von einander (z. B. Blattoberseite von Tropaeolum majus, Begonia semperflorens u. a. Spec. Vitis vinifera) oder einander bis auf schmale Interstitien, oder bis zur dichten Berührung genähert — letzteres z. B. bei den erwachsenen Blättern von Tulipa, Echeveria pumila u. a. Spec., Dianthus Caryophyllus, dem Roth- und Weisskohl u. s. f. Wo die Körnchen in nicht zu weiten Abständen von einander stehen, bilden sie den weissen oder blauen, abwischbaren Reif, welchem so viele als glaucae bezeichneten Theile ihre glaucedo verdanken. Von den unzähligen hierher gehörenden Beispielen seien ausser den schon erwähnten noch genannt: die nicht stäbchentragendeu Theile der Epidermis der oben namhaft gemachten Gräser, die Blätter von Iris germanica, pallida, Galanthus nivalis, Allium, Brassica oleracea varr., Mesembryanthemum spec., Calandrinia speciosa, die obere Partie der Innenseite der Blattkanne von Nepenthes (Wunschmann l. c.).

Eine grosse Anzahl bereifter und glauker Theile von Pflanzen aus den verschiedensten Familien ist von dem Wachs-Reife der vierten Form bedeckt, welche gehäufter Wachsüberzug darum genannt wurde, weil er ein Haufwerk sehr zarter Stäbchen oder Körnchen darstellt, welche nicht in einfacher, sondern in mehreren unregelmässigen Lagen die Cuticula bedecken. Beispiele für gehäufte Stäbchen sind die weissen Eucalypten (E. globulus, pulverulenta) Acacien (A. Hügelii, cultriformis), Lonicera implexa Ait., Andromeda dealbata; Secale cereale, Elymus arenarius; Encephalartos horridus; für die gehäuften Körnchen: Kleinia ficoides, Ricinus communis, Blattunterfläche von Abies

pectinata und Verwandten. Intermediäre Formen zwischen der dritten und vierten Form finden sich zuweilen, z. B. Blätter von Agave americana.

Die Wachsüberzüge bedecken meist gleichförmig oder mit den für Sorghum, Eulalia u. s. w. für die verschieden gestalteten Epidermiszellen angegebenen Formunterschieden die ganze Epidermisfläche; die körnigen und gehäuften auch die Spaltöffnungs-Schliesszellen bis zum Spalteneingang. Die untersuchten Schichtenüberzüge lassen, sofern sie dem entfalteten Theile zukommen, die Spaltöffnungen frei oder sind wenigstens auf den Schliesszellen bis zur Unkenntlichkeit dünn. Die Wachsschicht des jungen unentfalteten Blattes der Carnauba-Palme bedeckt dagegen auch die Spaltöffnungen ganz vollständig; diese werden jedoch bei der Entfaltung frei gelegt werden, da das spontane Abbröckeln der Wachsschicht am entfalteten Blatte zwar nicht direct beobachtet, aus den vorliegenden Daten jedoch mit Bestimmtheit zu vermuthen ist. — Bemerkenswerthe Besonderheiten in der Vertheilung der Stäbchen zeigen

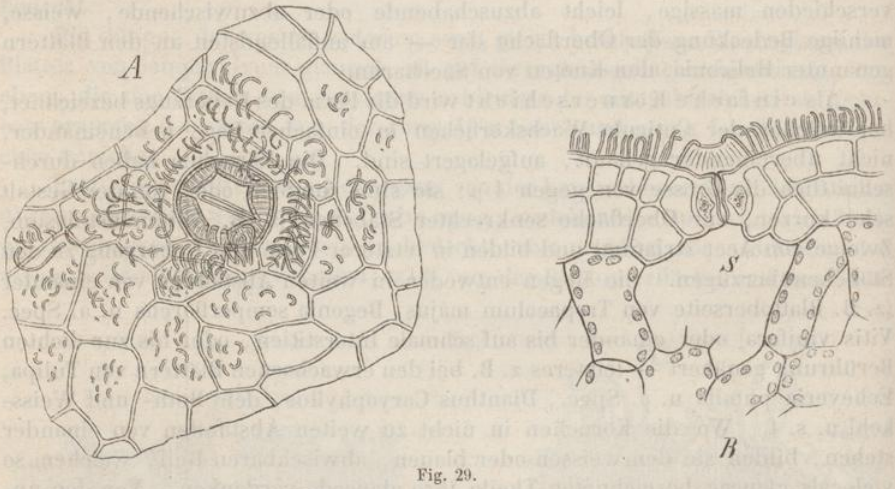


Fig. 29.

einige Scitamineen. Auf dem Blatte von Musa ornata stehen die kurzen Stäbchen vorzugsweise, wenn auch nicht ausschliesslich über den Kanten der Epidermiszellen. Strelitzia ovata (Fig. 29) hat über die ganze untere Blattfläche vertheilte Stäbchen. Diejenigen, welche auf den eine Spaltöffnung umgebenden ringförmigen Zellreihen stehen, convergiren mit ihren hakig gekrümmten Enden gegen die Spaltöffnung und auf der Kante der Wand, welche die zwei halbmondförmigen Nebenzellen von den umringenden Epidermiszellen trennt, steht eine aus Wachs bestehende Leiste von der Form eines nach aussen conisch verschmälerten Ringes mit einwärts gebogenem Rande und radialer Streifung,

Fig. 29. Strelitzia ovata. *A* Unterfläche der Epidermis eines noch in Entfaltung begriffenen Blattes, auf den Epidermiszellen in Entwicklung begriffene Wachsstäbchen, rings um die Spaltöffnung der gestreifte Ring. *B* Querschnitt eines erwachsenen Blattes, Epidermis mit einer Spaltöffnung (über der weiten Athemhöhle *S*), den Stäbchen und dem Ringe. Unter der Epidermis grosszellige Hypodermschicht, unter dieser die chlorophyllführenden Zellen des Blattparenchyms (375). —

welche ihn wie aus vielen convergenten Krummstäbchen zusammengefügt erscheinen lässt. Die Aussenfläche der Nebenzellen selbst und der Schliesszellen ist frei von Wachsüberzug, die Spaltöffnung wird gegen diesen durch den Ring gleichsam abgegrenzt. Andere Strelitzia-Arten zeigen den Ring ebenso, die Form und Vertheilung der Stäbchen von S. ovata verschieden.

Bau und Entwicklung der Wachsüberzüge und Wachseinlagerungen sind vom Verfasser dieses Buches in einem längeren Aufsatze (Bot. Ztg. 1871) beschrieben worden. In diesem ist auch die sehr spärliche ältere Literatur über den Gegenstand besprochen. Ein paar Zusätze brachte dann Wiesner (Bot. Ztg. 1871, p. 769). Für mancherlei Details muss auf diese Specialarbeiten verwiesen werden. Hier sei zu dem oben Gesagten nur Weniges hinzugefügt.

Die innere Structur der Wachsüberzüge, welche bei den Stäbchen in der Streifung, d. h. in dem Vorhandensein von Längsschichten wechselnd ungleichen optischen Verhaltens angedeutet ist, erreicht bei den dicken Schichten eine complicirte Gliederung. Bei dem untersuchten Material von Klopstockia cerifera Karst. (Fig. 30) betrug ihre Dicke bis 0,66 mm. Sie wird über jeder Spaltöffnung von einem geraden, senkrechten (Luft und Pilzfäden enthaltenden) Kanal (S—S') durchbrochen. Sie ist zusammengesetzt aus prismatischen Stücken, von denen jedes genau auf eine Epidermiszelle passt, und welche nicht getrennt neben einander gestellt, sondern durch eine homogene Zwischen- oder Grundmasse lückenlos verbunden sind. Diese stellt auf dünnen Durchschnitten glashelle Grenzstreifen zwischen den Seiten der Prismen dar. Von letzteren zeigt jedes in seinem Innern: 1) reiche, zarte, der Aussenfläche der zugehörigen Epidermiszelle parallele Schichtung, dunklere und helle Lagen abwechselnd, die hellen den hyalinen Grenzstreifen gleich; 2) zu den Schichten und der Oberfläche senkrechte dunklere Längsstreifen, um so dichter, je näher den Seitenflächen des Prisma in der hyalinen Substanz verlaufend; 3) zarte Streifen, welche von den Seitenflächen aus unter einem Winkel von 30—40° schräg und leicht bogig gegen die Epidermis und die Mittellinie des Prismas laufen, letztere jedoch nicht erreichen. Bei schwächerer Vergrösserung sind sie nicht, die Längsstreifen nur schwach sichtbar, die Schichten anscheinend ununterbrochen von einem Prisma zum andern fortgesetzt; so in der Fig. 30.

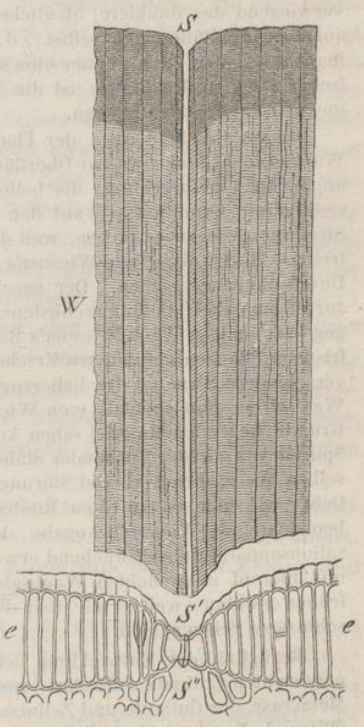


Fig. 30.

Streifungen und Schichtungen einfacherer Art zeigen die Wachsablagerungen auf den Chamaedorea-Arten, Euphorbien, dem Panicum turgidum, den Früchten von Myrica cerifera; eigenthümlich complicirt ist der Wachsüberzug der Frucht von Benincasa cerifera, welcher aus einer netzförmigen Schicht und Bündeln gitterartig querverbundener Stäbchen besteht.

Fig. 30. (116) Klopstockia cerifera, Stamminternodium, Querschnitt. e—e Epidermis. S'—S'' Spaltöffnung mit 2 kleinen Schliesszellen zwischen 2 grösseren Nebenzellen. W Wachsüberzug, auf das Epidermisstück, über welchem er steht, passend. S—S' der zur Spaltöffnung führende Kanal.

Die Wachsschicht auf dem jungen Blatte der Corypha cerifera ist zuerst von Wiesner (l. c.) beschrieben worden, meines Erachtens nicht in allen Einzelheiten richtig. Ich finde an dem von Prof. Wiesner freundlichst erhaltenen Material folgendes. Beide Blattflächen sind bedeckt von einer weissen Schicht, an welcher mit stärkerer Vergrösserung dreierlei Formbestandtheile in der Flächenansicht hervortreten: 1) eine helle, durchscheinende Grundmasse; in dieser 2) dunklere (bläuliche) Fleckchen und 3) weit hellere durchsichtigere Stellen in Gestalt sehr verschiedenartiger, theils schmal spaltenförmiger, theils rundlicher Figuren. Die letzteren hellen Stellen sehen aus wie Lücken in der Substanz, und mögen hier so genannt sein. Dünne senkrechte Durchschnitte zeigen, dass sie tiefen, röhrenförmigen Depressionen der Aussenfläche entsprechen, aber nicht durchgehenden Löchern; ob solche vielleicht vereinzelt vorkommen, sei dahingestellt. Die drei Formbestandtheile sind ungleich vertheilt nach den in der Blattfläche wechselnden, spaltöffnungsführenden und spaltöffnungsfreien Längsstreifen. Auf jenen sind die Lücken sehr dicht und zahlreich; die Stellen zwischen ihnen bilden ein enges sehr unregelmässiges Netz, dessen Substanz vorwiegend das dunklere, bläuliche Ansehen hat. Am dichtesten und engsten ist das Netz auf den Spaltöffnungen selbst, d. h. den Schliesszellenpaaren, der Spalte entspricht manchmal, aber nicht immer eine schmale spaltenförmige Lücke. Auf den spaltöffnungsfreien Streifen des Blattes ist die Wachsschicht homogener; sie zeigt mehr vereinzelte, meist spaltenförmige Lücken.

Diesen Erscheinungen der Flächenansicht entsprechend, zeigt der Durchschnitt der Wachsschicht senkrecht zur Oberfläche stehende, parallele, gerade Streifen, von wechselnd ungleicher Lichtbrechung; die helleren entsprechen theils den Lücken, theils der durchsichtigeren Grundmasse; auf den lückenreichen spaltöffnungsführenden Stellen ist die Streifung, wie zu erwarten, weit dichter und stärker vortretend als an den spaltöffnungsfreien. Bilder aber, wie Wiesner's Fig. *b*, habe ich nirgends, am wenigsten auf scharfen Durchschnitten gesehen. Der gegebenen schematischen Beschreibung ist schliesslich hinzuzufügen, dass die unterschiedenen Regionen nicht überall ganz scharf von einander abgegrenzt sind. — Auch Wiesner's Beschreibung des Zuckerrohrwachses stimmt mit den an frischen Pflanzen gefundenen Erscheinungen so wenig überein, dass der Gedanke an eine verschiedene Structur des Ueberzugs bei verschiedenen Sorten oder Varietäten nahe lag. Was ich an dem ebenfalls von Wiesner freundlichst mitgetheilten, seinen Angaben zum Grunde liegenden Material sehen konnte, berechtigt mich zu solcher Annahme nicht. Die Spuren von dichter, normaler Stäbchenstructur sind deutlich zu erkennen, und in derselben Weise durch allerlei Störungen — zumal sind sehr viel Pilzfäden da — verundeutlicht, wie man es an alten Knoten von lebenden Pflanzen (vgl. Bot. Ztg. l. c. p. 151) beobachtet. — Wiesner's Angabe, dass die Wachsschichten und Stäbchen sich im Polarisationsapparat doppeltbrechend erweisen, ist vollkommen richtig, dasselbe gilt für alle von mir hierauf untersuchten Wachsablagerungen und wurde meinerseits nur darum nicht früher erwähnt, weil es mir über die Beschaffenheit derselben keinen entscheidenden Aufschluss zu geben schien.

Bezüglich der Entwicklung der Wachsüberzüge ist nachgewiesen, dass sie auf der persistenten Cuticula auftreten, ausgeschieden werden und nicht einer Metamorphose und Metacrase der Cuticula und Zellmembran selbst ihre Entstehung verdanken, wie Frühere (Wigand, Karsten, Uloth) behauptet hatten. Wachs*schichten* können entstehen aus sehr dichten, einfachen Körnerüberzügen, durch seitliche Verschmelzung der an Zahl und Volumen zunehmenden Körner. Die typischen Schichten entstehen von Anfang an als solche; sie können (Kerria, Euphorbia, Chamaedorea) durch Intussusceptionswachsthum der Umfangszunahme des sie tragenden Theiles folgen. Die Ueberzüge treten auf, entweder schon in der frühesten Jugend des sie tragenden Stückes (Eucalyptus, Acacia, Dianthus, Echeveria, Carnauba-Palme) oder erst in späteren Entwicklungsstadien, z. B. erst mit der Entfaltung aus der Knospe (Blätter von Strelitzia, Heliconia, Galanthus, Tulipa, Cotyledon orbiculata, Stengel von Saccharum, Chamaedorea; Früchte von Myrica, Benincasa). Fälle der letzteren Art sind für das Entwicklungsstudium zu wählen. Das ausgeschiedene Wachs ist zuerst in der Zellwand resp. Cuticula nachweisbar und tritt *aus* dieser auf die Oberfläche; in keinem Falle ist eine Spur zu finden von Wachs, welches im Innern der ausscheidenden Zellen vorgebildet und *durch* die Membran hindurch nach Aussen gefördert würde.

Die körnigen und Stäbchenüberzüge bilden den leicht abwischbaren Reif oder Duft auf den Oberflächen. Nach dem Abwischen können sie regenerirt werden [1]), vorausgesetzt, dass der Pflanzentheil ein für jeden Einzelfall besonders festzustellendes Entwicklungsalter nicht überschritten hat. Soweit die Erfahrungen reichen, hat der regenerirte Ueberzug dieselbe Structur, aber geringere Mächtigkeit wie der primäre.

§ 18. An die cuticularen Bildungen und Auflagerungen anzuhängen ist hier der Celluloseüberzug, welcher von Pfitzer [2]) auf dem Stengel von Restio diffusus gefunden wurde, anderen verwandten Arten aber fehlt und entwicklungsgeschichtlich noch nicht erklärt werden konnte. Auf der Aussenfläche der derben grosszelligen cuticularisirten Epidermis dieser Pflanze liegt eine farblose, ziemlich homogene und durchsichtige, spröde, trocken leicht ablösbare Schicht von der Dicke einer starken Epidermisaussenwand. In die tiefen Gruben, in welchen die Spaltöffnungen liegen, geht die Schicht nicht hinein, ist vielmehr brückenartig über die Mündung gespannt und verschliesst diese bis auf eine sehr enge, zackig berandete Längsspalte. Unter der Schicht liegt die Cuticula; die Schicht selbst zeigt exquisite Cellulose-Reaction. Nach genauer Untersuchung des zu Gebote stehenden, wenig günstigen Materials kommt Pfitzer zu der sehr wahrscheinlichen Ansicht, dass diese die Cuticula bedeckende Schicht die desorganisirte äussere Zellenlage einer (mit Ausnahme des Spaltöffnungsumkreises) zweischichtigen Epidermis ist; eine Anschauung, welche besonders dadurch Unterstützung erhält, dass der Ueberzug in der Flächenansicht durch zarte Linien zellenartig gefeldert erscheint.

§ 19. Hautdrüsen. In den Zellwänden der Epidermis treten sehr allgemein verbreitet Harze, ätherische Oele und Gemenge beider, in Mengung damit auch, wenngleich seltener, in Wasser hochquellbare oder lösliche Pflanzenschleime (Bassorin), Gummi, Zucker auf. Diese Körper geben der Oberfläche, wo sie frei werden, klebrige Beschaffenheit; soweit sie flüchtig sind, werden sie als Riechstoffe wahrgenommen.

Im Gegensatz zu der Wachsbildung ist das Auftreten dieser Körper relativ selten über grosse Epidermisflächen verbreitet; meistens vielmehr localisirt, theils auf circumscripte Flecke in der ebenen Epidermis oder auf Zähne und andere Emergenzen, besonders häufig auf Haargebilde. [3])

Der herkömmliche Sprachgebrauch nennt die Stellen, an welchen die in Rede stehenden klebrigen oder flüchtigen Körper auftreten, Drüsen, Glandulae, die von diesen herrührende Oberflächenbeschaffenheit drüsig, jene Körper selbst das Secret, Secretions-, Absonderungsproduct der Drüsen. Er wendet diesen Ausdruck aber auch auf andere, zum Theil allerdings mit den in Rede stehenden in den allgemeinen Eigenschaften des Secrets übereinstimmende, bezüglich ihres Baues sehr verschiedene Organe an. Die der Epidermis angehörigen, als Drüsen gewöhnlich zusammengefassten Organe sind (mit wenigen, später zu betrachtenden Ausnahmen) durch sehr bestimmte anatomische Eigenschaften ausgezeichnet und daher mit einem bestimmten gemeinsamen Namen zu bezeichnen und von den übrigen zu unterscheiden. Sie seien daher Epidermis- oder Hautdrüsen genannt. Je nach der oben angedeuteten

1) De Candolle, Physiol., p. 233. Treviranus, Physiol. II. 44.
2) Pringsheim's Jahrb. Bd. VII, p. 564.
3) Bezüglich der Literatur sind daher die Citate auf S. 61 zu vergleichen.

Verschiedenheit in der Vertheilung und Ausdehnung der Drüseneigenschaften ist dann zu unterscheiden zwischen glandulösen Haargebilden (Drüsenhaaren-, Schuppen-, Zotten) und glandulösen Flächen oder Flächenabschnitten (Drüsen-Flächen, Drüsen-Flecken). Soweit letztere auf bestimmte Emergenzen localisirt sind, ist es bequem und zweckmässig, von drüsigen Emergenzen (Drüsen-Zähnen-Warzen etc.) zu reden.

Das Secret der Hautdrüsen tritt, soweit es anatomisch nachweisbar ist, zuerst immer in der Wand der Zellen auf und verleiht dieser eine eigenartige Structur. In den meisten Fällen betrifft diese die freie Aussenwand der Zellen ganz oder zum Theil; an derselben fällt eine blasige Auftreibung zunächst in die Augen, daher blasige Haut-Drüsen. In anderen Fällen tritt das Secret in den Wänden zwischen benachbarten Zellen auf, man kann sie Drüsen mit Zwischenwandsecret, kurzweg Zwischenwanddrüsen, nennen. Mit den von der Anwesenheit des Secrets unmittelbar herrührenden sind in den meisten aber nicht in allen Fällen anderweite Besonderheiten in Form und Structur der Drüsenzellen verbunden.

a. Blasige Haut-Drüsen. Die Structureigenheit der blasigen Drüsen besteht darin, dass der secernirte Körper auftritt an der Grenzfläche zwischen Cuticula und Zellmembran. Bei gleichbleibender Form und Turgescenz der Zelle hebt er in dem Maasse, als er an Menge zunimmt, die Cuticula blasig empor, entweder indem diese in gleichem Maasse und unter gleichbleibender oder zunehmender Dicke mitwächst, oder mit der Vermehrung des Secrets in ihrem Flächenwachsthum nicht Schritt hält, daher stark gedehnt und schliesslich leicht zersprengt wird. Von dem nach der Sprengung frei werdenden flüssigen Secret rührt die Klebrigkeit der Oberfläche her. Die zersprengte Cuticula kann (nach Hanstein) an jungen Theilen selbst zu wiederholten Malen regenerirt werden.

Diese Erscheinungen sind am übersichtlichsten bei den Drüsenhaaren. Dieselben gehören ihrer Gliederung nach meistens zu den kopfigen und der Sitz der Drüsenstructur und Secretion ist der Kopf. Wo dieser das erweiterte Ende eines einzelligen Haares ist, wie z. B. am Blatt von Aspidium molle[1]) oder die Endzelle eines mehrgliedrigen, z. B. Blätter von Primula sinensis (Fig. 31 bis 34), Pelargonium zonale, Pogostemon Patschouli u. a. m., ist seine Membran in der Jugend ringsum gleich dick, zart, von der ebenfalls zarten Cuticula rings umzogen. Auf dem Scheitel beginnt dann eine Verdickung der Wand, welche stetig an Mächtigkeit und vom Scheitel abwärts an Umfang zunimmt, diesen über die Scheitelhälfte des Kopfes (Primula sinensis) oder noch weiter nach abwärts ausdehnend, bei genannten Farnen die Stärke einer derben Zellwand, bei der Primel und dem Pelargonium die Mächtigkeit einer dicken, selbst die Kopfzelle an Grösse übertreffenden Kappe erreichend. Die Wandverdickung besteht von Anfang an aus dem harzartigen Körper, welcher, wie Zersprengung und Anwendung von Lösungsmitteln, z. B. Alkohol oder Aether lehren, zwischen Zellmembran und Cuticula eingeschoben ist.

1) Auch die Zähne der Paleae von Aspidium filix mas und, als ganz exquisites Beispiel, die bei dieser und verwandten Arten in den Intercellularräumen des Rhizoms vorkommenden Drüsenhaare. Vgl. § 53.

Wesentlich die gleiche Erscheinung findet statt bei mehrzelligen Köpfen der blasigen Drüsen-Haare, -Zotten und -Schuppen. Die Verdickung durch das Secret beginnt hier an einem mehr oder weniger scheitelständigen Punkte des Ganzen (nicht etwa auf jeder oder auf mehreren einzelnen Zellen) und

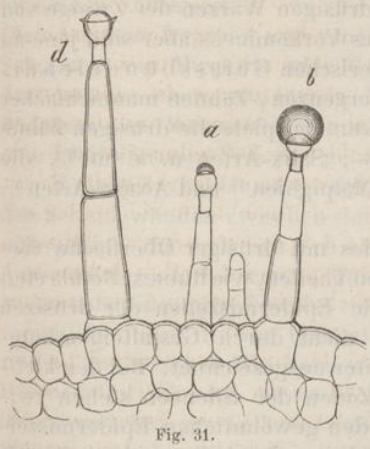


Fig. 31.



Fig. 32.



Fig. 33.



Fig. 34.

schreitet von diesem Punkte aus centrifugal fort, in mannichfach verschiedener Ausdehnung und Mächtigkeit, je nach den Einzelfällen. Die Aussenwände der einzelnen Zellen bilden dabei mit einander entweder eine glatte, ebene oder gewölbte Fläche oder wölben sich papillenartig in die sie überlagernde, von der Cuticula umzogene Secretmasse vor. Die abgehobene Cuticula selbst ist in den meisten Fällen homogen, structurlos, in anderen (schildförmige Schuppen von Humulus, Ribes nigrum) den Seitengrenzen der Zellen entsprechend gefeldert. Wie schon angedeutet, ist die drüsige Structur bei Haaren nicht immer auf den Kopf beschränkt; sie kann sich auch auf die Seitenwand des Stieltheiles kopfiger erstrecken und an Haaren mit nicht kopfigem Ende, wie bei Cistus, vorkommen. (Fig. 36).

Von der Insertionsstelle drüsiger Haargebilde setzt sich in den Knospen von Rumex, Rheum, Cunonia, Coffea, Alnus, Carpinus, Corylus u. a. m. die drüsige Wandstructur fort über die glatte Epidermis (Hanstein, Bot. Ztg. 1868). Diese erhält hierdurch die Eigenschaften der Drüsenfläche. Das Gleiche findet sich in exquisiter Form an den klebrigen jungen Trieben der Betula alba (Fig. 35), wo die drüsige Beschaffenheit der Wand von den schildförmigen Drüsenschuppen aus über die ganze Epidermis geht, bis zu den Eingangsleisten der Spaltöffnungen, an denen sie aufhört. Die klebrigen Zonen unter den Knoten der Lychnis viscaria und anderer Sileneen scheinen sich ähnlich zu verhalten, bedürfen jedoch noch genauerer Untersuchung.

Eng umschriebene blasig-drüsige Flächenstücke, also Drüsenflecke in

Fig. 31—34. Drüsenhaare vom Blattstiel der Primula sinensis. Fig. 31 (142). Bei *a* Secretion beginnend, *b* mit grosser Secretblase, *d* altes Haar, Secretblase geplatzt und ihr oberes Stück verschwunden. Fig. 32—34 (375): Fig. 32 *a* von Fig 31, *a'* mit intacter Secretblase in Wasser liegend, *a''* nach Lösung des Secrets durch Alkohol. Fig. 33, *c* Haarende, intact, *c'* dasselbe nach Lösung des Secrets durch Alkohol. Fig. 34 stärkere Vergrösserung von *d*, Fig. 31.

oben bezeichnetem Sinne finden sich (abgesehen von den hier nicht zu betrachtenden Nectarien der Blüthen) in einzelnen Fällen auf glatten Flächen, wie auf der Blattunterseite von Prunus Laurocerasus, Clerodendron fragrans, oder an den Enden gefässbündelfreier Emergenzen, wie den kopfigen Enden der kleinen zottenähnlichen Stachelchen von Rosa [1], den drüsigen Warzen der Zweige von Robinia viscosa [2]; der hauptsächliche Ort ihres Vorkommens aber sind jene an Blättern und blattartigen Theilen über peripherischen Gefässbündelendigungen, theils in der Fläche, theils auf Emergenzen, Zähnen mannichfacher Gestalt und Stellung liegenden Epidermisstücke. Beispiele die drüsigen Zähne des Randes der Blattlaminae, z. B. Prunus-, Salix-Arten u. a. m. [3], die mannichfachen »Drüsen« der Blattorgane der Malpighien [4] und Acacia-Arten [5], und viele andere. [6]

An den nur während des Jugendzustandes mit drüsiger Oberfläche versehenen Theilen, wie Rumex, Betula etc., sind die Epidermiszellen der drüsigen Fläche nicht durch Gestalteigenthümlichkeiten ausgezeichnet. Bei den klebrigen Zonen der Sileneen stehen zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen andere, durch besondere Gestalt und dunkeler körnigen Inhalt ausgezeichnete, welchen Unger die Absonderung des Klebstoffes allein zuschreibt. Bei Silene nemoralis [7] sind es einfach breitere, etwas papillös nach aussen gewölbte Zellen; bei Lychnis viscaria [8] sehr kurze Härchen aus einer kleinen Fusszelle und einer oberen, nur wenig über die Epidermisfläche ragenden rundlichen Zelle bestehend.

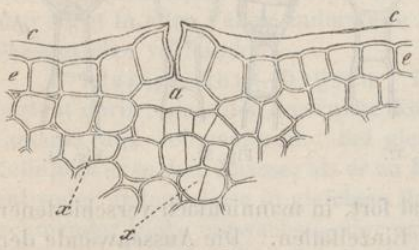


Fig. 35.

Den genannten circumscripten Drüsenflecken kommt die gemeinsame Eigenthümlichkeit zu, dass ihre Epidermiszellen reicher an körnigem Protoplasma, kleiner und zarter als auf der übrigen Hautfläche und von der Gestalt gestreckt prismatischer oder schmal pyramidaler, mit der Längsachse zur Oberfläche senkrecht stehender Körper sind. Bei Passiflora spec. sind die prismatischen Zellen durch eine Querwand in 2 ziemlich gleiche Hälften getheilt, die Drüsenepidermis also zweischichtig; bei Clerodendron fragrans sind ebenfalls zwei Schichten vorhanden, eine innere aus eckig tafelförmigen Zellen mit sehr dicken Seitenwänden und eine äussere, aus wenigstens 16 mal zahlreicheren,

Fig. 35. Querschnitt durch ein junges Zweiginternodium von Betula alba (375) *e—e* Epidermis; *a* Athemhöhle unter einer Spaltöffnung. *c* die von *e* durch eine (mittelst Alkohol entfernte) Secretschicht bis zum Spalteneingang abgehobene Cuticula.

1) Rauter, l. c. p. 30.
2) Meyen, Secretionsorg. Taf. VI, 7—12.
3) Vgl. Treviranus, Physiologie II, p. 6.
4) A. de Jussieu, Monographie des Malpighiacées p. 92.
5) Unger, Flora 1844, p. 703. Anat. u. Physiolog. p. 362.
6) Zahlreiche hierher gehörige Beispiele beschreibt neuestens Reinke, in Pringsh. Jahrb. Bd. 10, p. 119. (Nachtr. Anm.)
7) Unger, Grundlinien p. 82. 8) Ders., Anatomie u. Physiol. p. 214.

schmal prismatischen Zellchen bestehende. Es ist auf den ersten Blick einleuchtend, dass in allen Fällen die schmal prismatischen Zellen aus wiederholten Theilungen der primären Epidermiselemente hervorgehen, dass sich die in Rede stehenden Bildungen also morphologisch den schuppenförmigen Haarbildungen anschliessen. In der That besteht zwischen dem Drüsenfleck von Clerodendron fragrans und einer Gruppe seitlich vereinigter kreiselförmiger Schuppen von Hippuris oder Catalpa nur der eine wesentliche Unterschied, dass letztere über, ersterer in der Epidermis sitzt; der Drüsenfleck auf dem Blattzahn von Mercurialis annua kann seiner Form und Gliederung nach auch eine kreiselförmige Schuppe genannt werden u. s. w.

b. Die Zwischenwanddrüsen, bei welchen das Secretionsproduct in den Scheidewänden zwischen den Zellen auftritt, sind selbstverständlich immer mehrzellig. Sie erheben sich als Schuppen, Kopfhaare oder Zotten über die Aussenfläche, oder überragen diese nicht, springen vielmehr, als eingesenkte, in das subepidermale Gewebe ein. Der Anschluss an die blasigen Formen wird vermittelt durch die von Hanstein bei manchen Pflanzen gefundenen Knospenzotten, bei welchen die harzige Secretschicht sowohl unter der blasig abgehobenen Cuticula der Aussenfläche, als auch an den Grenzflächen der seitlichen und inneren Cellulosewände auftritt (Azalea indica, l. c. Fig. 93—95). Bei den typischen hierher gehörenden Formen tritt zwischen Aussenwand und Cuticula kein Secret auf, sondern nur an den Grenzflächen der Scheidewände. Letztere werden schliesslich durch eine voluminöse Secretschicht getrennt; die in den bekannten Fällen schmalen gestreckten Zellen stehen in der Secretmasse wie die Stäbe eines Gitters oder die Pfeiler eines Gewölbes.

Von hierher gehörigen, nach aussen vorspringenden Haarbildungen sind zu nennen die grössern kopfigen Drüsenhaare an den Blättern von Ledum palustre; die flach kreiselförmigen Drüsenschuppen der unteren Blattfläche von Rhododendron ferrugineum, hirsutum (Fig. 41), caucasicum. Weitere Untersuchung wird die Zahl der hierhergehörenden Beispiele voraussichtlich vermehren. Eingesenkte Zwischenwanddrüsen sind die dem blossen Auge als runde helle Punkte erscheinenden Körper an beiden Blattflächen vieler Psoralea-Arten (Fig. 42; z. B. P. bituminosa, hirta, stricta, pinnata, verrucosa u. a. m.[1]), auf deren Bau Hildebrand[2] in einer nicht ganz correcten Beschreibung aufmerksam gemacht hat.

Wenn man die Anwendung des Wortes Drüse bei den verschiedenen Autoren überblickt und sich fragt, was denn eigentlich Drüse genannt wird, so kommt man zu dem Resultat, dass diesen Namen eigentlich jeder Theil der Pflanze führt, an welchem etwas herauskommt oder herauskommen könnte, oder in welchem etwas enthalten ist, was, nach der Vorstellung des Autors, von denjenigen Körpern sich unterscheidet, welche mit einander die allgemein verbreitete, keinem Gewächse fehlende Pflanzensubstanz bilden, wie z. B. Cellulose, Stärkemehl, Chlorophyll etc. Eine consequente Unterscheidung findet sich nirgends, denn die Ausscheidungsorte der heterogensten Körper — Luft, Wasser, Kalksalze, Harz, Zucker u. a. m. — der heterogensten Structur — Epidermis, Haare, Spaltöffnungen, Gefässbündelenden — und die in Bezug auf Inhalt und Bau ebenso verschiedenartigen Ablagerungs-Orte, Zellen, Zellgruppen, Intercellularräume, werden willkürlich

1) Vgl. De Candolle. Prodromus II, 216.
2) Flora 1866, p. 81, Taf. II.

entweder Drüsen genannt oder nicht. Man vergleiche z. B. Meyen, Secretionsorgane; Treviranus, Physiologie II, p. 1 ff.; Unger, Anat. u. Physiol. p. 209—15; Martinet, Ann. sc. nat. 5. Sér. XIV.

Die Thatsachen, welche dieser Drüsenconfusion zum Grunde liegen, sind, unbefangen betrachtet, in den Hauptzügen folgende. An bestimmten Stellen, zumal über Gefässbündelenden, Wasserporen u. s. w., wird aus der Tiefe kommendes Wasser an der Oberfläche ausfiltrirt, in ihm gelöst können Körper wie Zucker, Gummi, Kalksalze vorkommen, das Wasser gibt der Oberfläche feuchte Beschaffenheit oder verdunstet und lässt die gelösten Körper als feste Ausscheidung zurück.

Zweitens kann die Oberfläche feucht oder klebrig oder incrustirt sein durch Körper, welche direct aus der Epidermis selbst hervortreten, wie z. B. das Harz der Drüsenhaare.

Drittens können sich beiderlei genannte Processe an einer und derselben Fläche combiniren, wie z. B. an den Drüsenflocken der Acacien.

Dieselben Körper, welche die Oberfläche feucht, klebrig machen, kommen viertens auch im Inneren der Gewebe vor, in der verschiedensten Vertheilung, theils in kleinen Quantitäten im Protoplasma und Inhalt, theils ganze Zellen, Zellgruppen, Intercellularräume erfüllend. So z. B. Gummi, Harz.

Diese viererlei Erscheinungen, resp. ihre morphologischen Substrate sind nicht die einzigen, aber die hauptsächlichsten, welche der Anwendung des Wortes Drüse zum Grunde liegen. Höchstens dass die in der 4. Kategorie genannten, als innere, von den anderen äusseren unterschieden werden. Ueber die physiologische oder teleologische Bedeutung dieser inneren Drüsen weiss man so gut wie nichts, über die der äusseren wenig; was man von letzteren kennt, genügt, um eine wesentliche Verschiedenheit zwischen bestimmten Kategorien zu statuiren. Eine Anwendung der Collectivbezeichnung Drüse in dem bisherigen Sinne ist daher aus physiologischen und teleologischen Gesichtspunkten nicht zu begründen. Aus anatomischen oder sonst morphologischen noch weniger, wie das in diesem und späteren Paragraphen Gesagte zeigt. Will man daher das Wort Drüse nicht in dem Sinne eines überall bereiten Nothhelfers beibehalten, oder ganz aus der Pflanzenanatomie ausmerzen, so bleibt nur übrig, seine Anwendung auf bestimmt charakterisirte, anatomische Erscheinungen zu beschränken und diese im Einzelnen durch besondere Bezeichnungen weiter zu unterscheiden. Da zu dem in erster Linie Vorgeschlagenen Niemand rathen, die Ausmerzung des Wortes aber aus begreiflichen Gründen nicht ausführbar sein wird — was sollte sonst aus allen pili glandulosi werden? — so ist der dritte Weg einzuschlagen. Und da die Theile der Epidermis, von welchen in diesem Abschnitt die Rede ist, einerseits ohne Frage die überwiegende Mehrzahl der als Drüsen oder drüsig bezeichneten Körper bilden, andrerseits in sehr bestimmten anatomischen Eigenschaften unter einander übereinstimmen und von anderen verschieden sind, so ist der Ausdruck Drüse, drüsig für sie anzuwenden und zwar für die Theile der Epidermis allein, gleichgiltig was unter denselben liegt. Was jene anatomischen Eigenschaften nicht hat, wird mit anderen Namen, welche ihres Ortes erwähnt werden, zu bezeichnen sein. Organe des gleichen Baues, wie die hier in Rede stehenden, sind an anderen Orten als der Epidermis sehr selten, doch kommen sie vor, wie im Parenchym von Farnen (§ 53); die Unterscheidung der Haut-Drüsen von den letztgenannten ist daher jedenfalls nöthig. Sie ist auch dann beizubehalten, wenn man etwa vorziehen sollte, dem Begriff Drüse eine andere Bedeutung zu geben, als hier geschieht.

Die anatomische Eigenthümlichkeit der drüsigen Epidermistheile besteht darin, dass in der Zellwand, einen von den Celluloseschichten scharf abgesetzten Theil derselben bildend, der Körper auftritt, welcher Secret der Drüse heisst. Die Wand wächst an der drüsigen Stelle in die Dicke, und zwar durch Einlagerung einer zwischen ihrer Aussen- und Innenseite gelegenen Schicht, die eingelagerte Masse ist von der Cellulose- und Cuticularwand stofflich verschieden und wird das Secret genannt. Dies sind die direct sichtbaren Erscheinungen. Um die Frage nach der Entstehung und der Herkunft des Secrets zu beantworten, bedarf es allerdings noch genauerer Untersuchungen. Es ist aber jedenfalls eine unrichtige Vorstellung, an eine »Ausschwitzung« im Sinne eines Durchtretens grösserer, optisch nachweisbarer, im Innern der drüsigen Zelle gebildeter Massen durch die Membran zu denken. Wo es gelingt, Drüsen mit harzigem Secret während der intensivsten Secretbildung im intacten Zustande genau zu beobachten, was ich z. B. für die Drüsenhaare von

Aspidium, Cistus, Pelargonium, Molucella, Pogostemon, Primula sinensis, auch für die eingesenkten Drüsen von Psoralea und für Rhododendron angeben kann, da findet sich im Innern der Cellulosewand wasserklarer Zellsaft und auffallend homogenes oder sehr gleichförmig feinkörniges Protoplasma und keine Spur von optisch nachweisbaren Harztröpfchen, deren Vorhandensein doch bei der gewöhnlichen Ausschwitzungsvorstellung vorausgesetzt wird. Hanstein's Angabe von dem direct zu sehenden Durchtritt vorgebildeter Harztropfen durch die Cellulosewand (z. B. bei Viola l. c.) scheint mir hiernach, in soweit sie für das noch nicht im Absterben begriffene Drüsenhaar gelten soll, noch sehr der Bestätigung zu bedürfen. Die angegebenen Beobachtungen legen vielmehr die Anschauung nahe, dass das Secret — zunächst das harzige — gleich dem Wachs erst in der Wand selbst abgeschieden wird, vielleicht erst in der Wand selbst entsteht, wenn auch zuzugeben ist, dass das Material für seine Entstehung in letzter Linie aus dem Protoplasma der drüsigen oder einer anderen Zelle stammen wird und muss. Im Innern alter drüsiger Zellen, wo die secretbildende Thätigkeit im Erlöschen oder erloschen ist, kommen allerdings grössere Ansammlungen des (harzigen) Secrets vor. Worin diese von dem ursprünglichen und unzweifelhaft normalen Verhalten verschiedene Erscheinung ihren Grund hat, bleibt zu untersuchen. Geht man von der aus dem normal genannten Verhalten gewonnenen Anschauung aus, so könnte das in der alten Drüsenzelle befindliche Secret in der Wand entstanden und aus dieser ins Innere der Zelle getreten sein.

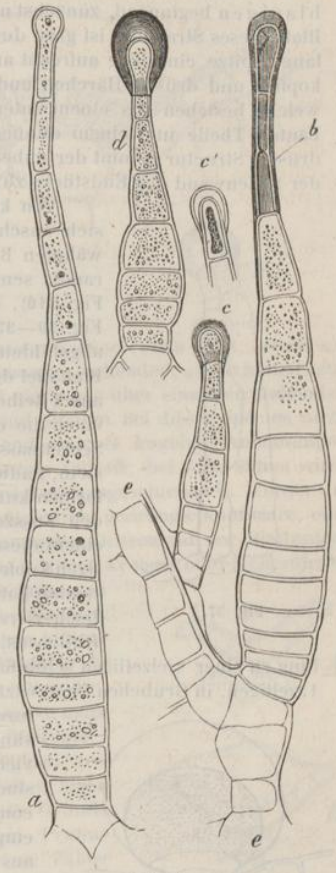


Fig. 36.

Von den beiden oben nach dem Orte der Secretbildung an den Zellen unterschiedenen Hauptformen der Drüsen sind die blasigen weitaus die verbreitetsten. Unter ihnen wiederum die mannichfaltige Reihe der drüsigen Haare, Schuppen und Zotten. Das Charakteristische der Structur dieser wurde wohl zuerst von Meyen, Secretionsorgane Taf. I, Fig. 30, *d*, für die kleinen Drüsenschuppen von Melissa officinalis klar abgebildet, jedoch nicht erkannt. 1854 gab J. Personne eine sehr gute Beschreibung und Abbildung für die Drüsenschuppen des Hopfens (Ann. sc. nat. 4. Sér. I. p. 299), welche lange Zeit unverstanden blieb; 1856 bildete Unger die Structur der Drüsenschuppen von Plectranthus fruticosus ab (Anat. u. Physiol. p. 212), später (Grundlinien, p. 82) die Drüsenzotten von Cannabis; A. Weiss gab (Pflanzenhaare l. c., Fig. 258, 279 u. 280, 310, 343, 364) eine Anzahl anschaulicher Abbildungen von Drüsenhaaren, ohne jedoch den Sachverhalt richtig zu erkennen. Erst Hanstein (Bot. Ztg. 1868, p. 697 ff.) wies die charakteristische Structur für eine grössere Reihe von Fällen klar nach; neuerdings folgten ihm Rauter und Martinet (l. c. vgl. p. 61). Aus den bis jetzt bekannten Thatsachen lässt sich zunächst der hier zu wiederholende allgemeine Satz ableiten, dass die drüsige oder nicht drüsige Structur an keine bestimmte Form und Gliederung der Haargebilde gebunden ist. Speciell für Haare und Zotten ist hervorzuheben, dass kopfige nicht mit drüsigen identificirt oder verwechselt werden dürfen. Es gibt drüsige Haare, welche nicht kopfig sind (Cistus); die Haare des

Fig. 36. Spindelförmige Drüsenhaare von Cistus creticus (375). *a* vor Beginn der Secretion, *d*, *c* mit Secretblase auf dem Scheitel, in *b* erstreckt sich die Secretion von letzteren weit abwärts. *c'* der Scheitel von *c* nach Entfernung des Secrets durch Alkohol und Aether.

»mehligen« Chenopodiaceen-Laubes sind exquisit kopfig, aber nicht drüsig u. s. w. Allerdings sind jedenfalls die meisten drüsigen Haare auch kopfig und der Kopf der Sitz der Drüsenstructur, und umgekehrt wird von den kopfigen die Minderzahl nicht drüsig sein. Eine einigermassen ins Einzelne gehende Uebersicht der hierher gehörigen Verschiedenheiten lässt sich zur Zeit nicht geben, weil die bisherigen Beobachter, welche mehr als Einzelfälle bearbeiteten, mit Ausnahme Hanstein's, die in Frage kommenden Structurverhältnisse nicht hinreichend beachtet haben. Als Beispiel für drüsige Haargebilde, welche hier etwas ausführlicher, als oben geschehen ist, beschrieben sein mögen, sei, mit den blasigen beginnend, zunächst noch einmal Cistus creticus erwähnt. Das eben erwachsene Blatt dieses Strauches ist grau durch zahlreiche Büschelhaare und, besonders am Grunde, lange spitze einzellige aufrecht anliegende. Es trägt ausserdem kurze, mehrzellige, oben kopfige und drüsige Härchen und endlich zahlreiche spindelförmige, grosse Drüsenhaare, welche bestehen aus einem unteren, breiteren, aus vielen scheibenförmigen Zellen aufgebauten Theile und einem dünnen cylindrischen, 1—4zelligen Endstück (Fig. 36). Die drüsige Structur kommt der unbedeutend erweiterten Spitze und öfters auch streckenweise der Seitenwand des Endstücks zu.

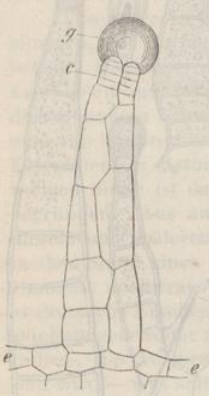
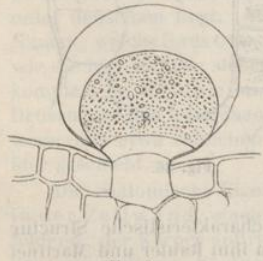


Fig. 37.

Von kopfigen Drüsenhaaren und Zotten und den an dieselben sich anschliessenden Schuppen seien ausser den schon oben erwähnten Beispielen genannt die bei Weiss vom Kelche von Maurandia semperflorens (l. c. Fig. 279), von Antirrhinum majus (l. c. Fig. 310), die von Hanstein von den Laubknospen von Ribes (l. c. Fig. 30—33), Syringa (Fig. 68, 69), Helianthus annuus (Fig. 91, 92) abgebildeten. Nebenstehende Figur 37 stellt eine Drüsenzotte vom Blattstiel des Conoclinium atropurpureum dar mit nicht kopfigem, aus 2 Reihen scheibenförmiger Zellchen bestehendem Endstück, welchem die ebenso hohe, halbkugelige, von der Cuticula umschlossene Secretmasse aufsitzt. Wohl alle Labiaten (vgl. Meyen, Unger, Hanstein, Rauter, Martinet l. c.) haben neben mancherlei anderen Haarformen kurze drüsige, bestehend aus einer in der Epidermis liegenden Fusszelle, einer von dieser getragenen kurzen Stielzelle und einem dieser aufsitzenden, von grosser Secretblase überragten drüsigen Kopfe. Letzterer ist im einfachsten Falle ein runde Zelle: Pogostemon Patschouli, Fig. 38; in den meisten Fällen eine kugelquadrantisch-vierzelliger Körper (Lamium album, Rauter l. c. Plectranthus fruticosus, Fig. 21 *A*, S. 63), nicht selten auch, unter weiterer Theilung zu einer vielzelligen schildförmigen Schuppe herangewachsen, wie die grossen etwa 12zelligen, in Grübchen eingesetzten Drüsen vieler Thymus-Arten (Fig. 39) Lophanthus-, Satureja-Species, auch die länger gestielten Schuppen von Lavandula multifida u. a. m. Vgl. Martinet, l. c. Taf. 11. Die vielberühmten Hopfendrüsen (Fig. 40; Rauter, Martinet, l. c.) sind vielzellige schildförmige Schuppen, becherförmig oder conisch-vertieft, im fertigen Zustande von der meist conisch-emporgetriebenen Drüsenblase überragt, daher aussehend wie aus zwei mit den Grundflächen aufeinander gesetzten Kegeln bestehend. Wie schon Meyen fand, sind ihnen im Bau sehr ähnlich, nur immer flach scheibenförmig, die gelben Drüsen des Laubes von Ribes nigrum.


Fig. 38.

Ueber die ausgedehnten drüsigen Flächen, wie die der Zweigepidermis von Betula habe ich hier keine weiteren Details anzuführen. Von den klebrigen Zonen der Sileneen mag noch bestimmter hervorgehoben werden, dass die nicht ganz leichte Entscheidung

Fig. 37. Conoclinium atropurpureum (142). Vom Längsschnitt durch die Epidermis eines jungen Blattstiels. *e*—*e* Epidermis, mit einer Drüsenzotte. *c* Endzellen der Zotte; *g* harzerfüllte terminale Cuticularblase.

Fig. 38. Pogostemon Patschouli, junges Blatt, senkrechter Durchschnitt. Epidermisstück mit einem kurzen Drüsenhaar. Secret durch Alkohol gelöst (375).

darüber, ob das Secret von den eigenthümlichen vorragenden Epidermiszellen allein (Unger) oder von der Epidermis der ganzen klebrigen Zone gebildet wird, fernerer Untersuchung bedarf.

Unter den gewöhnlich schlechthin als »Drüsen«, oder zusammengesetzte (äussere) Drüsen bezeichneten circumscripten Flecken sind zunächst zweierlei Dinge von einander zu sondern. Einmal nämlich eng umschriebene Gruppen, dicht neben einander stehender drüsiger resp. kopfiger Haarbildungen. Solche sind der runde, bleiche oder dunkel

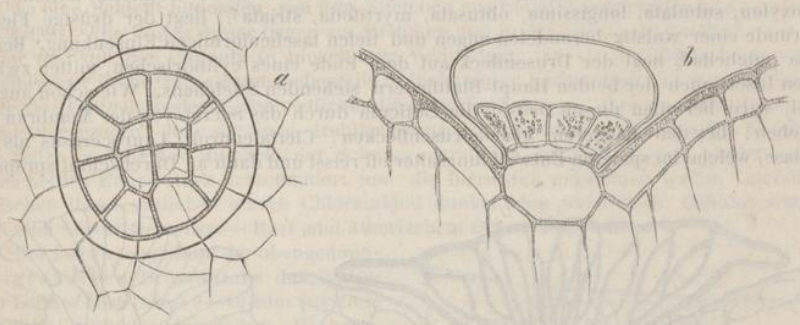


Fig. 39.

violettrothe Fleck auf der Unterfläche jeder Stipula einiger Wicken (Vicia Faba, sativa, sepium[1]); derselbe besteht bei Vicia Faba aus dicht bei einander stehenden, gleich hohen keuligen Kopfhaaren, mit kurzer Fuss- und Stielzelle und aus zwei über einander stehenden Zellpaaren gebildetem Kopfe; drüsige Eigenschaften sind an ihm bei dieser Species nicht beobachtet, die Kopfzellen enthalten stark lichtbrechende, dichte kugelige Anhäufungen und Körner bildende Körper nebst farblosem oder violettem Zellsaft; bei Vicia sativa wird, in nicht genau untersuchter Weise, zuckerhaltige Flüssigkeit ausgeschieden[2]. Ferner die »Drüsen« an der Blattunterseite von Urena sinuata: keulige dicht gedrängte Kopfhaare, eine tief grubige Einsenkung auskleidend. Ferner die sogenannten Drüsen auf der Blattunterfläche von Catalpa syringaefolia, C. Bungei[3], welche aus Gruppen kreisel- oder fächerförmiger Schuppen mit einzelligem Stielchen, ähnlich den Schuppen von Hippuris, bestehen. Diese Bildungen gehören selbstverständlich ihrem Bau nach nicht hierher, sondern in andere, oben behandelte Kategorien. — Hiervon sind zu unterscheiden die nicht als Haarbildungen vorragenden drüsigen Epidermisflecke. Von diesen hat jedenfalls eine Anzahl die characteristische blasig-drüsige Wandstructur. So die runden Drüsenflecke auf der Blattunterseite, zumal in den Winkeln zwischen den drei Hauptrippen, von Clerodendron fragrans Vent. und anderen, aber nicht allen Arten der Gattung[4]; die 2—3 jederseits der Mittelrippe am Grunde der Blattunterfläche befindlichen runden Flecke bei Prunus Laurocerasus[5]; die das Ende zapfenartiger Stiele, resp. Zähne bildenden, mehr oder minder vertieft-becherförmigen Drüsen an der Blattstielbasis der Passifloren[6] (untersucht an P. atrocaerulea Hort.) die paarig am oberen Ende des Blattstiels vor-

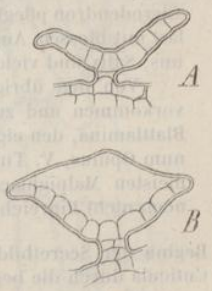


Fig. 40.

Fig. 39. Epidermis mit Drüsenschuppe von der Blattoberseite des Thymus vulgaris (375). *a* Flächenansicht, *b* senkrechter Durchschnitt. Secret durch Alkohol entfernt.

Fig. 40. Humulus Lupulus, Drüsenschuppen, senkrechter Durchschnitt (142). *A* vor

1) C. C. Sprengel, Entd. Geheimniss p. 356.

2) Vgl. Fuckel, Flora 1846, p. 417.

3) Caspary, de Nectariis p. 40.

4) F. Fischer, Mém. Soc. d. Naturalistes de Moscou I, 246, nach Treviranus Physiol. II, 35; Caspary, l. c.; v. Schlechtendal, Bot. Ztg. 1844, p. 6.

5) Caspary, l. c. 6) Vgl. Martinet, l. c. p. 191, Fig. 238, 239.

springenden runden Drüsenflecke bei Arten der Malpighiaceen-Gattung Stigmatophyllum (S. cristatum, ciliatum) und die je nach der Species verschieden gestaltete Drüse, welche bei den Acacia-Arten am oberen Rande des Basaltheils des Blattstiels, resp. Blattstielblattes liegt. Der Bau und die Gestalt dieser Drüsenflecke sind für Clerodendron und Prunus oben schon angegeben. Bei Acacia marginata R. Br., calamifolia Lindl., lophantha stellen sie convexe, oben mit einer Depression oder Furche versehene, schwielenähnliche Prominenzen dar, deren Epidermis in der Depression oder Furche von drüsigem Bau, an der übrigen Oberfläche fest und derbwandig ist. Bei vielen anderen Arten (A. longifolia, latifolia, melanoxylon, subulata, longissima, obtusata, myrtifolia, striata[1]) liegt der drüsige Fleck im Grunde einer wulstig berandeten engen und tiefen taschenförmigen Einsenkung. Bei Acacia pulchella[2]) liegt der Drüsenfleck auf dem Ende eines cylindrischen, mitten zwischen den Insertionen der beiden Haupt-Blattfiedern stehenden Stielchens. Wie schon angedeutet, wird bei allen diesen Drüsen die Cuticula durch das Secret von der Membran abgehoben; bei den flacheren Acaciadrüsenflecken, Clerodendron, Laurocerasus als weite Blase, welche im späteren Entwicklungsalter oft reisst und dann an Durchschnittspräparaten

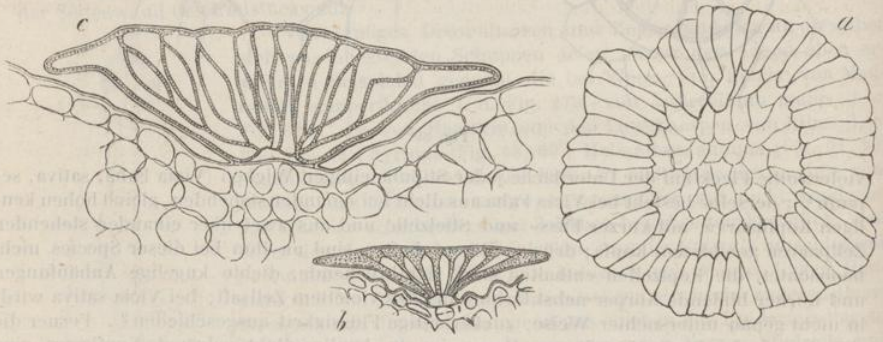


Fig. 41.

oft gar nicht mehr gefunden wird. Die sehr derbe Cuticula der stärkeren Drüsenflecke von Clerodendron pflegt quer über die ganze Fläche zu bersten in einem klaffenden Riss, welcher fast mit blossem Auge sichtbar ist. Von den Blattzähnen haben z. B. Mercurialis annua, Prunus, Salix und viele andere die blasige drüsige Structur.[3])

Von den übrigen zahlreichen »Drüsen«, welche an Blättern und blattartigen Theilen vorkommen und zum Theil oben genannt wurden, also den vielen drüsigen Zähnen der Blattlamina, den eigenartig gestalteten Drüsenzähnen der Blattstiele und Blätter von Viburnum Opulus, V. Tinus[4]), von Ricinus, Cassia-Arten, von den mannichfachen Drüsen der meisten Malpighiaceen-Blätter u. a. m. ist die Structur der Oberfläche und die Secretion noch nicht hinreichend untersucht; alles von ihnen Bekannte stimmt aber mit den bestimmt

Beginn der Secretbildung, die starke Cuticula der Oberfläche der Zellen fest anliegend. *B* Cuticula durch die beginnende Secretion weit abgehoben, Secret durch Alkohol entfernt.

Fig. 41. *a*, *b* Rhododendron ferrugineum, Drüsenschuppen von der Blattunterfläche; *a* Flächenansicht einer grösseren, *b* senkrechter Durchschnitt einer kleineren (142). In letzterem die Zellen schattirt, die secreterfüllten Zwischenräume unschattirt. *c* Rhododendron hirsutum, Drüsenschuppe von der Blattunterfläche, senkrechter Durchschnitt (225). Die Cellulosemembranen der Schuppe punktirt, Zellinhalt und Secreträume weiss gelassen. Ueber die Cellulosemembranen verläuft, von der umgebenden Epidermis her, die Cuticula. Secret überall durch Alkohol entfernt.

---

1) Unger, Flora 1844, p. 703. Anat. u. Physiol. 362.
2) De Candolle, Prodromus, II, 455.
3) Vgl. Reinke, l. c.
4) Unger, Caspary, l. c.

hierher gehörenden Beispielen so sehr überein, dass es jedenfalls zur Zeit geboten ist, sie hier anzuschliessen.

Zwischenwanddrüsen sind, mit Ausnahme der oben erwähnten Angaben von Hanstein, bis jetzt nicht mit Rücksicht auf ihre charakteristische Structureigenthümlichkeit beschrieben. Die hierher gehörigen flach kreiselförmigen Schuppen der Alpenrosen (Fig. 41) sind mit kurzem 4—5reihigem Stielchen einer Grube der Hautfläche eingefügt. Ihre freie Aussenfläche ist rundlich und flach. Sie bestehen, je nach den Individuen, aus 60—80 eine Schicht bildenden, von dem Stielchen aus radial divergirenden und -gestreckten Zellen. Alle Enden dieser liegen am Stielchen und in der ebenen Aussenfläche mit einander und mit der Cuticula in lückenloser Verbindung. 40—50 der Zellen begrenzen in ringförmiger Reihe, mit einander ebenfalls in lückenloser Verbindung und von der eng anliegenden Cuticula bedeckt, den seitlichen Umfang der Schuppe. Ihre äusseren Enden sind derart vorgezogen, dass sie einen strahligen Ring um den Rand der ebenen Fläche bilden. Die Zellen, welche das Mittelfeld der Schuppe darstellen, an Zahl etwa 25, sind zwischen ihren beiden Enden stark verschmälert und die hierdurch gegebenen weiten Interstitien zwischen ihren seitlichen (durch Chlorzinkjod dunkel blau werdenden) Cellulosewänden von dem Secret-Gemenge — Harz und ätherischem Oel — ausgefüllt.

Der fast kugelige Kopf der obengenannten grösseren Drüsenhaare des Blattes von Ledum besteht aus 9—10 vom Stielende aus radial divergirenden Zellen. Die polygonalen Aussenenden dieser theilen sich, in lückenloser seitlicher Verbindung mit einander und fester Verwachsung mit der Cuticula, in die Kugelperipherie. Nach innen zu verengern sich die Cellulosewände rasch zu schmalen, am Stiel zusammenstossenden Röhrchen, welche zwischen ihren Seiten einen weiten, gleichfalls von harzigem Secret ganz erfüllten Raum lassen.

Wie diese harzerfüllten Räume zu Stande kommen, ist am klarsten zu beobachten bei den eingesenkten Zwischenwanddrüsen von Psoralea (Fig. 42). An den hellen Punkten beider Blattflächen oben genannter Arten liegt, in das Blattgewebe einspringend, ein etwa kugeliger Körper; sein äusserer abgeplatteter Pol manchmal in einer leichten Depression oder Vorragung der Epidermis-Aussenfläche. Er zeigt in der Flächenansicht der Epidermis die polygonalen Aussenwände einer Gruppe von (je nach dem Individuum) durchschnittlich 20—30 Zellen, welche Aussenwände weit kleiner sind als die der umgebenden Epidermiszellen, aber mindestens doppelt so dick wie bei diesen. Die kleinen polygonalen Aussenwände gehören schmal-schlauchförmigen Zellen an, von denen die peripherischen (an Zahl 14—24) meridianartig gekrümmt zum innern Pol verlaufen, seitlich lückenlos verbunden,

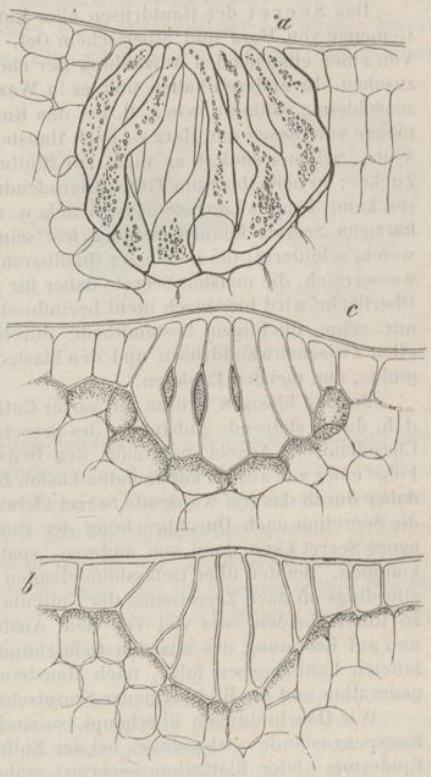


Fig. 42.

Fig. 42. Senkrechte Durchschnitte der Blattlamina von Psoralea hirta. Einschichtige Epidermis und darunter liegendes Gewebe; letzteres in *b* und *c* durch die Schattirung von der Epidermis abgegrenzt. *a* (375) eine fast erwachsene Drüse, nach Entfernung des Secrets durch Alkohol. *b* (600) sehr junger Zustand einer Drüse; Secret noch nicht vorhanden; *c* (600) etwas älter, Secretbildung beginnend.

miteinander die Wand einer Hohlkugel bildend, die 5—8 mittleren aber bogig oder wellig gekrümmt durch das Lumen der Hohlkugel laufen, um sich am innern Pol mit verbreiterten Enden aneinander und an die peripherischen anzulegen und so die Hohlkugel abzuschliessen (Fig. 42 *a*). Zwischen den Seiten der mittleren und der Innenfläche der peripherischen Cellulosewände liegen weite Interstitien, erfüllt von grossen Harzmassen oder von unzähligen in wasserheller Flüssigkeit suspendirten Harztröpfchen (»Milchsaft« Hildebrand, l. c.). Der Inhalt der schlauchförmigen Zellen ist im Alter von ähnlicher Beschaffenheit, anfangs enthalten sie helles, kaum körniges Protoplasma und wasserhellen Zellsaft.

Wie der fertige Zustand schon bestimmt andeutet, — entstehen diese Drüsen aus einer nach innen ragenden primären Epidermiszelle, welche durch zur Oberfläche senkrechte Wände wiederholt getheilt wird. Die Theilzellen strecken sich in der nämlichen Richtung. Ihre seitlichen Cellulosewände sind anfangs lückenlos verbunden (*b*, Fig. 42). Während der Streckung tritt dann in den Grenzflächen Harz auf, zunächst als homogene, schmale und kurze Zwischenwandschicht an der Mitte der Zellen, um die mittelständigen quere Ringe bildend (*c*, Fig. 42); allmählich an Höhe und Dicke zunehmend bis zur Grösse der beschriebenen grossen Interstitien. Zu Anfang und während des lebhaftesten Wachsthums der Harzschichten enthalten die Zellen einen sehr dünnen wasserhellen Protoplasmabeleg und vollkommen klaren farblosen Zellsaft.

Das Secret der Hautdrüsen aller Kategorien ist in den meisten Fällen Harz oder ein Gemenge von Harz und ätherischem Oel, z. B. Betula, Humulus, Labiaten, Primula etc. Von einer eingehenden Aufzählung der chemischen Verhältnisse dieser Körper ist hier abzusehen. In anderen Fällen sind es in Wasser hoch quellbare oder lösliche Körper, Pflanzenschleime, Gummi, wie z. B. bei den Knospen der Polygoneen (Hanstein, l. c.) oder Gemenge von diesen und Harz — nach Hanstein in den meisten Laubknospen, z. B. Cunonia, Viola. Seltener sind es an nicht zur Blüthe gehörigen Theilen Gemenge von Gummi und Zucker; so bei Viburnum Tinus, Clerodendron fragrans, wo der Zucker selbst auskrystalliren kann, Prunus Laurocerasus, Acacia u. a. (v. Schlechtendal, Caspary, Unger, l. c.) Die harzigen Secrete können ziemlich fest sein, z. B. Aspidium; meistens allerdings sind sie weich, schmierig; die in Wasser quellbaren und löslichen sind normaler Weise immer sehr wasserreich, die meisten Secrete daher für sich feucht und klebrig. Die Beschaffenheit der Oberfläche wird hierdurch nicht beeinflusst wo das feuchte Secret in der Drüse bleibt, und nur seine flüchtigen Bestandtheile durch die Membran hindurch verdunsten. So bei allen Zwischenwanddrüsen und den blasigen, mit derber, resistenter Cuticula wie bei Humulus, den meisten Labiaten.

Bei den blasigen Drüsen mit zarter Cuticula wird diese entweder aus inneren Ursachen d. h. durch steigende Anhäufung des Secrets gesprengt, wie z. B. bei den Zuckerdrüsen von Clerodendron, Acacia marginata, den Drüsen vieler Laubknospen; oder es tritt leicht in Folge einer von aussen kommenden Läsion Zerreissung der Cuticula ein, die Oberfläche wird daher durch das frei werdende Secret klebrig. An Haarbildungen erwachsener Theile hört die Secretion nach Durchbrechung der Cuticula bald auf, die Drüsenzellen vertrocknen; neues Secret kann dann von anderen, später zur Ausbildung gelangenden Drüsenhaaren kommen. Bei den über Gefässbündelenden liegenden Drüsenflecken scheint die Secretion allerdings oft nach Zerreissung der Cuticula lange anzudauern, doch ist hier noch genauer zu unterscheiden, wie viel von dem Austretenden auf Rechnung der Secretion selbst und auf Rechnung des aus den Gefässbündeln filtrirten Wassers kommt. In den unentfalteten Laubknospen folgt, nach Hanstein, auf die Ruptur der Cuticula oft ihre Regeneration und die Bildung neuer Secretschichten.

Wie Haarbildungen überhaupt, so sind auch drüsige in vielen Fällen transitorisch im Knospenzustande vorhandene, bei der Entfaltung schwindende Organe. Auch die drüsige Epidermis vieler Blattzähne secernirt während des Knospenstadiums und stirbt nachher ab.[1] Hanstein hat diese die Knospen mit klebrigem Secret bedeckenden Organe Beleimer, Colleteren, ihr klebriges Product Knospenleim, Blastocolla, genannt.

Es ist mir nur ein Fall bis jetzt bekannt, wo solcher Knospen bedeckende Schleim anderen als den bezeichneten Ursprung hat. Die jungen Blattbasen von Osmunda[2] sind

1) S. Reinke, l. c.
2) S. Milde, Monogr. Generis Osmundae, Vindob. 1868.

mit reichlichem amorphem Schleim bedeckt. Derselbe kommt aus langen, vielgliedrigen, grosszellig-rosenkranzförmigen Haaren, deren Zellen in dem untersuchten Entwicklungszustande jede von einer Schleimmasse gänzlich erfüllt sind. Die Entstehung dieser ist zu untersuchen. Bei Einwirkung von Wasser quillt der Schleim und tritt als amorphe hyaline Masse aus der platzenden Cellulosemembran heraus.

§ 20. Von den Drüsenhaaren sind derzeit consequenter Weise zu trennen, denselben jedoch zu allernächst zur Seite zu stellen die mehlig bestäubten Kopfhaare — Pili pulverulenti —, welchen die Blattunterfläche der sogenannten Gold- und Silberfarne ihre weisse (Gymnogramme tartarea, calomelanos u. a. Spec., Notholaena nivea, Cheilanthes spec.) oder goldgelbe (Gymnogr. sulfurea, Martensii u. a., Pteris aurata), das Laub der mehligen Primeln seine hellgelbe (Pr. marginata) oder meist weisse (Pr. Auricula, farinosa u. a.) Bestäubung verdanken.

Der mehlige Ueberzug dieser Pflanzen wird nicht wie die Wachsüberzüge von der ganzen Epidermis abgeschieden, sondern ausschliesslich durch die von einem kurzen einzelligen (Gymmnogramme) oder zweizelligen (Primula) Stiele getragene runde Kopfzelle kleiner Haare (Fig. 43.)[1]. Er tritt an der ganzen Oberfläche der Kopfzelle auf in Form von stäbchen- oder nadelförmigen kleinen Krystallen. Diese stehen bei Gymnogramme strahlig von der ganzen Kopfzelle ab, ihre Länge kann den Durchmesser dieser weit übertreffen. Bei den Primeln sind sie unregelmässig gehäuft. An nicht ganz intacten Exemplaren, zumal der Primeln, sind sie oft zertrümmert zu Haufwerken kleiner Fragmente, und über die ganze Epidermis zerstreut. — Der Ueberzug besteht aus in kaltem Alkohol grossentheils leicht löslichen, harzartigen Körpern[2]. Bei Gymnogramme fand ich nach Lösung in Alkohol einen feinkörnigen Rückstand, welcher sich in Aether löste. Klotzsch[3] nennt die betreffenden Körper Pseudo-Stearoptene; diese sind nach seinen jedenfalls revisionsbedürftigen Angaben aus der Alkohollösung leicht auskrystallisirbar (ich erhielt immer nur Aggregate sehr kleiner Krystallchen), ziemlich hart, schwerer als Wasser, bei 50 ° schmelzbar, bei abgehaltener Luft unverändert sublimirbar, schwach gewürzhaft, in warmem Wasser (?!), Alkohol, Aether, Essigsäure, Alkalien löslich.

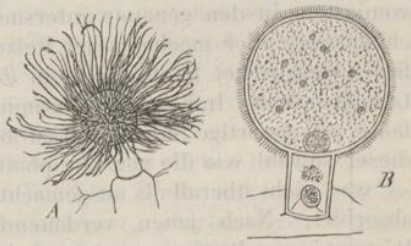


Fig. 43.

Fig. 43. Gymnogramme tartarea. *A.* (142) Bestäubtes Haar von der Blatt-Unterfläche, auf Wasser schwimmend. Die runde Kopfzelle von den strahlig abstehenden Harzstäbchen bedeckt. *B.* (375) Eben solches Haar nach momentaner Einwirkung von kaltem Alkohol. Die Stäbchen zumeist gelöst. An ihrer Stelle eine feinkörnige Schicht zurückgeblieben, welche in Aether rasch gelöst wird. — In Kopf- und Stielzelle Zellkerne. Die grösseren Körner in der Kopfzelle sind Chlorophyllkörner.

1) Link, Icones selectae, Heft IV, Tab. III, Fig. 7—9. Mettenius, Filices horti Lipsiensis p. 42.

2) Göppert, N. Acta Acad. Leopold. Carol. XVIII, Suppl. I. p. 206.

3) Monatsber. d. Berlin. Acad. 1851, Decbr. Bot. Ztg. 1852, p. 200.

Auf dem Laub vieler mit den in Rede stehenden nächst verwandter Pflanzen — Filices, Primula sinensis etc. — kommen an Stelle der bestäubten Haare typische, harzabsondernde, blasige Drüsenhaare vor. Diese Thatsache, sammt der sonstigen Uebereinstimmung, zeigt die nahe Zusammengehörigkeit beider Bildungen. Bei Gymnogramme fand ich den krystallinischen Ueberzug immer nur der glatten Cuticula der Kopfzelle aufsitzend. An jungen noch nicht entfalteten frischen Blättern der Aurikel hat die Kopfzelle der Haare vielfach typische, blasig-drüsige Structur; so jedoch, dass die das Harzsecret umziehende Cuticula äusserst dünn ist, und dass die Kopfzelle selten eine grössere, meist 2 bis mehrere kleine Harzbläschen trägt. An älteren Blättern sah ich diese Blasen nicht; an Stelle der bei jungen Blättern vorhandenen treten nach längerem Liegen in Wasser die beschriebenen Krystallchen auf. Alle diese noch genauer zu untersuchenden Erscheinungen deuten wiederum darauf hin, dass es sich hier um eine besondere Form der Drüsenhaare und Drüsensecretion handelt.

§ 21. Darwin hat durch seine Insectivorous plants die Aufmerksamkeit auf der Epidermis angehörige Organe gelenkt, welche sich ihrem Bau und ihrer Entwicklung nach an die Haarbildungen und besprochenen Hautdrüsen nahe anschliessen, aber ausgezeichnet sind dadurch, dass sie an ihrer Oberfläche, wenigstens in den genauer untersuchten Fällen, auf Einwirkung andauernder chemischer oder mechanischer Reize eine Flüssigkeit absondern, welche eine freie (organische) Säure und ein dem Pepsin ähnlich wirkendes Ferment in Lösung enthält. In Folge des Zusammenwirkens beider gelöster Körper sind sie fähig, eiweissartige Substanzen zu lösen, zu verdauen, und es wird die Lösung dieser sowohl wie die von Phosphaten, Ammoniaksalzen u. a. von ihnen oder — was nicht überall als ausgemacht gelten kann — auch von ihrer Umgebung absorbirt. Nach jenen verdauenden Leistungen kann man diese Organe Digestions-Drüsen nennen. Ausser den genannten Lösungen findet bei manchen, zumal Drosera-, Drosophyllum-, Pinguicula-Arten, reichliche Ausscheidung von in Wasser quellbarem, klebrigem Schleime statt, welcher bei den genannten Pflanzen auch von der Reizung unabhängig auftritt, in diesem Falle aber der sauern Reaction und digestiven Wirkung entbehrt. Bei anderen ist der Schleim nicht beobachtet.

Die in Rede stehenden Organe und die durch sie gegebene Fähigkeit, thierische Substanz zu verdauen und als Nährstoff aufzunehmen, sind zur Zeit bekannt an den eigenartig gestalteten Blättern von Droseraceen, zumal Drosera-Arten, Drosophyllum, Dionaea, und von Pinguicula-Arten. Andere Pflanzen nehmen ebenfalls mit ihrem Laube gelöste animalische Körper als Nährstoffe auf, unzweifelhaft (Utricularia) oder sehr wahrscheinlich (Aldrovanda, Nepenthes, Sarracenia, u. a.) und zeigen dem entsprechend Organe, welche als Digestions-Drüsen mit Wahrscheinlichkeit zu betrachten, wenn auch zur Zeit noch nicht völlig sicher erkannt sind.

Die unzweifelhaften oder präsumptiven Digestionsdrüsen haben (soweit sie der Epidermis angehören) entweder die Stellung und Zellanordnung circumscripter Hautdrüsenflecke, oder von Haaren oder Schuppen.

Sie stehen entweder über Gefässbündelenden (Drosera, zum Theil Nepenthes) oder ohne directe Beziehung zu diesen (z. B. Pinguicula, Dionaea).

Von den hierhergehörigen, über die Epidermisfläche vortretenden Haar-

bildungen wurden schon oben (p. 67) die zierlichen, langgestielten schirmförmigen Schuppen erwähnt, welche in grosser Zahl auf der Blattfläche der Pinguiculen stehen; sie secerniren auf ihrer oberen Fläche. Ganz kurz schirmartig gestielte, runde vielzellige Schuppen ohne irgend besonders nennenswerthe Eigenheiten in der Anordnung der Zellen sind die Digestionsdrüsen auf der Blattoberseite von Dionaea, Aldrovanda; bei den Utricularien dürfte die digestive Function den vierarmigen, schon p. 65 genannten Haaren zukommen, welche der Innenfläche der thierfangenden Schläuche zahlreich aufsitzen. Bei den untersuchten Drosera-Arten und Drosophyllum ist die Gestalt und Anordnung der Zellen an den secernirenden Blattzähnen durchaus ähnlich den circumscripten Hautdrüsenflecken, zumal an Laubblattzähnen; ihre Beschreibung für Drosera wird besser unten Cap. VIII., im Zusammenhange mit der der Gefässbündelenden gegeben werden.

Die am meisten eigenthümliche Anordnung haben die vielfach untersuchten, am eingehendsten neuerdings von Wunschmann bearbeiteten präsumptiven Digestionsdrüsen von Nepenthes[1]). Dieselben stehen hier in dem mittleren und unteren Theil des kannenförmigen Blattabschnitts auf der Innenfläche, bei manchen Arten auch auf der Innenfläche des Kannendeckels. Sie gehören zu und entstehen aus der Epidermis und bestehen aus einem von kleinen cubischen Zellen gebildeten scheibenförmigen Fussstück, welches einen abgerundeten, aus radial-senkrecht gestellten, prismatischen, zartwandigen Zellen gebildeten Kopf trägt. Ihre Gesammtform ist also die einer rundlichen Warze. Jede dieser sehr zahlreichen, mit blossem Auge eben erkennbaren Warzen liegt in der Kanne in einer gegen den Grund dieser zu offenen Tasche, welche dadurch gebildet wird, dass die den obern Rand der Warze umgebende Reihe von Epidermiszellen in Form eines halbkreisförmigen, scharfrandigen Wulstes kappenartig über die Warze vorgezogen ist. Am Kannendeckel ist dieser Wulst ringsum gleich hoch. — Im obern Theil der Kanne fehlen die Drüsen auf der Innenfläche; die Epidermis ist hier mit Wachskörnchen in einfacher Schicht bedeckt und glatt, mit der Einschränkung, dass reichliche, kleine, quer halbmondförmige (grundwärts concave) Haarzellchen zwischen den leicht undulirten Epidermiszellen stehen. — Ueber Sarracenia vgl. p. 73. —

Bei aller Aehnlichkeit des Aufbaues mit dem der oben besprochenen Hautdrüsen sind die hier in Rede stehenden Digestionsorgane von diesen der Structur nach dadurch wesentlich verschieden, dass ihr Secret — soweit die Untersuchungen reichen, auch der Schleim von Drosera und Pinguicula — nicht in der Wand, zwischen Cellulosehaut und Cuticula, sondern auf der freien Oberfläche letzterer auftritt.

Andere allgemein bemerkenswerthe, anatomische Eigenthümlichkeiten sind zur Zeit nicht anzuführen, ohne gleichzeitig die hier gezogenen Grenzen weit zu überschreiten und ausführlich auf physiologische Details einzugehen. Es kann daher, nach dieser kurzen Erwähnung, hier nur verwiesen werden auf die neuere Literatur über insectenfressende Pflanzen und einige ältere, zum Theil schon citirte Arbeiten über die Anatomie der in Rede stehenden Drüsen:

1) Treviranus, Zeitschr. f. Physiologie, III, 73. — Meyen, Secretionsorgane. — Oudemans, de Bekerplanten, Album d. Natuur, Groningen 1863 u. 1864. — Wunschmann, Ueber d. Gattung Nepenthes. Diss. Berlin 1872. —

Ch. Darwin, Insectivorous Plants, London 1875. — J. D. Hooker, Address to the Dep. of Zoology and Botany of the Brit. Association. Belfast, 1874. — F. Cohn, Ueber die Blasen von Aldrovanda und Utricularia. Beit. z. Biologie, Heft III, p. 71. — Treviranus, Meyen, Oudemans, Wunschmann, l. c. Schacht, l. c. Utricularia, vgl. p. 65. — E. Morren, Note sur le Drosera binata. Bull. Acad. Belg. 1875. — Aldrovanda: Cohn, Flora 1850; Caspary, Bot. Ztg. 1859, 417 ff. — Fraustadt, Anatomie d. Dionaea muscipula, in Cohn, Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. II, p. 27. — Fr. Darwin, The process of aggregation in the tentacles of Drosera rotundifolia, Micr. Journ. Vol. XVI. N. S. — Warming, in Videnskab. Meddelelser fra nat. Forening i Kjöbenhavn, 1872, p. 168, (Resumé p. 18; Drosera). —

§ 22. Von allgemein verbreiteten, feuerfesten Membranbestandtheilen sind Siliciumverbindungen, oxalsaurer und kohlensaurer Kalk in der Epidermis vielfach in bemerkenswerther Menge oder Form enthalten.

Siliciumgehalt, »Verkieselung«, ist vorzugsweise bei Epidermen beobachtet, besonders reich in den cuticularisirten Aussenwänden. Hoch siliciumhaltige Epidermen sind durch Härte und Festigkeit ausgezeichnet: Equisetum hiemale, Calamus Spec., Gramina, Blätter von Ficus Sycomorus, F. trachyphylla, Deutzia scabra, Celtis, Ulmus, Davilla brasiliana, Parinarium senegalense, Magnolia grandiflora; ein bestimmtes Verhältniss zwischen Kieselhaltigkeit und Festigkeit besteht aber nicht, die harten Epidermen der Blätter bei den meisten Palmen, Mahonia aquifolium, Drimys Winteri, Rhododendron, Hakea spec., Phormium tenax, der Phyllocladien von Ruscus aculeatus, der Cycas revoluta sind kieselfrei (Mohl).

Oxalsaurer Kalk ist in Form von Körnchen oder deutlichen Krystallen in den Epidermen, zumal den Cuticularschichten beobachtet bei den Blättern von Welwitschia, vielen Cupressineen und Taxineen, bei Ephedra-Arten, den Blättern von Dracaena reflexa, arborea, Draco, umbraculifera, Sempervivum calcareum Jord., Mesembryanthemum-Arten. Sein reichliches Vorkommen gibt der Epidermis vielfach matt-weisse Färbung, wie bei genanntem Sempervivum, Mesembryanthemum lacerum, incurvum, stramineum, Lehmanni, vulpinum u. a., den weissen Flecken der Blätter von M. tigrinum.

Kohlensaurer Kalk ist in erheblicher Menge enthalten in der Membran mancher Haare und vorzugsweise in besondern, unter dem Namen Cystolithen zumal bei Urticaceen und Acanthaceen bekannten zapfenförmigen Wandverdickungen.

Siliciumhaltige Epidermen sind nach v. Mohl's ausgedehnten Untersuchungen bei Arten aus 41 den verschiedensten grossen Abtheilungen des Pflanzenreichs angehörenden Familien beobachtet.

Der Siliciumgehalt betrifft vorwiegend die äusseren Schichten der Aussenwand; doch bemerkt v. Mohl,[1]) es sei ihm nicht vorgekommen, dass er sich nur auf die äusserste Cuticularlamelle erstreckte. In den meisten Fällen, und bei glatter und ebener Oberhaut immer, erstreckt sich die Verkieselung über die ganze Aussenwand und den äusseren Theil der Seitenwand der Epidermiszellen; so z. B. bei vielen Gräsern und Cyperaceen. Seltener und nur bei hohem Grade der Verkieselung nimmt an dieser auch die Innenwand der Epidermiszellen und selbst (Deutzia scabra) noch die subepidermalen seitlich die Athemhöhle begrenzenden Zellen Theil. Auch die Schliesszellen der Spaltöffnungen verkieseln ringsum vollständig oder nur theilweise.

1) v. Mohl, Bot. Ztg. 1861, p. 209, 305, wo auch die Literatur über den Gegenstand ausführlich besprochen wird; und Hofmeister, in diesem Handbuche I, 1, p. 242.

Theilweise Verkieselung der Zellwand findet sich in einzelnen anderen Fällen; so ist sie beim Stengel von Scirpus palustris und mucronatus auf die vorspringenden Knötchen in der Mittellinie der Oberhautzellen beschränkt. An den Nebenzellen von Equisetum hiemale sind die Querleisten auf der untern Wand nur in ihrem der Spalte angrenzenden inneren Theile, nicht in dem äusseren verkieselt (Fig. 24, p. 76 *A*, *C*). Ferner gehören hierher die Stiele der Cystolithen bei den Urticaceen, deren Verkieselung von Payen nachgewiesen wurde, und die cystolithenartigen Wandvorsprünge der oben genannten Borragineen und Compositen (Onosma, Cerinthe, Helianthus trachelifolius, vgl. p. 112). An den Brennhaaren der Urtica dioica ist der obere spröde Theil der Wand sehr stark, der untere wenig verkieselt (Mohl, l. c. 219).

Sehr häufig sind Verschiedenheiten in der Verkieselung der Zellen und Zellgruppen einer Epidermisfläche, indem nächst benachbarte in ungleichem Maasse oder die einen stark, andere gar nicht verkieselt sind. Bei der Epidermis vieler Gräser zeichnen sich die oberen von den paarweise über einander stehenden, kurzen Epidermiszellen durch besonders starke Verkieselung ihrer Wand vor den übrigen aus, welche letztere schwächer, in manchen Fällen vielleicht gar nicht (Internodien von Saccharum officinarum) verkieselt sind. Häufig stellen die Haare Centra der Verkieselung dar. Sie verkieseln allein (Blatt von Campanula Cervicaria, Ficus Joannis Boiss., Urtica excelsa, lusitanica, dioica); oder der Process beginnt in ihnen und dehnt sich rings um die Basis jedes Haares centrifugal über die Epidermisfläche aus, um sich über diese gleichmässig oder ungleichmässig zu verbreiten. In letzterem Falle sitzt, auch an dem erwachsenen Organ, jedes Haar inmitten einer beim Absterben meist weiss werdenden, aus verkieselten Epidermiszellen bestehenden Scheibe, welche von anderen ihr gleichen Scheiben getrennt ist durch Interstitien mit schwacher Verkieselung (z. B. Blatt von Humulus, Ulmus campestris, Tectona grandis und anderen Verbenaceen, Cucurbitaceen, Pulmonaria saccharata, Cerinthe major, Silphium connatum, Helianthus grosseserratus, manche Dilleniaceen, Chrysobalaneen u. a. m.) oder Interstitien ohne Verkieselung (Blatt von Cerinthe aspera. minor, Onosma stellulatum, arenarium, Lithospermum officinale, Helianthus tuberosus, trachelifolius etc.). — Manchmal (z. B. Ulmus campestris) wächst die das Verkieselungscentrum bildende Zelle nicht zum Haare aus.

Bei vielen Blättern, zumal dicotyledoner Gewächse (z. B. Humulus, Morus alba) ist die Epidermis der Oberseite weit stärker als die der Unterseite verkieselt; bei letzterer scheint die Verkieselung selbst manchmal zu fehlen, während sie in jener vorhanden ist (z. B. Helianthus trachelifolius, Heliopsis laevis, Obeliscaria columnaris). In allen diesen Erscheinungen ist eine gewisse Analogie mit der Cuticularisirung der Membranen nicht zu verkennen.

Ueber die Einlagerung von oxalsaurem Kalk vgl. H. Graf zu Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1871. Pfitzer, in Flora 1872 p. 97.

Die bemerkenswerthesten Ablagerungsorte kohlensauren Kalks in der Epidermis sind die von Weddell[1]) Cystolithen genannten Wandverdickungen.

Die Cystolithen der Urticaceen wurden von Meyen bei Ficus elastica entdeckt, 1839[2]) ausführlich beschrieben, nachher, nebst denen verwandter Pflanzen, von Payen[3]), Schacht[4]), Weddell (l. c.) untersucht. Schleiden[5]) lieferte einige Beobachtungen über sie und sprach über ihre morphologische Bedeutung

1) Ann. sc. nat. 4e Sér. II, p. 267.

2) Müller's Archiv 1839, p. 257.

3) Mémoires sur le développement des végétaux. Mém. présentés de l' Acad. des sciences T. IX.

4) Abhandl. der Senckenbergischen Gesellsch. I, p. 133.

5) Grundzüge, 3. Aufl., p. 341.

eine Ansicht aus, welche gleich einigen Angaben Payen's über ihre Structur durch die angeführten neueren Untersuchungen berichtigt sind.

An dem noch gerollten und von seiner Stipularhülle umscheideten Blatte von Ficus elastica (Fig. 44) besteht, längere Zeit vor der Entfaltung, die Epi-

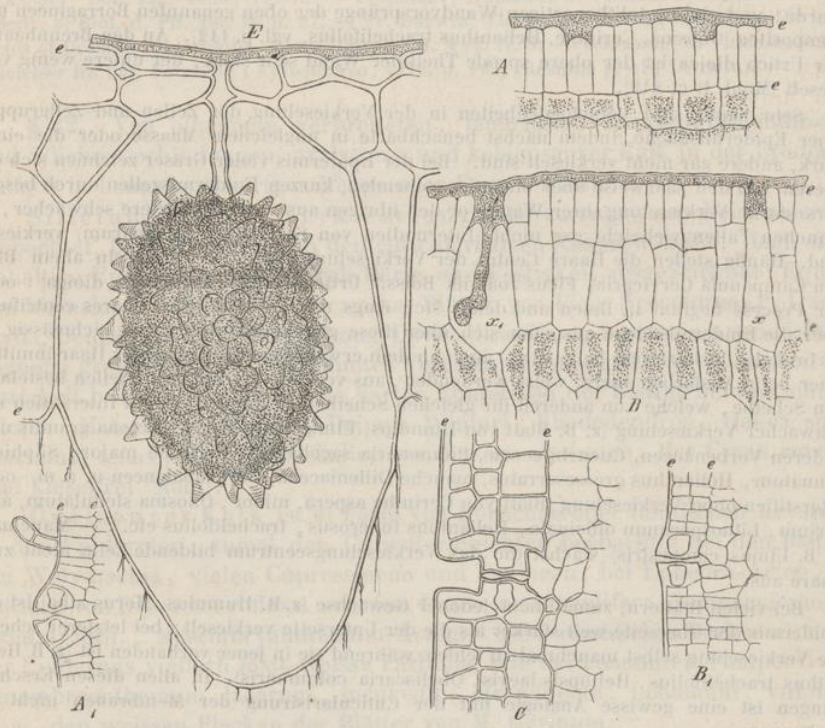


Fig. 44.

dermis der Oberseite aus einer einfachen Lage gestreckt-prismatischer, mit ihrer Längsachse rechtwinklig zur Blattfläche gestellter Zellen (*A*). Diese sind alle nahezu gleich gross und gleich gestaltet; mit einander von der Cuticula bedeckt, unter dieser die meisten mit mässig dicker, jedoch die Seitenwände an Dicke übertreffender Cellulose-Aussenwand versehen. Einzelne dieser Zellen verdicken nun ihre Aussenwand um das 4-, 6- und mehrfache der übrigen. Letztere theilen sich dann durch Längs- und Querwände, um die

Fig. 44. Ficus elastica, Blatt, senkrechter Durchschnitt. *e—e* jedesmal die Dicke der Epidermis. *A* (600) Oberseite, A_1 (390) Unterseite desselben sehr jungen Blattes; in A_1 eine schon fertige oberflächlich bleibende Spaltöffnung und ein (vergängliches) Haar; in *A* zwei Cystolithenzellen, an der verdickten Aussenwand kenntlich, Epidermiszellen noch ungetheilt. *B* (600) Ober-, B_1 (390) Unterseite eines etwas älteren Blattes. Epidermiszellen in Theilung. In *B* ist *x* ein jüngerer, x_1 ein älterer, schon den zapfenförmigen Wandvorsprung zeigender Zustand einer Cystolithenzelle. — *C* (390) älteres Blatt, Unterseite. Theilung der nunmehr dreischichtigen Epidermis vollendet, Spaltöffnung eingesenkt, definitive Grösse und Gestalt der Theile jedoch noch nicht erreicht. — *E* Oberseite eines erwachsenen Blattes, vierschichtige Epidermis, Cystolithenzelle (375).

4 schichtige Epidermis zu bilden. Die Zellen mit stark verdickter Aussenwand bleiben ungetheilt, ihre Aussenwand wächst in der Richtung der Blattfläche nur sehr wenig weiter, so dass sie bald nur einen etwas stärkeren Membranstreifen zwischen den sich verdickenden, seitlich angrenzenden Zellwänden darstellt. Der übrige Theil dieser Zellen dagegen dehnt sich aus zu einer grossen ovalen, tief in das subepidermale Parenchym sich eindrängenden Blase. Sobald diese Ausdehnung und in der Nachbarschaft die Theilung beginnt, wächst von der Mitte der verdickten Aussenwand senkrecht in den Innenraum hinein ein (aus Cellulose bestehender) zapfenförmiger Fortsatz, dessen stumpfes Ende kolbig schwillt (*B*). Bei fertiger Ausbildung (*E*) des Blattes hat die Anschwellung die Gestalt eines ei- oder fast kugelförmigen, die Zelle durchschnittlich zur Hälfte oder mehr ausfüllenden Körpers erreicht, des Cystolithen, welcher auf seiner Oberfläche dicht bedeckt ist mit spitzen und stumpfen, radial divergirenden conischen Warzen, und an einem unregelmässig cylindrischen Stiele, der sich in die ursprüngliche verdickte Aussenwand direct fortsetzt, in den Innenraum der blasigen Zelle hineinhängt. Der ganze Körper ist von kohlensaurem Kalk imprägnirt, der Stiel ausserdem kieselhaltig; er hat ein homogen-glasglänzendes Ansehen, in den spitzen Warzen oft deutliche Schichtung und Körnelung. Säuren lösen das Kalksalz unter lebhafter Kohlensäureentwicklung. Nach der Auflösung bleibt der gestielte Körper in seiner ursprünglichen Befestigung zurück, der Stiel wenig verändert, die Anschwellung als zartes Celluloseskelett, die Umrisse unregelmässiger geworden, im Innern reichliche Schichtung und zarte radiale Streifung, die Schichten von dem Stielende aus der Oberfläche nahezu concentrisch.

Die Epidermis der Blattunterseite von Ficus elastica hat ähnliche, jedoch kleinere und seltnere Cystolithen. Dieselben Bildungen sind bei allen anderen darauf untersuchten Ficus-Arten nachgewiesen worden, mit Form- und Grössenunterschieden, je nach den Species. Die Cystolithenzelle liegt bei anderen Arten mit viel breiterer Aussenwand als bei Ficus elastica in der Oberfläche der Epidermis (z. B. F. australis, salicifolia), oder ihre derbe Aussenwand ragt selbst als mehr oder minder lange Haarspitze über diese hervor (Ficus Carica, montana, ulmifolia).

Andere Urticaceen haben ähnliche Cystolithenzellen und Cystolithen in der Epidermis: Arten von Parietaria, Boehmeria, Forskåhlea tenacissima, Celtis, Morus, Broussonetia, Humulus, Cannabis, Conocephalus, Urtica (Payen). Eine von der runden oder ovalen verschiedene Form zeigen die in Rede stehenden Körper bei Pilea decora, densiflora? (Weddell), Urtica macrophylla (Fig. 45). Der Cystolith ist hier spindelförmig, gerade oder gekrümmt-zweischenkelig (Pilea densiflora?), er liegt in einer ihm ähnlich gestalteten Zelle, deren grösster Durchmesser der Epidermisfläche parallel steht, und ist an deren Aussenwand-Mitte befestigt durch ein Stielchen, welches von der Mitte seiner einen Seite entspringt. Die Structur der spindelförmigen Cystolithen ist dieselbe wie die der runden. Unter den Urticaceen fehlen die Cystolithen bei Ulmus und Dorstenia (Payen).

Die Cystolithen der Acanthaceen, welche Gottsche (bei Schacht l. c.) zuerst fand, sind denen der Urticaceen in der Structur gleich; ihre Gestalt selten rundlich (Justicia carnea, Schacht), meist spindelförmig oder von der Gestalt

einer querhalbirten Spindel. Ihre Befestigung mittelst eines Stielchens ist manchmal ebenfalls gleich der oben beschriebenen (Justicia carnea, Beloperone oblongata, Schacht l. c.); die halbspindelförmigen aber sitzen vermittelst eines sehr dünnen, kurzen Stielchens mit einem Punkte ihres abgestutzten Endes an einer Seitenwand der sie bergenden Zelle. Schacht gibt die Cystolithen an in

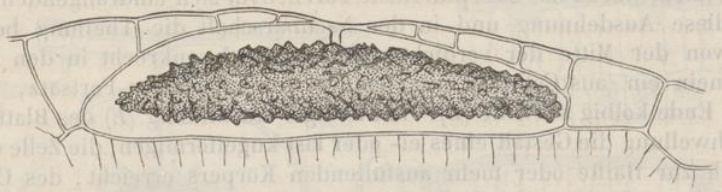


Fig. 45.

der Epidermis von genannten Acanthaceen, ferner von Barleria alba, Ruellia formosa, livida, Justicia paniculata, denen Eranthemum pulchellum, Goldfussia anisophylla und andere hinzuzufügen sind. Er vermisste sie dagegen bei Justicia purpurascens, Acanthus mollis.

Ueber das Vorkommen der Cystolithen in dem subepidermalen Gewebe bei Urticaceen und Acanthaceen siehe § 32.

»An die Cystolithen der nesselartigen Gewächse schliessen sich die Knötchen an, welche bei Borragineen und manchen Synanthereen die Basis der Haare umgeben.«[1] Die in die Epidermis eingesenkte Basis dieser Haare wird umgeben von einer, oder 2 concentrischen ringförmigen Reihen von Zellen, welche sich auszeichnen dadurch, dass ihre Wand an der ganzen dem Haare zugekehrten Fläche mit einer reich geschichteten, buckelförmig nach innen vorspringender Verdickung versehen sind, welche das Lumen der Zelle zur Hälfte, zwei Dritttheilen, manchmal fast vollständig ausfüllt. Diese Membranverdickung enthält (neben einer Siliciumverbindung) reichlich kohlensauren Kalk, theils als homogen infiltrirte Masse, theils in Form sehr kleiner Körnchen, oder manchmal rissig-krystallinischer Klumpen. Beispiele: Cerinthe aspera, major, minor, Onosma stellulatum, arenarium, Echium vulgare, fruticosum, Lithospermum officinale, Anchusa italica, Helianthus tuberosus, trachelifolius, macrophyllus W., Obeliscaria columnaris, Heliopsis laevis[2]. Bei den mehrzelligen Haaren von Helianthus finden sich öfters ebensolche Verdickungen in der untersten Zelle, seitlich und an der Unterfläche der oberen Wand. Ob die die Haare oder Haarrudimente umgebenden, den erwähnten ähnlichen, kieselhaltigen Zellrosetten, welche bei Ulmus, Dilleniaceen und Chrysobalaneen (v. Mohl l. c.) vorkommen, auch kohlensauren Kalk enthalten, ist nicht angegeben.

In den Haaren vieler Cruciferen — Alyssum, Cheiranthus Cheiri, Capsella u. a. m. — weisen Reagentien sehr reichlichen Gehalt an kohlensaurem Kalk nach. Derselbe ist in nicht einzeln unterscheidbaren Theilchen, vorwiegend (ob allein?) in den äusseren Schichten der Membran, zumal in den nach aussen vorspringenden warzenförmigen Verdickungen (vgl. Fig. 21, *D*, p. 63) enthalten. Diese sind an dem frisch in Wasser getauchten Haare stark lichtbrechend, bläulich glänzend, nach Lösung des Kalksalzes äusserst blass und durchsichtig.

Auch andere derbe Haare (Borragineen, Helianthus) scheinen in ihren Seitenwänden reichliche Mengen kohlensauren Kalkes zu enthalten.

Fig. 44. Urtica macrophylla. Epidermisstück mit Cystolithenzelle von der Blattoberseite; senkrechter Durchschnitt (225).

1) v. Mohl, Bot. Ztg. 1861, p. 229.
2) Vgl. v. Mohl, l. c. p. 227.

§ 23. Kalkauflagerungen. Aufgelagert auf die Aussenfläche der Cuticula, diese incrustirend, findet sich kohlensaurer Kalk in feinkörnigen Massen

1) auf der Epidermis über den Gefässbündelenden mancher Landpflanzen. An den bezeichneten Stellen liegt ein (weisses) körniges Kalkschüppchen. So bei vielen Farnblättern: Polypodium subauriculatum, meniscifolium, repens, aureum, sporadocarpum, areolatum, crassifolium, morbillosum u. a., Nephrolepis-Arten, Aspidium leucostictum, albopunctatum, pedatum, Lomaria attenuata[1]), und an den Blättern der weiss incrustirten Saxifraga-Arten[2]). Die genannten Farne zeigen an bestimmten Stellen der obern Blattfläche seichte, Lomaria attenuata ein tief flaschenförmiges Grübchen, in welchem mit der definitiven Ausbildung des Blattes das nach Wegnahme nicht erneute, weisse Kalkschüppchen auftritt. Auch bei den Saxifragen werden die Kalkschuppen in Grübchen ausgeschieden, welche auf der Oberseite des Blattes liegen; — bei den Arten von Euaizonia auf jedem der mit kurzen, stumpfen Härchen besetzten Kerbzähne; bei S. caesia zu 4—6 paarweise an beiden Rändern und ein unpaares am Ende des Mediannervs; bei S. retusa, oppositifolia 1—3—5 auf der Oberseite. Die Grübchen sind von der Kalkmasse ausgefüllt; ihre Epidermis ist von der der übrigen Blattfläche durch Kleinheit, Zartwandigkeit ihrer an körnigem Protoplasma reichen Zellen ausgezeichnet, welche bei Lomaria attenuata papillenartig vorgewölbt sind. Spaltöffnungen fehlen in den Grübchen bei den genannten Farnen (Mettenius), bei den Saxifragen sind stets die Seite 57 beschriebenen Wasserspalten vorhanden.

2) An den Blättern und krautigen Stengeln von Plumbagineen[3]) (Arten von Plumbago, Statice, Armeria) finden sich, ohne directe Beziehung zu Gefässbündelenden, zahlreiche über die Oberfläche zerstreute Kalkschüppchen. Jedes derselben tritt auf der Aussenfläche einer kleinen Zellgruppe von besonderem Bau auf und ganz ebensolche Zellgruppen kommen vor bei solchen Arten, denen die Kalkausscheidung fehlt, wie Armeria vulgaris, plantaginea, Statice scoparia, latifolia, purpurascens, alata (Mettenius). Sie bestehen aus 8 Zellen, welche hervorgehen aus einer in der Flächenansicht gerundet quadratischen Epidermiszelle. Diese wird durch zwei rechtwinklig gekreuzte, zur Oberfläche senkrechte Wände in 4 getheilt; jede der letztern abermals durch eine senkrechte Wand in 2: eine die innere Ecke bildende, sehr schmale und eine peripherische. Die Zellen dieser Gruppen sind zartwandig und führen dichtes feinkörniges Protoplasma. Ihre Aussenwände liegen bei manchen Arten in der Oberfläche, bei anderen, zumal derbhäutigen, bilden sie den Boden grubiger Einsenkungen, z. B. Statice alata, purpurea, monopetala.

3) Bei Wasserpflanzen, zumal untergetauchten, ist oft die ganze Epidermisfläche mit einem starken Ueberzug von kohlensaurem Kalk gleichförmig bedeckt. Reinsch[4]) fand die Kalkdecke an der Oberseite der Schwimmblätter

1) Treviranus, Verm. Schriften, IV, 66. Mettenius, Filices horti Lipsiensis, p. 8, 9.

2) Unger, Einfluss des Bodens etc. p. 178. — Ders. Beitr. z. Physiol. d. Pfl. VIII. Sitzungsber. d. Wiener Acad. Bd. 43, 519; Mettenius, l. c.

3) Braconnot, Ann. chim. et phys. LXIII, 375. Treviranus, Physiol. II, 101. Mettenius, l. c. p. 9.

4) Flora 1858, p. 723.

von Potamogeton natans während der kräftigen Vegetation des Blattes über jeder Spaltöffnung unterbrochen. Auch an manchen Kalkschüppchen bildenden Landpflanzen, Saxifragen, z. B. S. crustata, Statice spec. ist die ganze Epidermis mit einer dünnen Kalkkruste bedeckt.

Die Entstehung der Kalküberzüge ist noch zu untersuchen. Es liegt nahe, bei dem sub 3) genannten Fall an einen durch Kohlensäureentziehung aus dem kalkhaltigen Wasser entstandenen Niederschlag zu denken, die Kalkschüppchen über den Gefässbündelenden durch Eindunsten ausgepresster kalkhaltiger Wassertropfen zu erklären, zumal weil das Austreten solcher Tropfen bei den Farnen und Saxifragen am jungen Blatte wirklich stattfindet; und die neben den Schüppchen vorkommende Incrustation aus theilweiser Lösung der Schüppchen in kohlensäurehaltigem Wasser und nachheriger Wiedereindunstung. Das sind plausible Erklärungen, für welche aber die Nachweisung fehlt; für die Kalkausscheidung der Plumbagineen sind sie nicht zulässig.

Analysen der Kalküberzüge ergaben bei Potamogeton neben kohlensaurem Kalk Spuren von Kieselsäure und Eisenoxydul (Reinsch), bei Saxifraga crustata (Unger l. c.) auf 4,146 Theile kohlens. Kalk 0,817 kohlens. Magnesia.

Die Schüppchen der Farne, Saxifragen und Plumbagineen hinterlassen, wenn der Kalk durch Salzsäure gelöst ist, einen farblosen, gallertartigen Rückstand.

Incrustationen durch kohlensaure Alkalisalze werden angegeben für das Laub von Tamarixarten, Réaumuria, Strandpflanzen. Notizen darüber: de Candolle, Physiol. p. 237. Treviranus, Physiol. II, 101. Unger, Anat. u. Physiol. 369. Bestimmte Untersuchungen fehlen.

Abschnitt 2.

Kork.

§ 24. Kork[1] wird in erwachsenen Pflanzentheilen gebildet als ein die wesentlichen physicalischen Eigenschaften cuticularisirter Epidermis besitzendes und diese ersetzendes Gewebe, da wo die Epidermis im normalen Entwicklungsverlaufe abgestossen wird (vgl. Cap. XV) oder wo lebendes Parenchym durch Verwundung blosgelegt oder von ins Innere gedrungenen Zerstörungen abzugrenzen ist. Selten, nämlich bei manchen Knospendeckschuppen, tritt Kork gleichsam als Verstärkung bleibender Epidermis auf.

Der Korkbildung sind alle darauf untersuchten phanerogamen Landpflanzen fähig. Bei Kryptogamen ist sie nur in vereinzelten Fällen gefunden, nämlich an der Oberfläche des Rhizoms von Ophioglosseen[2].

Die Korkbildung nimmt immer ihren Ursprung in der Epidermis oder in lebenden Parenchymzellen und zwar in letzteren ohne Unterschied, welchem Gliede und welcher Region desselben sie angehören. Wundflächen jeder Art werden durch sie abgeschlossen, vernarbt; kranke, abgestorbene Theile von weiter lebenden abgegrenzt. Im normalen Entwicklungsverlaufe tritt sie (abgesehen von den hier in die Kategorie der Wundflächen zu stellenden Tren-

1) Sanio, in Pringsheim's Jahrb. II, p. 39. Weitere Literatur s. im Cap. XV.
2) Russow, Vergl. Unters p. 121. —

nungsflächen abgeworfener Glieder) vorzugsweise an der Oberfläche solcher Theile ein, welche wie die Stämme und Wurzeln der meisten Dicotyledonen, Gymnospermen und weniger Monocotyledonen ein lang andauerndes, ausgiebiges Dickenwachsthum besitzen, welchem die successiven peripherischen Gewebelagen nicht dauernd folgen (vgl. Cap. XV); weniger allgemein an der Oberfläche langlebiger, fester, aber nicht dauernd in die Dicke wachsender Monocotyledonen-Stengel und -Wurzeln. Die meisten dieser behalten ihre Epidermis, durch Kork wird dieselbe ersetzt im Stamm und den Wurzeln von Pandaneen, epiphyten Aroideen (Philodendron, Monstera, Anthurium, Tornelia[1]), Wurzeln und Rhizomen von Dracaenen, Strelitzia, Dioscorea, Zingiberaceen. Selten endlich findet sich Korkbildung normaler Weise an der Oberfläche von Blättern, nämlich an den Schuppen der Winterknospen mancher Dicotyledonen- und Nadelholzbäume, Aesculus Hippocastanum[2], Ulmus montana, Populus, Carpinus, Corylus, Abies excelsa.[3]

Die Korkbildung beginnt damit, dass in einer der abzuschliessenden Fläche parallelen, einfachen Zellschicht Theilungen eintreten durch dieser Fläche ebenfalls parallele Wände. Die bezeichnete, in Beziehung auf die Korkbildung die initiale zu nennende Zellschicht ist in bestimmten unten (Cap. XV.) näher zu besprechenden Fällen normaler Rindenentwicklung von Dicotyledonen die Epidermis, in allen übrigen eine zunächst unter dieser oder tiefer liegende Parenchymlage; bei Wundverschluss in der Regel diejenige Parenchymlage, welche zunächst innen von den durch die Verwundung verletzten liegt; doch kommen hiervon Ausnahmen vor, indem eine tiefer innen liegende Schicht zur Korkinitialen werden kann. Die Gestalt der initialen und der aus ihren Theilungen hervorgehenden Korkschicht richtet sich dem Gesagten zufolge nach der der abzuschliessenden Fläche. Sie kann bei Wunden alle möglichen Formen haben, bei der normalen Korkbildung ist sie der normalen Oberfläche des Gliedes ähnlich.

Durch die in Richtung der Fläche gehenden Theilungen wird die einfache Lage initialer Zellen in eine mehrschichtige Meristemzone verwandelt. Von den Schichten dieser Zone nehmen alsbald die äusseren, d. h. der normalen Oberfläche oder der Wundfläche zugekehrten die Eigenschaften von Korkzellen an, sie werden hiermit theilungsunfähig. Eine an die Korkzellen innen angrenzende einfache Zellenlage dagegen behält in der Regel die Eigenschaften von Meristem und hiermit die Fähigkeit, die Theilungen fortzusetzen, sie ist das korkerzeugende, phellogene Meristem oder die phellogene Schicht.

An Theilen, deren Umfang noch zunimmt, folgt die phellogene Schicht diesem Wachsthum und vermag durch senkrecht zur Oberfläche gerichtete Theilungen die Zahl ihrer Zellen und der aus ihnen hervorgehenden Korkschichten successive zu vermehren.

Aus dem Angegebenen folgt, dass die Zellen einer Korkmasse von Anfang an in zur Oberfläche senkrechte Reihen geordnet sind, deren jede einer Initial-

1) v. Tieghem, Str. d. Aroidées, l. c.

2) Hanstein, Bot. Ztg. 1868, p. 721.

3) Areschoug, Om den inre byggnaden i de trädartade växternes Knoppfjäll. Lunds Univ. Arsskrift T. VII, (1870).

zelle entspricht; wächst die von Kork bedeckte Fläche an Umfang, so kann sich jede Reihe successive verdoppeln. Die zur Oberfläche senkrechte Reihung wird von den Korkelementen stets sehr regelmässig beibehalten. Die der Oberfläche parallelen Wände in benachbarten Reihen ferner passen meist ziemlich genau auf einander, so dass zu der senkrechten Reihung meist eine kaum minder regelmässige Anordnung in der Fläche paralleler Schichten hinzukommt.

Die Succession der zur Fläche parallelen Theilungen ist von Sanio bei der normalen Korkbildung in der Rinde von Holzgewächsen, zumal Dicotyledonen, genau studirt worden und wird für diese Fälle im XV. Cap. ausführlicher darzustellen sein.[1]) Für andere Fälle liegen keine eingehenderen Untersuchungen über die Theilungsfolge vor. Man wird aber kaum fehlgehen, wenn man für die überwiegende Mehrzahl der letzteren die einfachste der von Sanio unterschiedenen Theilungsfolgen, die von ihm centripetale genannte, als Regel annimmt. Bei dieser theilt sich die Initiale in Richtung der Oberfläche in zwei annähernd gleiche Tochterzellen, von welchen die äussere direct Korkzelle wird, die innere Meristemzelle. Bei allen von dieser ausgehenden successiven Zweitheilungen wiederholt sich der gleiche Vorgang, die äussere Zelle wird jedesmal sofort Korkzelle, die innere bleibt meristematisch. Auch für die anderen, im Cap. XV zu beschreibenden Theilungsfolgen gilt das allgemeine Resultat, dass wenigstens jeder in ausgiebigerem Maasse wachsenden Korkmasse neue Korkzellen von dem an ihrer Innenfläche befindlichen Meristem aus hinzugefügt werden.

Die durchschnittliche Zahl der in einer Korkschicht producirten Zellenlagen ist in der Mehrzahl der Fälle eine geringe, die Schicht stellt eine dünne, je nach dem Einzelfalle etwa 2—20 Zellen starke Haut dar, welche bei dauerndem Bestehen annähernd gleiche Stärke dadurch behält, dass die äusseren Lagen absterben und abgeschülfert werden und in dem Maasse, als dies geschieht, ein Nachschub von der Meristemzone aus stattfindet. Mächtigere, bis viele Centimeter dicke Korkmassen werden auf der Rinde der Testudinaria elephantipes und besonders der danach genannten Korkbäume gebildet und bei diesen (Cap. XV) zu besprechen sein.

Die Korkzellen bleiben in lückenlosem Verbande mit einander. Nur bei den an der Bastgrenze die erste Korkschicht bildenden Melastomeen (Cap. XV) sind enge Intercellularräume zwischen den senkrechten Kanten der Korkzellen beobachtet. Die Gestalt der einzelnen Zelle ist etwa die eines Parallelepipedon mit meist 5—6seitigen, in der Richtung der von ihnen bedeckten Oberfläche stehenden Grundflächen. Meistens ist die Höhe des Parallelepipeds kleiner als die Durchmesser der Grundflächen, die Zellen mehr oder minder abgeplattet, in extremen Fällen, wie am Stamme von Fagus, Betula, Tilia, Prunus-Arten, Boswellia papyrifera etc., zu ganz flachen Lamellen. In anderen Fällen sind radiale und Flächendurchmesser ohngefähr gleich oder erstere selbst grösser als letztere, wie besonders in dem weichen Kork von Quercus Suber, Acer campestre, Ulmus, Aristolochia etc.; auch in dünnen Korkschichten, z. B. Philadelphus.

Die Flächendurchmesser sind unter einander wohl in den meisten Fällen

1) Vgl. auch dort die auf Korkbildung bezüglichen Abbildungen.

ohngefähr gleich; bei manchen Formen, z. B. älteren Stämmen von Betula, Prunus Cerasus sind dagegen die Zellen beträchtlich quer gestreckt.

Eine Ausnahme von diesen Regeln bilden die Korkzellen der genannten Melastomeen, in sofern sie die Gestalt langgestreckter 4seitiger Prismen haben, deren Seiten der Längsachse des Stengels parallel stehen.

Die einzelnen Wandflächen bleiben flach und gerade oder zeigen Wölbungen und Undulation. Letzteres gilt besonders für die seitlichen oder Radialflächen der meisten weniger platten Korkzellen; und zwar sind dieselben meistens in der Radialebene undulirt; selten (Pinus silvestris, Larix[1]) in der Tangentialebene, so dass die Zelle in der Flächenansicht sternförmig ausgebuchtet erscheint.

Bau und Wachsthumsgeschichte der Korkzellen sind noch mangelhaft bekannt. Vornehmlich auf Grund von Sanio's Untersuchungen ist zur Zeit Folgendes darüber auszusagen.

Bezüglich der Wandstructur kann man zunächst dünnwandige, mit anscheinend fast homogener zarter Wand und andere mit verdickten Wänden unterscheiden. Für erstere liefern besonders die isodiametrischen oder radial gestreckten Zellen der weichen Korkmassen der Stammoberflächen von Quercus Suber, Acer campestre, Aristolochia, die weitzelligen Schichten der Birkenrinde etc. Beispiele. Verdickte Wände haben vorwiegend, doch nicht ausschliesslich (Nerium) die platten Formen; und zwar ist die Wanddicke alsdann ringsum annähernd gleichmässig (z. B. Fagus, Boswellia papyrifera) oder es ist vorwiegend die äussere Wand (z. B. Salix, Zanthoxylon fraxineum) oder die innere Wand (z. B. Mespilus germanica, Viburnum Opulus) verdickt, die Verdickungsmasse ununterbrochen oder getüpfelt. Faserförmige Verdickungen sind in den (mit stark verdickten, mehrschichtigen Lagen abwechselnden) einschichtigen Lagen zartwandiger Zellen der zähen Korkhäute von Boswellia papyrifera bekannt.[2]) Die zarte Membran zeigt hier schmale, hie und da spitzwinklig verzweigte nach innen vorspringende Verdickungsstreifen. Ferner fand Sanio in den Korkzellen der Zweige von Melaleuca styphelioides eine tangential gestellte, über die Mitte der Wand laufende, wellig unebene, ringförmige Verdickung.

Entsprechend den gewöhnlichen Verhältnissen der Membranstructur ist in den Fällen stärkerer Verdickung die Verdickungsmasse einer zarten, homogenen Grenzschicht (»primären Membran«) innen angelagert.

Die Membranen, welche im jugendlichen, meristematischen Stadium Cellulosehäute sind, erscheinen an der ausgebildeten Korkzelle immer in verschiedenem Grade verkorkt, d. h. aus Korksubstanz gebildet. Von den Eigenschaften dieses Körpers weiss man, dass die verkorkte Membran in ihrem Verhalten gegen Reagentien und ihren gröberen physikalischen Eigenschaften, speciell der geringen Durchlässigkeit für Wasser durchaus ähnliche Erscheinungen zeigt wie die Cuticula und die cuticularisirten Membranen. Ihre chemische Zusammensetzung, ihr angeblicher, bei der Analyse grösserer Korkmassen

---

1) Schacht, Lehrbuch, II, 372.
2) Mohl, Bot. Ztg. 1861, 229.

gefundener Stickstoffgehalt u. s. w. sind zweifelhaft.[1]) Bei der mikroskopischen Untersuchung fällt das starke Lichtbrechungsvermögen der verkorkten Membran auf; ihre Umrisse erscheinen im hellen Gesichtsfeld vom Beginn der Verkorkung an dunkel und scharf gezeichnet, dickere Membranen (z. B. vom Stamme der Birke oder Buche) lebhaft glänzend; an dünneren beobachtet man öfters mit der Einstellung des Mikroskops wechselnde Farbenerscheinungen.[2])

Dem Grade der Verkorkung nach sind total und partiell verkorkte Membranen resp. deren Schichten zu unterscheiden. Erstere verhalten sich gegen Reagentien gleich der Cuticula (p. 78), Cellulose ist in ihnen nicht nachweisbar; letztere sind auch im Alter noch cellulosehaltig.

Manchmal ist die Wand ringsum und ihrer ganzen Dicke nach total verkorkt: Periderm von Fagus, Salix und wohl viele dünnwandige Korkzellen auf der Oberfläche von Wurzeln und Knollen. Andrerseits bildet die total verkorkte Masse vielfach eine äussere ringsum gehende Lamelle der Wand und wird innen ausgekleidet von einer stofflich verschiedenen — partiell oder oft vielleicht gar nicht verkorkten — Schicht, welche nach Einwirkung von Kalilösung in Jod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod lebhafte Cellulosefärbung zeigt. Sehr schwach, nur als höchst zartes Häutchen entwickelt ist diese Auskleidung bei den dünnwandigen Korkzellen von Quercus Suber und Betula. Sie ist hier nur sichtbar nach nicht zu starker Erwärmung mit Kali; anhaltendes Kochen mit diesem Reagens zerstört oder verändert sie wieder, bei Q. Suber unter eigenthümlichen, noch näher zu untersuchenden Zersetzungserscheinungen. In vielen anderen Korkzellen ist die cellulosehaltige Lage ohne Weiteres innerhalb der total verkorkten sichtbar als eine schwächer lichtbrechende, dieser innen angelagerte Masse; theils eine dünne, ringsum ziemlich gleichstarke Schicht, z. B. Zweige von Nerium, Wurzel von Rheum Rhaponticum; theils eine mächtige Verdickungsmasse bildend, welche ringsum gleichdick (platte Korkzellen von Boswellia papyrifera) oder einseitig stärker ist (Zanthoxylon fraxineum, Populus fastigiata, Platanus occidentalis). Ohne Einwirkung von Kali wird sie nicht blau; bei Platanus tritt Bläuung ein nach kurzer Erwärmung mit diesem Reagens; in den übrigen genannten Fällen schon nachdem dasselbe ohne Temperaturerhöhung einige Minuten lang eingewirkt hat. Die meisten der von Sanio beschriebenen Korkzellen mit schwach lichtbrechender innerer Lage der verdickten Wand dürften hierher gehören.

Das Vorhandensein der nach Kaliwirkung Cellulosebläuung zeigenden Lage innerhalb der total verkorkten, welche keine Cellulosereaction zeigt, dürfte Mohl's Angabe[3]) erklären, wonach die Korkzellen aus Korksubstanz und Cellulose bestehen und letztere nach Einwirkung von Kali durch Reagentien nachweisbar ist. Die Angabe ist für die soeben genannten Fälle richtig (alle von Mohl aufgezählten habe ich nicht untersucht), die Bläuung nach Kalieinwirkung betrifft aber nicht die ganze verkorkte Membran, wie Mohl annimmt, sondern nur die erwähnte Lage innerhalb der total verkorkten. Auch nach Behandlung mit Schulze's Mischung tritt in letzterer keine Cellulosereaction auf. Mässige Einwirkung der

1) Ueber die chemischen Verhältnisse des Korkes, seine Zersetzungsproducte u. s. w., vgl. die Zusammenstellungen u. Literaturangaben bei Hofmeister, Bd. I dieses Handb. 252. Wiesner, Rohstoffe p. 479. Gmelin-Kraut, Handb. d. Chemie, VII, 1, p. 593. Husemann, Pflanzenstoffe, p. 1016.

2) Vgl. Sanio, l. c. p. 57.

3) Bot. Ztg. 1847, 503.

Mischung bewirkt Entfärbung und Trennung der total verkorkten Membranen von einander. Stärkeres Erwärmen mit derselben verwandelt letztere successive in eine schmierige desorganisirte Masse[1]; noch stärkere Einwirkung löst sie vollständig auf.

Zwischen den total verkorkten äussern Wandschichten an einander grenzender Korkzellen liegt wohl immer eine sehr dünne, stofflich von ihnen irgendwie verschiedene Grenzlamelle. Sanio gibt dies für Ulmus effusa, Sorbus aucuparia bestimmt an und bildet die Grenzlamelle, von welcher hier die total verkorkten beim Schneiden oft losreissen, ab; sie unterscheidet sich von letzteren durch schwächere Lichtbrechung, zeigt jedoch im übrigen die gleichen Reactionen. Für das Vorhandensein einer solchen sehr zarten differenten Grenzlamelle spricht weiter die Thatsache, dass die Korkmembranen durch Erwärmen mit Schulze'scher Mischung (Quercus Suber), oder schon mit Kalilösung (Boswellia papyrifera) unversehrt bleibend von einander getrennt werden. Für die von Sanio aufgeworfene Frage nach dem eventuellen Wachsthum der Membran durch Apposition sind diese Thatsachen derzeit ohne entscheidende Bedeutung.

Mit dem vorstehend Angegebenen stimmen die neuerdings von Haberlandt[2] gefundenen Thatsachen bis auf einige Differenzpunkte überein. Haberlandt fand beim Kork der Korkeiche, der Kartoffel, des Hollunders und Feldahorns Trennung der Zellen von einander nach Einwirkung von Schulze'scher Mischung oder Chromsäure, Eintreten der Cellulosereaction nach Einwirkung von Kalilösung; letztere löst daher nach ihm die mit der Cellulose vereinigte Korksubstanz, die ersteren Reagentien die »Intercellularsubstanz« oder Grenzlamelle, welche er mit »Holzsubstanz« identificirt. Ob die Verhältnisse so einfach sind, ist nach dem oben Angegebenen um so mehr erneuter Untersuchung bedürftig, als Haberlandt die an der noch im Gewebezusammenhang befindlichen Zelle vorhandene distincte, cellulosehaltige Schicht nicht scharf unterscheidet.

Wie Mohl gezeigt hat, sind die faserig verdickten Zellen bei Boswellia papyrifera der einzige derzeit bekannte Fall kieselhaltiger Korkmembranen.

Unabhängig von dem Grade und der Ausdehnung der Verkorkung ist die Farbe der Korkmembranen. Die total verkorkten der älteren Birkenrinde von Salix viminalis, aurita, caprea z. B. sind farblos, die von Q. Suber u. a. hell braungelb, die innenseitig verdickten von Platanus grünlich gelb; die von Salix alba, purpurea, fragilis gelb; im allgemeinen ist die Farbe der Membranen selbst immer sehr wenig intensiv und die lebhaft braune Farbe sehr vieler Korkmassen zumeist auf Rechnung des Zellinhalts zu setzen. Die verkieselten Wände der Boswellia sind, soweit dies zu entscheiden möglich ist, völlig farblos.

Die Verkorkung der Wände beginnt in den untersuchten Fällen unmittelbar nach Abscheidung der Korkzellen durch die Theilungen der Meristemschicht, und bevor die Korkzelle ihre definitive Grösse und Wanddicke erreicht hat. Bei den oben genannten Melastomaceen ist, nach Vöchting, sogar die Wand der noch theilungsfähigen Meristemzellen selbst verkorkt, wenn einmal die ersten Theilungen stattgefunden haben. Wo schwach oder nicht verkorkte Verdickungsmassen innerhalb einer total verkorkenden Aussenlamelle entstehen, treten jene nach Sanio später auf als die Verkorkung in letzterer.

Entsprechend ihrem noch stattfindenden activen Wachsthum ist die junge Korkzelle auch nach ihrer Differenzirung durch die Verkorkung von Protoplasma

1) Vgl. Schacht, Lehrb. I, 14.
2) Ueber Nachweisung v. Cellulose im Korkgewebe. Oesterr. bot. Zeitschr. 1874, Nr. 8.

(Zellkern) und Zellsaft erfüllt. Eine junge, schon sehr ausgebildete Korkschicht kann daher durchscheinend, ein mit solcher bedeckter Zweig (z. B. Tilia) noch lange für das blosse Auge grün bleiben in Folge des Durchscheinens des Chlorophylls im Rindenparenchym. In diesem selbständig lebenden Zustande können manche Korkzellen lange verharren, die von Sambucus nigra z. B. selbst unter Auftreten von Chlorophyll überwintern. Schliesslich und wohl allerlängstens nach Jahresfrist treten im Innern wesentliche Veränderungen auf. In dem einen Falle — vorwiegend bei den dünnwandigen und weitlichtigen Formen — Eintrocknen des Inhalts bis auf unscheinbare Reste, welche manchmal (Betula) als Körnchen der Wand anhaften; der Innenraum der Membranen wird von Luft erfüllt. In dem anderen Falle wird der Innenraum eingenommen von einer dichten, fast homogenen, mehr oder minder intensiv braun gefärbten Masse; ob diese den Raum völlig ausfüllt, wie Sanio angibt, oder neben Luftblasen, lasse ich dahingestellt. Dies der gewöhnliche Fall bei flachen, plattenförmigen Korkzellen, wie denen der Rinde von Fagus, Castanea, Tilia, Pirus etc.

Mit dem Auftreten der Luft ist das Absterben der Zelle eingetreten. Die lufterfüllten dünnwandigen Zellen und Korkmassen sind anderer, als rein passiver Veränderungen unfähig, der allmählichen Zerstörung verfallen, z. B. Quercus Suber, Ulmus, Betula etc. Auch für die mit brauner Inhaltsmasse erfüllten platten Zellen ist es wahrscheinlich, dass diese Masse abgestorbener Protoplasmakörper und Inhalt und dass durch ihr Auftreten der Tod der Zelle bezeichnet ist. Unzweifelhaft ist jedenfalls, dass bei den in die Dicke wachsenden Stämmen, Wurzeln etc. die in Rede stehenden Korkzellen zuletzt zerrissen werden und verwittern. Auf der anderen Seite sieht man aber diese platten Korkzellen, z. B. an den dafür genannten Bäumen, geraume Zeit hindurch in Richtung der Peripherie an Grösse zunehmen, allerdings auch mit Abnahme der radialen Durchmesser, aber ohne erhebliche Veränderung des Baues, speciell der Wanddicke. Erst später tritt Zerstörung und mit dieser das Schwinden der braunen Inhaltsmasse ein. Hiernach kann die Frage gestellt und weiterer Untersuchung empfohlen werden, ob die Grössenzunahme der betreffenden Zellen in einer rein passiven Dehnung ihren Grund hat oder mit einem wirklichen Wachsthum, einer Massenvermehrung wenigstens der Wände verbunden ist.

In den grössern Korkmassen mancher Pflanzen nehmen einzelne, den Korkzellen genetisch gleichwerthige Zellen die Eigenschaften kurzer Sklerenchymelemente an (vgl. § 29), in allen wesentlichen Punkten den sogenannten Steinzellen gleich. Beispiele hierfür liefert zumal die Korkeiche, wo solche Elemente einzeln an allen möglichen Orten, vorzugsweise aber in der Nähe der Lenticellen (Cap. XV) vorkommen und von schlechteren Korksorten den Technikern unliebsam bekannt sind. Gewaltige unregelmässig concentrische, mit mehrfachen Lagen dünnwandiger abwechselnde Zonen solcher steinharter und braunhäutiger Elemente zeichnen die Korkmassen älterer Knollenstöcke von Tamus elephantipes aus. [1])

Wie schon in Vorstehendem mehrfach angedeutet wurde, sind die succes-

1) Vgl. Mohl, Verm. Schr. 190. Bei den untersuchten alten Exemplaren sind die harten Schichten beträchtlich stärker als nach Mohl's Angaben bei jüngeren.

siven Schichten einer Korkmasse entweder durchweg aus annähernd gleichen Zellen gebildet oder es wechseln concentrische Zonen ungleicher Beschaffenheit mit einander ab.

In dem ersteren Falle befinden sich die meisten in der Regel aus mehr oder weniger abgeplatteten Zellen bestehenden Korklagen, welche als dünne Häute Wundflächen, Wurzeln, Rhizome, Baumrinde bedecken. Der zweite Fall betrifft theils ebensolche dünne Lagen, z. B. an den Zweigen von Philadelphus, wo immer eine Schicht stark radial gestreckter Zellen mit 1—2 Schichten platter abwechselt, anderntheils besonders stärkere Korkmassen, wie die von Tamus elephantipes und den Stämmen dicotyler Holzgewächse. Die mächtigen Korklappen der Rinde von Boswellia papyrifera bestehen, wie angeführt, aus mehrschichtigen Lagen platter Zellen, welche mit einschichtigen dünnwandiger, zart faserig verdickter und verkieselter abwechseln. Eine ähnliche Abwechselung je mehrschichtiger Lagen platter, stärker verdickter Zellen und weiter dünnwandiger findet sich in dem weissen Korküberzug jüngerer Birkenstämme, den Korkmassen auf den Stämmen von Quercus Suber, Acer campestre, Liquidambar etc. Nach Hartig[1]) und Sanio[2]) entspricht bei der Birke jede engzellige Lage, ähnlich resp. umgekehrt wie im Holzkörper (vgl. Cap. XV), der Innengrenze eines jährlichen Zuwachses.[3]) Auch bei Quercus Suber[4]) ist die Zahl der concentrischen Zonen übereinstimmend mit der angegebenen Zahl der Jahre, durch welche die Korkproduction an dem Baume gedauert hatte. Ob solche Beziehungen zwischen Schichtung und Jahresproduction allgemeiner verbreitet sind, ist noch zu untersuchen.

Es ist einleuchtend, dass die Festigkeit, Zähigkeit einer Korkschicht, auch wenn man die physikalischen Eigenschaften der Korksubstanz überall gleich annimmt, nach der Form und Wandverdickung der Zellen verschieden sein muss. Thatsächlich findet man die plattzelligen, dickwandigeren Lagen fest und zäh, der Ausdehnung der umschlossenen Theile sowohl wie den von aussen einwirkenden Zerstörungsursachen energisch widerstehend, die weitzelligen dickwandigen weich, durch die Ausdehnung der umschlossenen Theile leichter gesprengt, leichter von aussen her zerstörbar. Wechselnd weit- und plattzellige Massen, wie besonders die der Birken, der Boswellia papyrifera blättern im Alter durch Zerreissung der zarten weitzelligen Lagen auseinander.

Nach Mohl's Vorgang[5]) wird gewöhnlich die weitzellige weichere Form als Kork im engern Sinne von den zähen häutigen, Periderma genannten Korkmassen unterschieden. Da diese Unterscheidung nirgends streng durchführbar ist, soll sie hier ganz aufgegeben, mit dem Namen Kork (Suber) die beschriebene Gewebeart bezeichnet werden, mit dem Namen Periderma aber die im Cap. XV näher zu betrachtenden gesammten phellogenen Rindenproductionen, von welchen der Kork ein Theil ist.

Abschnitt 3.

Parenchym.

§ 25. Parenchym soll hier das gesammte innere, d. h. innerhalb der Epidermis oder Korkschicht befindliche Zellengewebe heissen. Es ist begriff-

1) Forstl. Culturpfl. p. 306. 2) l. c. p. 83.
3) v. Merklin, Mél. biolog. de l' Acad. S. Pétersbg., bestreitet Hartig's Angaben.
4) C. de Candolle, in Mémoires de la Soc. de Physique de Genève, XVI, 1 (1861).
5) Verm. Schr. p. 212.

lich nicht, thatsächlich allerdings der Hauptmasse nach mit Sachs' Grundgewebe (p. 7) identisch.

Schon oben, S. 7, wurde hervorgehoben, dass für die hier getroffene Abgrenzung und Eintheilung die Zellenqualität der Gewebelemente, im Gegensatz zu solchen, welche dieselbe verloren haben, massgebend ist. Es wurde auch schon aufmerksam gemacht auf die Schwierigkeiten, welche eine überall gleichmässige Unterscheidung findet theils in der Unvollständigkeit der dermaligen Kenntnisse, theils in dem unzweifelhaften Vorkommen wirklicher Intermediärformen zwischen Zellen- und manchem ungleichnamigen Gewebe, zumal Sklerenchym. Diese Schwierigkeiten traten im 1. und 2. Abschnitt wenig hervor. Hier, bei den inneren Geweben sind sie zahlreich und ist von vornherein wiederholt darauf hinzuweisen, dass mit den zu treffenden Unterscheidungen bestimmte Haupttypen bezeichnet werden sollen, welche überall wiederkehren, aber nirgends ganz scharf von einander gesondert sind. Bezüglich der Unterscheidung der Zellen von ungleichnamigen, aus der Metamorphose von Zellen hervorgehenden Gewebeelementen sei hier nochmals daran erinnert, dass erstere vor letzteren ausgezeichnet sind durch den bleibenden Protoplasmakörper, in welchem (immer?) auch der Zellkern bleibt oder zeitweise auftritt. Mit diesen anatomisch direct nachweisbaren Theilen verbleibt den Zellen die Fähigkeit des activen Wachsthums und der Theilung; sie kommt allerdings oft genug nicht zur Aeusserung, ist aber, bei den Processen secundären Zuwachses (vgl. Cap. XV) und besonders bei den durch Verwundung angeregten Erscheinungen der Korkbildung (§ 24), so allgemein zu beobachten, dass sie als sehr brauchbares Merkmal dienen kann. Das chlorophyllführende Parenchym eines Laubblattes z. B. zeigt nach völliger Entfaltung dieses normaler Weise keine Theilungen mehr; die kleinste Verwundung ruft solche sofort hervor. Bei sehr dickwandigen, sklerotischen Zellen ist die directe anatomische Nachweisung von Protoplasma und Zellkern schwierig und thatsächlich vielfach nicht vorhanden, ebenso wenig die der Theilungsfähigkeit. Dafür liegt eine andere zu beachtende Erscheinung vor, nämlich das periodische Auftreten und Verschwinden von Stärkekörnern in vielen Elementen, welche ihrer Wandbeschaffenheit nach zweifelhaft sein können. Sieht man ab von den Siebröhren (Cap. V) und gewissen Milchröhren (Cap. VI), bei welchen jedenfalls eigenartige, hier nicht zu erörternde Verhältnisse obwalten, so ist die Stärkebildung in allen sicher bekannten Fällen unmittelbar an einen activen Protoplasmakörper gebunden. In zweifelhaften Fällen ist dieselbe daher als ein Merkmal zu betrachten, welches das Vorhandensein eines solchen anzeigt, so lange nicht nachgewiesen ist, dass sie auch in protoplasmafreien, von Zellmembranen umschlossenen Räumen stattfinden kann. Reichlicher Stärkegehalt, und zumal periodischer Wechsel desselben wird daher zur Zeit als Kriterium der Zellqualität betrachtet werden müssen. Im XIV. Capitel wird hierauf nochmals zurückzukommen sein.

Von dem Bau der Parenchymzellen ist hier im Allgemeinen nichts hervorzuheben, was nicht in der als bekannt vorausgesetzten Lehre vom Bau der erwachsenen Pflanzenzelle enthalten wäre.

Ihre Gestalt ist, wie schon im § 1 angegeben wurde, äusserst mannichfaltig und als Hauptgestalten sind auch hier die isodiametrischen, kurzen Formen und die langgestreckten — Faserzellen, Faserparenchym (»Prosen-

chym«) — aus einander zu halten. Die weitere Unterscheidung von Gestaltungsformen, in welcher eine Zeit lang viel geleistet wurde[1]), hat heutzutage kaum noch historisches Interesse. Bestimmte Gestalten, welche für bestimmte Einzelfälle characteristisch sind, haben bei diesen Erwähnung zu finden.

Der specielleren Structur nach kann man, wie für das Zellengewebe überhaupt, nach der relativen Entwicklung der Membran einerseits und der Protoplasma- und Inhaltsmasse andrerseits — aber auch nur für extreme Fälle — unterscheiden zwischen dünnwandigem und dickwandigem Parenchym. Bei der Unterscheidung von Unterarten kommt zu den massgebenden speciellen Structurverhältnissen noch die Art der Verbindung der Zellen unter einander in Betracht.

Dünnwandige Parenchymzellen sind in den meisten Pflanzentheilen die Organe der Assimilationsprocesse und die Aufspeicherungsorte ihrer nächsten Producte, sie sind daher, neben der relativ dünnen Membran gewöhnlich ausgezeichnet durch den Gehalt an assimilirendem Chlorophyll und dem verbreitetsten directen Assimilationsproduct, Amylum. Nach dem Vorherrschen des einen oder des anderen dieser Theile kann man kurz von Chlorophyllparenchym, Amylumparenchym, in manchen anderen Fällen von fettführendem u. s. f. reden. Die chlorophyllführenden und reservestoffaufspeichernden Theile der Pflanze, also vor allem Laub, Stammrinde, Rhizome, sind die Orte des massenhaftesten Vorkommens dieser Zellen.

Im Gegensatz zu den durch die genannten geformten Theile des Protoplasmas und Inhalts ausgezeichneten finden sich andere dünnwandige Parenchymzellen, in welchen, innerhalb eines meist sehr zarten und schwach entwickelten Protoplasmasackes, alle festen und geformten Bestandtheile bis zu völligem Fehlen zurücktreten gegen wässerigen oder dünnen Schleim enthaltenden, fast die ganze Zelle erfüllenden Zellsaft. Man kann sie hiernach Saftparenchym nennen. Solches ist verbreitet, und neuerdings von Pfitzer[2]) als »Wassergewebe« ausführlich beschrieben worden in vielen dicken langlebigen Laubblättern, in welchen es unter der Epidermis gelegene (hypoderme), diese gleichsam verstärkende Schichten bildet, wie bei Pleurothallideen, Bromeliaceen, Ilex, Nerium u. a., oder als Mittelschicht des Blattes auftritt und von Chlorophyllparenchym umgeben ist, wie bei vielen succulenten Pflanzen, z. B. Aloë-, Mesembryanthemum-Arten, in den lederartigen Blättern von Callistemon-, Hakea-Arten u. s. w., worüber im IX. Capitel ausführlicher zu reden sein wird. Es tritt besonders massenhaft auf in chlorophyllfreien, Inulin oder Zucker reichlich enthaltenden Theilen, wie Knollen und Wurzeln von Compositen, Campanulaceen, Beta u. a. m. Die Zellen, von welchen hier die Rede ist, sind durch ihren fast völlig wasserhellen, flüssigen, theils wässerigen theils (Aloë-Arten) schleimigen Inhalt ausgezeichnet, dessen chemische Bestandtheile erst für einzelne Fälle, wie für die genannten Compositen und Beta, näher bekannt sind, daher für eine durchgreifende Unterscheidung zur Zeit nicht benutzt werden können.

---

1) Hayne, in Flora, 1827, II, 601. Meyen, Phytotomie, p. 63. C. Morren, Bull. Acad. Bruxelles, Tom. V, No. 3. Vgl. Mohl, Veget. Zelle, p. 15.

2) Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 16.

Die Gestalten dünnwandiger Parenchymzellen sind wohl der Hauptmasse nach annähernd isodiametrische; doch kommen vielfach auch gestreckt-prismatische, spindelförmige und dergleichen vor, wofür z. B. bei den Gefässbündeln Beispiele zu beschreiben sein werden und wohin auch jene in vielen Blättern zur Oberfläche senkrecht gestellten Chlorophyllzellen gehören, welche das im IX. Capitel zu besprechende »Palisadenparenchym« bilden.

Innerhalb der isodiametrischen Formen kommt jene grösste Mannichfaltigkeit der Gestalten vor, auf welche oben hingewiesen wurde. Dieselben sind nur in bestimmten Einzelfällen, z. B. bei hypodermem Saftparenchym, derart dass alle Zellen von ebenen Flächen und scharfen Kanten begrenzt werden und daher unter einander in lückenlosem Verbande stehen. Der Regel nach sind die Parenchymzellen mit mehr oder minder abgerundeter, oder ungleich ausgebuchteter Oberfläche versehen, oder die Ausbuchtungen selbst in längere Arme ausgezogen, sie stehen alsdann nur mit bestimmten, je nach der Specialform verschieden grossen Stücken ihrer Oberfläche in gegenseitiger Verbindung, dazwischen Intercellularräume frei lassend. Parenchymmassen, in welchen letztere (alsdann meist von Luft erfüllt) hochgradig entwickelt sind, werden als lacunöses oder, nach der Vergleichung mit einem Badeschwamm, Schwammparenchym unterschieden. Vgl. Cap. VII und IX.

Die Wände der hierher gehörenden Zellen sind in der Regel Cellulosemembranen mit gewöhnlicher einfacher Tüpfelung. Letztere findet sich wiederum der allgemeinen Regel entsprechend meist nur auf den mit anderen Zellen in Berührung stehenden Flächenstücken; wo daher die Zellen bei starker partieller Abrundung nur mit eng begrenzten Stücken ihrer Oberfläche, oder wo sie nur mit den Enden von Aussackungen aneinderstossen, liegen die Tüpfel an diesen Orten und nicht auf den übrigen Wandabschnitten. Dasselbe kann auch bezüglich der Berührungsflächen mit ungleichnamigen Gewebeelementen eintreten. An den mit gleichnamigen, durch die Enden schmaler Aussackungen zusammenstossenden z. B. liegt oft nur ein kleiner Tüpfel in jeder Aussackung; grössere circumscripte Berührungsflächen erscheinen als getüpfelte Felder auf der im übrigen glatten Wand (Fig. 46). Diese seit lange bekannte[1]), zumal in rundzelligem Chlorophyllparenchym succulenter Pflanzen häufige Erscheinung hat mit der der Siebplatten an den Siebröhren (Cap. V) Aehnlichkeit, ist aber mit Unrecht dieser nahe gestellt worden[2]), denn die characteristische Structur der Siebplatten fehlt den Paren-

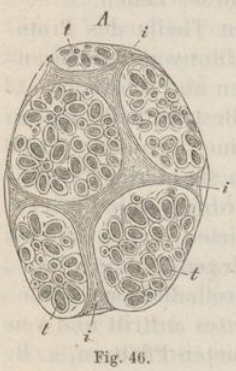


Fig. 46.

Fig. 46. Eine durch Maceration isolirte Parenchymzelle des Cotyledons von Phaseolus multiflorus; *ii* die Stellen der Haut, wo dieselbe an Intercellularräume angrenzt, *tt* die getüpfelten, an Nachbarzellen grenzenden Flächenstücke; die dünnsten Stellen der Tüpfel sind dunkel schraffirt (550). — Aus Sachs, Lehrb.

1) S. z. B. Schleiden, Grundz. 3. Aufl. I, p. 245.

2) Areschoug, Bot. Ztg. 1870, p. 305, u. Acta Univ. Lund. Tom. IV. — Borčzow, in Pringsh. Jahrb. T. VII.

chymzellen, wenn die getüpfelten Felder auch im Blattparenchym von Cycadeen, speciell Encephalartos, durch Braunfärbung in Chlorzinkjod und intensive Röthung in Anilinlösung von der übrigen Wand ausgezeichnet sind.[1]

Faserige partielle Wandverdickungen sind hie und da, z. B. in Form von Netz- und Spiralfasern in dem wasserführenden hypodermen Parenchym von Pleurothallideen-Blättern, in manchen Orchideenwurzeln, als Netzfasern in der Mittelschicht des Blattes von Sanseviera guineensis bekannt; als Längsfasern in dem Chlorophyllparenchym des Blattes von Cycas.[2] In exquisiter Form treten sie auf in dem wohl am besten in die vorliegende Kategorie zu stellenden Parenchym der primären, rasch vergänglichen Wurzelrinde der meisten Coniferen, die Abietineen jedoch streng ausgenommen.[3] Die Zellen der ausserhalb der Endodermscheide (§ 27) liegenden concentrischen Parenchymschichten sind hier bei manchen Formen alle fein netzfaserig (Phyllocladus, Podocarpus spec.) oder grob netz- und längsfaserig (Cupressus spec., Sequoja sempervirens) verdickt; bei Torreya nucifera ist diese Verdickung auf die 2—3 äussersten und die an die Endodermis grenzende innerste beschränkt. Bei den meisten untersuchten Formen, wie Taxus, Biota, Thuja, ist nur die letztere Schicht faserig verdickt und zwar hat in derselben, wie auch bei Torreya und Cupressus, jede radiale Wand in ihrer Mitte eine gerade, dicke, geschichtete, halbcylindrische Längsfaser, welche sich über die Querwände in die der anderseitigen Radialwand fortsetzt und überall genau auf eine gleiche der Nachbarzelle passt. Bei Thuja occidentalis ist diese Faser nach Reinke harzhaltig. Die so verdickte Zellschicht stellt eine ringsum geschlossene Scheide dar, mit Ausnahme von Frenela rhomboidea, wo sie nach Strasburger von den beiden Enden der Gefässreihe (Cap. VIII) eine Unterbrechung zeigt.

Als ein einigermassen nennenswerther Specialfall seien hier noch angeführt die dem Laubblatte der Cedrus- und Pinus-Arten[4] und mancher Gramina[5] eigenen tafelförmig-polyedrischen Chlorophyllzellen mit eng eingefalteten Wandstreifen und von diesen nach innen vorspringenden, breit leistenförmigen Wandverdickungen. Vgl. oben p. 37 und 82, Fig. 11 und 27. —

Auf der Aussenfläche vorspringende partielle Wandverdickungen hat Luerssen[6] neuerdings nachgewiesen als eine für das Parenchym vieler Farne charakteristische Erscheinung. Sie finden sich im Chlorophyllparenchym des Blattes der untersuchten Marattiaceen und in dem Parenchym der Blattstiele derselben Pflanzen sowohl wie zahlreicher untersuchter Cyatheaceen, Polypodiaceen und von Todea barbara. Auch in den darauf untersuchten Stämmen kommen sie vor, z. B. bei Ophioglossum vulgatum, Polypodium-, Pteris-Arten, (Luerssen), Aspid. filix mas, Onoclea Struthiopteris, Cyathea arborea, Imrayana, Alsophila microphylla; bei Marattiaceen, z. B. M. Kaulfussii auch in der Wurzel-

1) Kraus, Cycadeenfiedern, l. c.

2) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle, p. 168.

3) v. Tieghem, Ann. Sc. nat. 5e Sér. XIII, 187. — Strasburger, Coniferen p. 346. — Reinke, Morpholog. Abhandl. p. 35.

4) Meyen, Physiologie, I, Taf. VI, 17. Hartig, Forstl. Culturpfl. Taf. 18. Thomas, in Pringsh. Jahrb. IV, p. 40. Vgl. auch Hofmeister, Pflanzenzelle, 169. —

5) Karelstschikoff, Bullet. soc. imp. de Moscou, 1868, No. 1.

6) Bot. Ztg. 1873, 641, Taf. VI. Sitzungsber. d. naturf. Ges. zu Leipzig, 1875. Nr. 7.

rinde. Dem Chlorophyllparenchym des Laubes scheinen sie bei den meisten Farnen zu fehlen. Die Vorsprünge der Aussenfläche kommen selbstverständlich nur an den Wandabschnitten vor, welche Intercellularräumen angrenzen, und zwar thatsächlich nur an lufthaltigen Intercellularräumen. Sie sind im Vergleich zur Dicke der übrigen Zellwand immer dünn, bei schwacher Entwicklung von der Form kleiner Knötchen, bei stärkerer Ausbildung feine fadenförmige, selten an den Enden keulig verdickte Stäbchen darstellend, die länger gestreckten nicht selten verzweigt. In relativ wenigen Fällen finden sie sich nur vereinzelt, z. B. Rhizom von Ophioglossum, Blattstiel von Dicksonia antarctica. Meistens sind sie sehr zahlreich und dicht beisammen. Die gestreckten Stäbchen sind alsdann von den verschiedenen Seiten des Intercellularraums her nach allen Richtungen unregelmässig zwischen einander verschränkt zu einem in seinen Interstitien luftführenden, zarten Balkenwerk. Die einzelnen Bälkchen endigen theils frei, theils sind sie mittelst ihrer Verzweigungen verbunden oder gehen von einer Seite des Intercellularraumes zur gegenüberliegenden und sind auch dieser angewachsen. Ihrer stofflichen Beschaffenheit nach sind die in Rede stehenden Wandvorsprünge »schwach cuticularisirten Membranen« gleich oder ähnlich. Cellulosefärbungen sind an ihnen nicht zu beobachten, vielmehr verhalten sie sich sammt der sie verbindenden äussersten Membranschicht gegen Reagentien wie die Grenzlamellen an den Berührungsflächen der zugehörigen Zellen, werden durch Chlorzinkjod und durch Jod und Schwefelsäure gelb bis braun, durch Kochen mit Kalilösung zerstört. In wieweit man sie hiernach etwa als Theile einer inneren, d. h. die Luftgänge auskleidenden Cuticula bezeichnen darf, müssen fernere Untersuchungen entscheiden.

§ 26. Von dickwandigem Parenchym wird mit dem Namen Collenchym eine bestimmte Specialform unterschieden, welche zumal in Stengeln, Blattstielen und Blattrippen krautiger Dicotyledonen (z. B. Rheum-, Rumex-, Beta-, Chenopodium-Arten, Aegopodium, krautige Triebe von Sambucus, Labiaten, Solanaceen, Begonien, Nymphaea-Blattstiele u. s. w.[1]) und in den Blattstielen der Marattien[2] unter oder nahe der Epidermis gelegene mehrschichtige Lagen bildet und in ihrer typischen Entwicklung durch Gestalt und Wandstructur ihrer — theilungsfähigen und chlorophyllführenden — Zellen ausgezeichnet ist. Die Zellen sind unter einander in lückenlosem Verbande; nur ausnahmsweise (Stengel von Silphium conjunctum und Verwandten) sind die Lagen der Länge nach von Intercellulargängen durchzogen. Die Gestalt der Zellen ist die langgestreckter, mehrseitiger Prismen mit horizontalen oder schräg zugeschärften Endflächen; beim Isoliren ist meist deutlich, dass sie aus gestreckten, an den Enden spitz zugeschärften Mutterzellen entstanden sind, welche sich durch dünnbleibende Querwände getheilt haben oder, wie die Sache anschaulich ausgedrückt werden kann, gekammert sind.[3] Die Wände sind auf den Endflächen und längs der ganzen Mitte der mit gleichnamigen in Berührung stehenden Seitenflächen dünn, längs der Kanten aber mit starker Verdickung versehen, welche in das Lumen der Zelle bis zu dessen Abrun-

1) Vgl. Mohl, Vegetab. Zelle, p. 20. Bot. Ztg. 1844, p. 308. — Unger, Anat. u. Physiol. p. 148, — Sachs, Lehrb. p. 24. —

2) Russow, Vergl. Unters. p. 106.

3) Vgl. Kraus, Cycadeenfiedern, l. c. p. 310 (6).

dung oder noch tiefer einspringt, gegen den dünnen Mittelstreif der Wand hin ausgekeilt oder scharf abgesetzt ist (Fig. 47). In dem Stengel der genannten Silphien erstreckt sich die Verdickung auch über die den Intercellularräumen zugekehrten Flächen. Die verdickten Wandtheile sind ungetüpfelt, zart geschichtet, mit sehr zarten Grenzschichten (»Intercellularsubstanz«), in Wasser stark quellbar, ohne jedoch gallertig zu werden, bei Wasserentziehung sich nach allen Richtungen stark verkürzend (Messungen fehlen). Im durchfeuchteten Zustande zeigen sie, bei durchfallendem Lichte, einen charakteristischen, bläulich weissen Glanz. Sie werden durch Chlorzinkjod hellblau [1]; nach leichter Erwärmung mit Kali durch Jod-jodkaliumlösung sofort intensiv blau (so bei Sambucus, Rumex, Lamium album, Cacteen, Nymphaea).

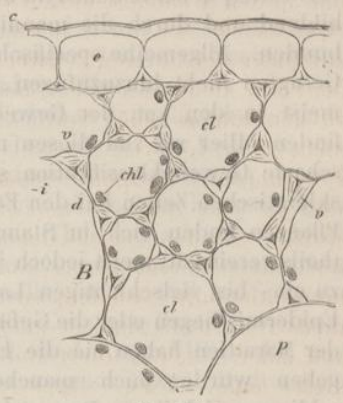


Fig. 47.

Die gleichen Orte, welche die durch die erwähnten Eigenschaften sehr auffallend ausgezeichneten Zellen bei vielen Pflanzen einnehmen, haben bei vielen anderen solche Zelllagen inne, welche nach Gestalt und Bau ihrer Elemente von jenen mehr oder minder abweichen. Die Zellen des schon erwähnten Collenchyms der Cacteenstämme z. B. [2] sind von den als typisch beschriebenen verschieden durch ihre geringe Längsstreckung und die ringsum ziemlich gleichmässig sehr stark verdickten und grob getüpfelten Wände. Andere Einzelformen nähern sich mehr den dünnwandigen oder den sklerotischen Parenchymformen, ohne dass eine scharfe Abgrenzung durchführbar wäre. Wie weit man die Bezeichnung Collenchym ausdehnen will, ist daher vielfach Geschmackssache. Sie wird für die hier als typisch beschriebene Gewebeform jetzt allgemein angewendet, nachdem sie ursprünglich von Link [3] für die Pollenmutterzellen mit ihren gallertigen Membranen vorgeschlagen und dann von Schleiden, zuerst halb scherzweise, zunächst auf die vorhin erwähnten Collenchymzellen der Cacteen übertragen worden war.

Von dem Collenchym sind die dickwandigen Parenchymformen zu unterscheiden, deren Membranen mehr oder minder verholzt, und hierdurch hart, sklerotisch geworden sind. Für Gewebe dieser Art sind als die typischsten Repräsentanten anzuführen die derbwandigen, periodisch Amylum aufspeichernden, und bei Verwundungen resp. Vernarbungen vielfach als theilungsfähig sich erweisenden Zellen des secundären Holzes dicotyledoner Bäume, auf welche

Fig. 47. Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstiels einer Begonia; die Epidermiszellen sind auf der äusseren Wand gleichmässig verdickt, wo sie an das Collenchym anstossen, gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; *chl* Chlorophyllkörner, *p* dünnwandige Parenchymzelle (330). — Aus Sachs, Lehrb.

1) Schacht, Lehrb. p. 195.
2) Vgl. Unger, Grundzüge, p. 25. Schleiden, Anatomie d. Cacteen, p. 14.
3) Grundlehren d. Kräuterkunde, II, 199.

in XIV. Capitel näher einzugehen sein wird. An anderen als dem soeben bezeichneten Orte sind sklerotische Zellen in festen, harten Pflanzentheilen allverbreitet, nebst Collenchym und Sklerenchym die Festigungsapparate derselben bildend und durch die mannichfaltigsten Uebergangsformen mit beiden verbunden. Allgemeine specifische Eigenthümlichkeiten sind von ihnen dem schon Gesagten nicht hinzuzufügen, bemerkenswerthe Einzelfälle werden daher zumeist in den von der Gewebevertheilung handelnden Capiteln Erwähnung finden. Hier sei von diesen nur eine Reihe als besonders instructiv und für scharfe Gewebeklassification schwierig kurz hervorgehoben, nämlich die der sklerotischen Zellen bei den Farngewächsen. Bei der grossen Mehrzahl dieser Pflanzen finden sich in Stamm, Wurzeln und Laub dickwandige Elemente, theils vereinzelt, meist jedoch in engem, oft lückenlosem Verbande mit einander zu ein- bis vielschichtigen Lagen oder Strängen vereinigt, welche nahe der Epidermis liegen oder die Gefässbündel begleiten oder umscheiden. Im Petiolus der Marattien haben sie die Eigenschaften des Collenchyms, wie oben angegeben wurde; auch manche, später anzuführende Gefässbündelscheiden schliessen sich ihrem Bau nach zunächst an dieses an. In bei weitem der Mehrzahl der Fälle (vgl. Fig. 48) dagegen sind die ringsum gleich oder einseitig ungleich verdickten, getüpfelten Wände in hohem Grade »verholzt«, selten dabei ganz oder fast farblos (z. B. Lycopodium-Stengel) meist dunkel braun gefärbt. Ueber die chemische Beschaffenheit der so charakteristischen braunen Substanzen ist nichts Genaueres bekannt. Die sklerotischen Gewebeelemente sind im allgemeinen von gestreckt-prismatischer Form, entweder mit wenig schrägen oder mit spitz spindeligen Enden, in letzterem Falle also Faserzellen oder Fasern. Ihrer Inhaltsbeschaffenheit nach müssen dieselben, nach den oben dargelegten Grundsätzen, zum grossen Theile der Kategorie der Zellengewebe zugerechnet werden, denn die meisten, selbst gewaltig dickwandigen Elemente der dunkelbraunen Schichten und Stränge in den Farnen sind dicht erfüllt von Stärkekörnern, welche (wie an Rhizomen von Osmunda regalis beobachtet wurde) mit dem höhern Alter successive verschwinden. Theilungsfähigkeit dieser Zellen konnte allerdings nicht constatirt werden. Andrerseits kommen neben diesen sklerotischen Zellen, und oft durch ganz allmähliche Uebergänge mit ihnen verbunden, fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickte, von Zellinhalt nur mehr Spuren zeigende Elemente vor, welche, für sich betrachtet, den specifischen Sklerenchymfasern zuzurechnen sind; so z. B. in der braunen Sklerenchymscheide des Stämmchens von Marsilia salvatrix.

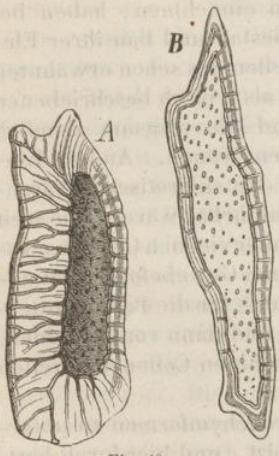


Fig. 48.

Fig. 48. Zwei sklerotische braune Zellen aus der hypodermen Schicht des Rhizoms von Pteris aquilina, durch chlorsaures Kali und Salpetersäure isolirt. *A* einseitig stärker verdickt und mit verzweigten Tüpfelkanälen (550). *B* weniger dickwandig, von der Wand der optische Längsschnitt und die hinten gelegene (getüpfelte) Fläche gezeichnet. Aus Sachs, Lehrb.

§ 27. Der von Oudemans[1]) für einen besonderen Fall vorgeschlagene Name Endodermis soll hier allgemein jene eigenartigen Grenzschichten bezeichnen, welchen Caspary[2]) den Namen Schutzscheide gegeben hat. Sie gehören in die Kategorie der Zellengewebe auf Grund ihrer Inhaltsbeschaffenheit und der z. B. bei Dicotyledonen-Wurzeln vielfach zu beobachtenden Fähigkeit des selbständigen Wachsthums und der Theilung.

Die Endodermis ist jedesmal eine aus einer einfachen Zellenlage bestehende Scheide. Sie liegt, wie hier gleich hervorzuheben ist, in der Regel an der Grenze von Parenchymmassen und ungleichnamigen Gewebesystemen, zumal Gefässbündeln, und ist alsdann sowohl ihrer Entwicklung als ihren fertigen Eigenschaften nach als die dem ungleichnamigen Theil angrenzende Schicht der Parenchymmasse zu erkennen. In den Wurzeln mit axilem Gefässstrang wird dieser immer von ihr eingeschlossen. Dasselbe ist der Fall bei Stengeln mit axilem Gefässstrang, wie Hippuris, Callitriche, Ceratophyllum, Utricularia, Elodea, Potamogeton spec., Corallorrhiza u. a. (vgl. Cap. VIII), oder eng zusammengedrängtem axilem Strangsystem (Potamogeton spec., Hydrocotyle vulgaris etc.). Auch in Phanerogamenstengeln mit stark entwickeltem gefässbündelführendem Cylinder wird dieser vielfach durch eine Endodermschicht von der umgebenden Parenchymmasse abgegrenzt; z. B. Tagetes patula und andere Compositen[3]), Cobaea scandens, Primulaceen, wie Primula sinensis[4]), Lobelia syphilitica, Rhizome von Scitamineen, Cyperaceen (z. B. Carex hirta), Acorus gramineus.

Das Gleiche findet sich bei bestimmten Equiseten. Andrerseits wird aber in vielen Fällen nicht der gesammte Gefässbündelkörper, sondern jedes einzelne Gefässbündel von einer Endodermis rings umscheidet, sowohl im Stamm und Blatte fast aller Farne und mancher Equisetumarten, als auch in Blattstielen und Blättern (Adoxa moschatellina, Menyanthes trifoliata, Primula-Arten) und in manchen Stämmen phanerogamer Pflanzen, wie Nuphar, Brasenia peltata, Hydrocleis Humboldtii, Primula auricula, Menyanthes. Selten kommt Endodermis auch an anderen als den genannten Orten vor: so im Parenchym des Stammes von manchen Equiseten; und in vielen Luftwurzeln, zumal der epiphyten Orchideen, ist die parenchymatische Rinde sowohl gegen das Gefässbündel als gegen ihre tracheale Hülle durch eine Endodermis abgegrenzt.

Als besonders lehrreich für die auch bei nächstverwandten Pflanzen wechselnde Anordnung der Endodermis seien die Verhältnisse bei den Equisetum-Arten nach Pfitzer[5]) schon hier näher angegeben. In der parenchymatischen Grundmasse des Internodium steht ein den Stengelkanten gleichzähliger Ring von Gefässbündeln. Vgl. Cap. VIII. In den Laubstengeln geht bei E. limosum, E. littorale eine Endodermschicht rings um jedes einzelne Bündel. Bei E. arvense, Telmateja, silvaticum, pratense, palustre (vgl. unten, Cap. VIII), scirpoides fehlt diese Scheide dem einzelnen Bündel, geht dagegen aussen um den ganzen Ring, zwischen zwei Bündeln nach innen einspringend. Zu dieser äusseren Gesammtscheide kommt bei E. hiemale, trachyodon, ramosissimum, variegatum eine ihr ähnliche innere, d. h. vor der ganzen Innenseite des Bündelrings verlaufende. In den Rhizomen

1) Ueber den Sitz der Epidermis bei den Luftwurzeln der Orchideen. Abhandl. d. Acad. Amsterdam. Math. phys. Klasse IX (1861).

2) Pringsheim's Jahrb. I, 441, ibid. IV, p. 101.

3) van Tieghem, Ann. Sc. nat. T. XVI, p. 113.

4) v. Kamienski, Vergleichende Anatomie der Primeln, l. c.

5) Ueber d. Schutzscheide der deutschen Equiseten. Pringsh. Jahrb. VI.

finden sich im allgemeinen dieselben Erscheinungen wie im Laubstamm; bei einer Species kann sich aber, wie Pfitzer näher beschreibt, Rhizom und Laubstamm gleich oder ungleich verhalten. An den Uebergangsstellen zwischen Rhizom und Laubstengeln endlich fand Pfitzer bei E. hiemale öfters kleine, im Querschnitt 1—3 Zellen starke Parenchymstränge, welche zwischen zwei Gefässbündeln lagen, von einer Endodermschicht umschlossen, letztere entweder als Aussackungen von der Gesammtscheide entspringend oder ohne Zusammenhang mit einer solchen.

Die Zellen der Endodermis (s. Fig. 49 und 50) sind von ohngefähr vierseitig-prismatischer Gestalt, sehr oft in, auf den umschlossenen Theil bezogen, tangentialer Richtung abgeplattet, mehr oder minder lang gestreckt, mit horizontalen oder schrägen Endflächen, und stehen mit ihren radialen Seitenflächen unter einander in lückenloser Verbindung. Ihre Membran ist beim Beginn der Gewebedifferenzirung immer und oft zeitlebens zart, aussen und innen glatt,

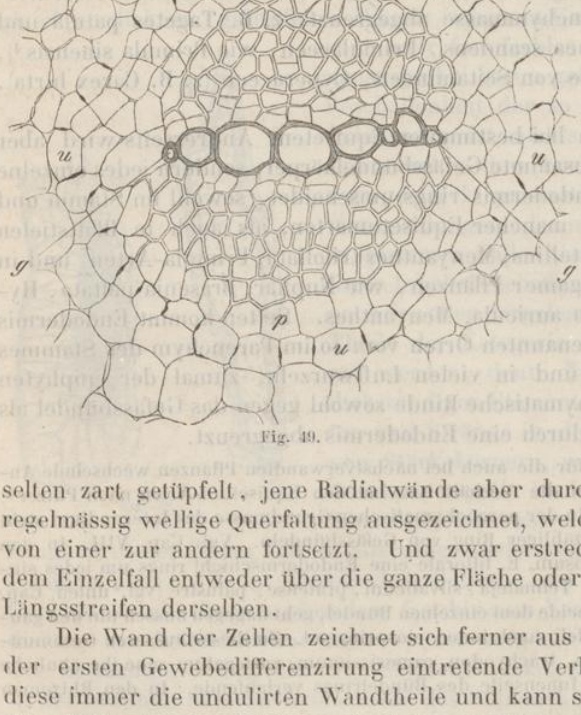


Fig. 49.

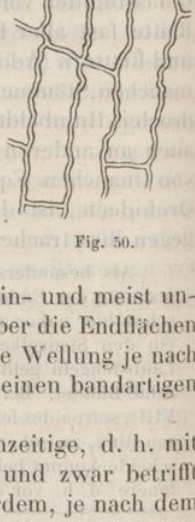


Fig. 50.

selten zart getüpfelt, jene Radialwände aber durch eine fein- und meist unregelmässig wellige Querfaltung ausgezeichnet, welche sich über die Endflächen von einer zur andern fortsetzt. Und zwar erstreckt sich die Wellung je nach dem Einzelfall entweder über die ganze Fläche oder nur über einen bandartigen Längsstreifen derselben.

Die Wand der Zellen zeichnet sich ferner aus durch frühzeitige, d. h. mit der ersten Gewebedifferenzirung eintretende Verkorkung, und zwar betrifft diese immer die undulirten Wandtheile und kann sich ausserdem, je nach dem Einzelfalle, in verschiedener Ausdehnung über andere oder alle Wandflächen

Fig. 49. Ranunculus fluitans. Querschnitt durch das Gefässbündel einer starken alten Adventivwurzel (225). *u* Endodermis. *p* Pericambium. *g* äussere primordiale Gefässe des diarchen einreihigen Gefässtheils *g*—*g*. Zwischen *g*—*g* und *p* der Siebtheil.

Fig. 50 (375). Ein Stück der Endodermis im tangentialen Längsschnitt.

erstrecken. Letzteres findet z. B. bei der Mehrzahl der Farne statt; für die Localisirung des Verkorkens auf den undulirten Streifen in der Mitte der radialen (Cellulose-) Wände liefert die Wurzel von Botrychium Lunaria ein gutes Beispiel. In der Wurzel von Ranunculus Ficaria fand Caspary die meisten Zellen wenigstens vorwiegend auf den undulirten Wänden, einzelne, von nicht näher bestimmbarer Stellung, dagegen ringsum gleichmässig verkorkt. Verkorkt mag die in Rede stehende Wand darum genannt werden, weil sie sich gegen Reagentien wie total verkorkte Membranlamellen der Korkzellen oder wie die Cuticula verhält (vgl. p. 79 und 117). Sie bleibt nach Einwirkung concentrirter Schwefelsäure allein zurück, wenn die Säure die umgebenden Cellulosehäute zerstört hat. Genauere Untersuchungen ihrer chemischen Verhältnisse fehlen allerdings. Auch die eigenthümliche Lichtbrechung der Korkzellwände kommt den hier in Rede stehenden zu, die dunkeln, schwarzen Contouren bei Betrachtung in durchfallendem Lichte. Theils in diesem Umstande, theils in den über einander liegenden Wellenfalten in nicht sehr dünnen Präparaten liegt die Ursache der vielbeschriebenen Erscheinung, dass die undulirten Streifen der Radialwände auf Querschnitten als dunkele Punkte oder Striche erscheinen. Eine andere, wiederum an die Cuticula erinnernde Eigenthümlichkeit scheint die zu sein, dass in Schwefelsäure und in Kalilösung die verkorkten Wandtheile in Richtung ihrer Fläche quellen. Die Undulationen scheinen nach Einwirkung jener Reagentien höher zu werden; ob dies jedoch in der That der Fall, oder ob sie nur deutlicher zur Beobachtung kommen, ist noch zu untersuchen.

Gleich vielen Korkzellen bleiben die der Endodermis in zahlreichen Fällen, z. B. bei fast allen Farnen, zeitlebens dünnwandig, die Wand entweder total verkorkt oder, was noch ausgedehnter zu untersuchen, mit zarter Cellulose-Innenschicht. Andrerseits tritt aber auch hier nicht selten eine der ursprünglichen Membran innen aufgelagerte starke Verdickung auf; so besonders bei Monocotyledonen-Wurzeln, den Stengeln von Potamogeton (bei manchen Arten, wie P. crispus, densus, gramineus findet keine stärkere Verdickung statt), Cyperaceen-Rhizomen, z. B. Carex hirta, ausnahmsweise auch bei Dicotyledonen-Wurzeln (Primula Auricula) vgl. Fig. 51. Bei vielen Monocotyledonen-Rhizomen, z. B. Carices finden sich in der Region, welche die Endo-

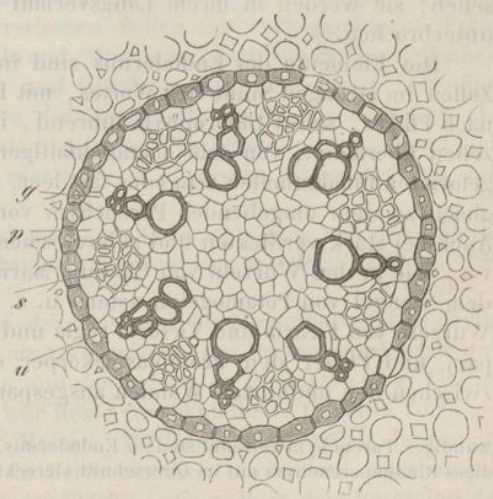


Fig. 51.

Fig. 51. Primula Auricula (225). Querschnitt durch das heptarche Gefässbündel einer Adventivwurzel und seine Umgebung. *p* Pericambium. *g* die äussern Primordialgefässe der Gefässstrahlen, welche mit eben so viel Siebgruppen *s* alterniren und von diesen durch zart-

dermis bei Verwandten einnimmt, im erwachsenen Zustande mehrere dickwandig-sklerotische Schichten, von welchen noch zu untersuchen ist, in wie weit sie Endoderm sind.

Die Verdickungsmassen sind in der Regel mehr oder minder sklerotisch — verholzt oder verkorkt — nur bei Pr. Auricula knorpelig-gelatinöse Cellulose. Sie gehen relativ selten annähernd gleichdick rings um die ganze Zelle, (Wurzel von Pr. Auricula, von vielen epiphyten Orchideen, Stengel von Potamogeton pusillus), meist einseitig, und zwar auf der Innenseite stärker als auf der Aussenseite verdickt: Wurzeln von Carex-, Cyperus-, Scirpus-Arten, Phragmites communis, Triticum repens, Asparagus, Smilax-Arten (die sogenannte Kernscheide der Sarsaparillwurzeln), Dracaeneen, Palmen[1]), bei den oben genannten Cyperaceen-Rhizomen, den Stengeln von Potamogeton pectinatus, lucens, natans, praelongus[2]); vgl. unten, Cap VIII. — Die Verdickungsmassen sind geschichtet und getüpfelt, nur bei den untersuchten Dracaeneen ungetüpfelt (Caspary). Die Wellung ist auf den verdickten Wänden nicht vorhanden, sie tritt jedoch an den ursprünglichen Radialwänden wieder hervor, wenn es gelingt, diese durch Zerstörung der aufgelagerten Verdickungsmasse, z. B. mittelst Schwefelsäure, freizulegen. Meistens erstreckt sich die Verdickung und Sklerose auf sämmtliche Zellen annähernd gleichmässig, doch finden sich manchmal dünnwandige Zellen zwischen den anderen. Ganz vereinzelt findet man sie z. B. öfters bei der Aurikelwurzel (Fig. 51), zahlreich, aber wenig regelmässig mit den dickwandigen abwechselnd, in der Wurzel von Strelitzia ovata. In der Gefässbündelscheide der Luftwurzeln epiphyter Orchideen aber bleiben 1—2 longitudinale Zellreihen vor jeder Gefassgruppe mit unverdickter und durch Jod und Schwefelsäure blau werdender Membran versehen; sie werden in ihrem Längsverlauf hie und da durch verdickte Zellen unterbrochen.[3])

Die Elemente der Endodermis sind in allen genauer untersuchten Fällen Zellen im strengen Sinne des Wortes, mit Protoplasmakörper, bei Equisetum, nach Pfitzer, selbst Chlorophyll führend, im übrigen, gleich den Parenchymzellen überhaupt, von sehr mannichfaltiger Inhaltsbeschaffenheit; manche an geformten Inhaltstheilen arm oder fast leer, sehr viele reich, und selbst im Vergleich zu dem umgebenden Parenchym vorzugsweise reich an Stärkekörnern. Auch bei stark verdickten und sklerotischen kommt oft reichlicher Stärkegehalt vor, wie in den Wurzeln von Cladium Mariscus, Carex arenaria nach Caspary, dem Stengel von Potamogeton natans u. s. f. In einzelnen Fällen, nämlich in Wurzeln von Ficaria und Victoria regia und in Equisetum-Stengeln fanden Caspary und Pfitzer den Protoplasmakörper der Zellen gebräunt und zu einem zwischen den undulirten Wänden ausgespannten Bande zusammengezogen.

wandiges Parenchym getrennt sind; *u* Endodermis, aussen von derselben ziemlich dickwandiges Rindenparenchym mit im Querschnitt viereckigen Intercellularräumen.

1) Caspary, l. c. p. 108. — Schleiden, Archiv d. Pharmac. 1847. — Berg, Atlas d. pharm. Waarenkunde, Taf. III, IV. — Mohl, Palm. structura. — Karsten, Vegetationsorgane der Palmen, Taf. III, Fig. 2.

2) Caspary, Pringsh. Jahrb. I, 443.

3) Leitgeb, Wiener Acad. Denkschr., Bd. 24, p. 207.

Wie schon Eingangs angedeutet wurde, ist die Zellschicht, welche bei den Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen, Aroideen, von Chlorophytum, Hoya carnosa, die parenchymatische Rinde von der sie umgebenden luftführenden Hülle abgrenzt, ein Specialfall der Endodermis. Sie stimmt mit den »Schutzscheiden« in allen wesentlichen Punkten überein und ist nur durch die eine Besonderheit allgemein ausgezeichnet, dass in jeder der Längsreihen, welche ihre Zellen bilden, langgestreckt-prismatische Elemente mit kurzen rundlichen oder ovalen regelmässig abwechseln. Sämmtliche Zellen haben meist dünne und alsdann (nach Leitgeb immer) auf den Radialflächen undulirte Wände mit, soweit meine Untersuchung reicht, ringsumgehender verkorkender Aussen- und zarter Cellulose-Innenschicht. Bei manchen Arten sind die langen Zellen jedoch stark verdickt und sklerotisch, am stärksten und ohne Tüpfelung bei Oberonia myriantha (Leitgeb. l. c.). Die kurzen sind immer zartwandig. Die langen Zellen führen vorwiegend wässerigen Zellsaft, die kurzen sind durch relativ reichliches, körniges Protoplasma und grossen Zellkern ausgezeichnet. Ueber den Bau in Rede stehender Wurzeln vgl. § 56.

Capitel II.

Sklerenchym.

§ 28. Der von Mettenius[1]) eingeführte Name Sklerenchym soll hier diejenigen Gewebeelemente bezeichnen, welche ihre Wände nicht nur auf Kosten des Lumens verdickt, sondern hierbei auch die Zellenqualität verloren haben. Sie sind sammt den sklerotischen Zellen der vorhergehenden Paragraphen Festigungsapparate. Während aber jene ihrer Inhaltsbeschaffenheit nach noch bei den Assimilations- und Ernährungsprocessen activ betheiligt sind, gehen den in Rede stehenden die hierauf deutenden Eigenschaften ab, sie erscheinen (nebst etwaiger Betheiligung an der Wasserleitung) wesentlich nur als Festigungsapparate, als specifisch mechanische Elemente, um mit Schwendener zu reden.

Auf die praktischen Schwierigkeiten der Unterscheidung von den sklerotischen Zellen soll hier nicht mehr zurückgekommen werden. Vgl. p. 122 und Capitel X.

Die allgemeinen Eigenschaften der Sklerenchymelemente bestehen darin, dass mit starker Wandverdickung und Verholzung der Protoplasmakörper und Zellkern schwinden und von diesen und den geformten Producten ihrer Thätigkeit nebst wässeriger Flüssigkeit nur Reste zurückbleiben, theils in Form geschrumpfter, oft braun gefärbter Massen, theils als nicht näher bestimmte körnige Inhaltsmasse; manchmal in Form ziemlich reichlicher, anscheinend nicht weiter verwendeter feinkörniger Stärke, wie z. B. in dem Faserring der Aussenwände von Aristolochia Sipho; oder in Form von Kalkoxalatkrystallen, wie in manchen unten zu beschreibenden Decktäfelchen von Fasersträngen und

1) Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wissensch. IX, p. 432.

den Rhaphiden führenden Fasern der Wurzelrinde von Chamaedorea elegans. Nach Schwendener[1]) wird ein Theil des flüssigen Inhalts bei den typischen Sklerenchymfasern durch Luft ersetzt, sie führen im normalen Zustand immer etwas Luft. Die Wandstructur ist im allgemeinen die von stark verdickten Zellmembranen, mit den bei diesen vorkommenden mannichfachen und bei den Einzelformen näher zu beschreibenden Modificationen.

Nach der Gestalt und bestimmten mit dieser meist wechselnden Structurverhältnissen können zwei Hauptformen der Sklerenchymelemente unterschieden, übrigens nicht in allen Fällen scharf von einander gesondert werden, nämlich 1) kurze Sklerenchymelemente und 2) langgestreckte oder Sklerenchymfasern.

§ 29. Kurze Sklerenchymelemente mögen die gesammten, theils isodiametrischen, theils mässig gestreckten, nicht mit spitzig verjüngten Enden versehenen Formen heissen. Hierher gehören:

a) Die zunächst nach den aus ihnen bestehenden steinharten Körperchen im Fruchtfleische und Stiele vieler Birnen benannten Steinelemente, »Steinzellen« der Pharmacognosten, annähernd isodiametrische, seltner stabförmig gestreckte (»Stabzellen«) Zellenderivate mit vielschichtiger, sehr stark verdickter und zu steinharter Consistenz verholzter Membran, welche von zahlreichen, meist verästelten, im Querschnitt runden Tüpfelkanälen reichlich durchsetzt wird (Fig. 52). Der meist verschwindend enge Innenraum wird von wässeriger Flüssigkeit mit spärlichen Körnchen, manchmal von einer rothbraunen, anscheinend formlosen Masse eingenommen. Steinelemente dieser Art sind unter den Dicotyledonen, zumal in saftigen, fleischigen Theilen, sehr verbreitet, in dem saftigen Parenchym theils vereinzelt, meist jedoch unter einander in lückenlosem Verbande circumscripte Gruppen oder Nester bildend, deren an das zartwandige Gewebe grenzenden Elemente durch an dieser Grenze einseitig schwächere Wandverdickung in dasselbe übergehen können. Den sogenannten fetten, succulenten Pflanzen, wie Crassulaceen, Cacteen u. a. fehlen jedoch die Steinbildungen allgemein. Exquisite Beispiele liefert der fleischige Körper von Helosideen, Lophophytum, Langsdorffia[2]), fleischige Wurzelknollen, z. B. Paeonia, Dahlia (Sachs); Rhizome, z. B. Dentaria pinnata, das Mark von Hoya carnosa[3]), Medinilla spec.[4]) und vor allem die Rinde dicotyledoner Gehölze, in welcher sie vorwiegend aus nachträglicher Sklerose von Parenchymzellen hervorgehen, wie im XV. Capitel näher zu beschreiben sein wird.

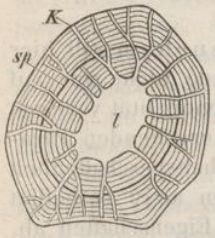


Fig. 52.

Fig. 52. Querschnitt eines kurzen Sklerenchym- (Stein-) Elements aus der Wurzelknolle von Dahlia variabilis. *l* Lumen, *k* Tüpfelkanäle. *sp* Spalt, durch welchen ein inneres Schichtensystem abgesondert wird (800). Aus Sachs, Lehrb.

---

1) Das mechanische Princip etc. p. 110.

2) Hooker, Transact. Linn. soc. vol. XXII. — Graf Solms-Laubach, in Pringsheim's Jahrb. VI, 530. Eichler, Balanophoreae Brasilienses Tab. II.

3) Mohl, Ranken- u. Schlingpflanzen, p. 89. Id., Poren d. Pflanzenzellgewebes, p. 32. —

4) A. Gris, Ann. sc. nat. 5. Sér. XIV, p. 50.

Uebergangsformen zu den Sklerenchymfasern stellen die stabförmigen Steinelemente mancher Rinden, die kurzen, spitzen Fasern der Cinchoneen, die kurz- und spitzästigen Steinelemente der Tannen- und Lärchenrinde u. a. dar.

In Monocotyledonen sind hierher gehörige Elemente selten; doch müssen zu denselben gezählt werden die mehrschichtigen dichten Lagen unter der Epidermis von Palmenstämmen [1]) und die mit grossen Tüpfeln versehenen weitlumigen Elemente, welche in der Wurzelrinde mancher Aroideen, z. B. Tornelia fragrans, 3—4 Zellschichten ausserhalb der Endodermscheide des Gefässbündels, bei Rhaphidophora angustifolia [2]) auch in der Innenrinde des Stammes eine 1—2 schichtige Ringlage bilden.

Den Kryptogamen fehlen die typischen Steinelemente.

b. Eine zweite Form des kurzen Sklerenchyms sind die eigenthümlichen Deckplättchen, welche zuerst Mettenius [3]) unter dem Namen Deckzellen, Stegmata, bei Trichomanes-Arten unterschied und welche, wie spätere Untersuchungen Rosanoffs [4]) zeigen, auch bei Monocotyledonen nicht selten vorkommen. Sie treten immer auf an der Aussenfläche von sklerenchymatischen oder sklerotischen (eigenläufigen oder Gefässbündel begleitenden) Fasersträngen und liegen diesen an in Längsreihen, welche schon an der Anordnung der Elemente eine Entstehung aus Quertheilung spindelförmiger Zellen erkennen lassen. Die einzelnen Elemente sind klein und haben die Gestalt platter oder (bei Monocotylen) planconvexer, mit der flachen Seite alsdann dem Faserstrang anliegender, meist rechteckiger Täfelchen. Ihrem Bau nach sind sie durch nach verschiedenen Seiten ungleiche Verdickung, meist auch partielle Verkieselung ihrer Wände ausgezeichnet, im Einzelnen nach Species oder Systemgruppen höchst mannichfaltig verschieden. Bei den Trichomanes-Arten ist die Wand einseitig — und zwar auf der dem Faserstrang anliegenden innern Fläche stark verdickt. Die Verdickung ist auf dieser Fläche bei wenigen Arten gleichmässig; nicht minder selten so, dass sie ringförmig die Peripherie der Innenwand einnimmt. Meistens ragt von der Mitte dieser in den Innenraum ein polsterförmiger, mitten ausgehöhlter Vorsprung, oder symmetrisch neben der Mitte stehende kammartige Leisten. Die mannichfachen Einzelformen dieser Vorsprünge vgl. l. c. Jene ins Innere ragenden Vorsprünge und ihre nächste Umgebung sind durch granulöses Ansehen und starke Verkieselung von der übrigen, Cellulosereaction zeigenden Wand ausgezeichnet.

Aehnliche Deckplatten, vielleicht eher den Krystallbehältern zuzurechnen, je eine Druse von Kalkoxalat enthaltend, kommen nach einer kurzen Angabe Mettenius' bei einigen Cyatheaceen vor.

Die Faserstränge in den Stengeln, Blättern und Wurzeln von Orchideen (Pholidota, Stanhopea u. a.[5]), Palmen (Chamaerops, Phoenix, Caryota u. a.), von Maranta compressa, Arundinaria spathiflora haben auf ihrer Aussenseite unterbrochene Längsreihen planconvexer Stegmata. Die convexe äussere Wand

1) Mohl, Palmarum structura, pag. VI, Tab. A, C. Verm. Schriften p. 136. — Bot. Ztg. 1871, Taf. II. —

2) van Tieghem, Struct. des Aroidées l. c.

3) Hymenophylleen, l. c. 418.

4) Bot. Ztg. 1871, p. 749.

5) Vgl. Link, Bot. Ztg. 1849, 750.

dieser ist schwach, die innere zu einem das Lumen fast ausfüllenden, halbkugeligen, höckerigen Körper verdickt, welcher zum grössten Theil aus Siliciumverbindungen besteht. Manchmal sind 2—3 solcher verkieselter Körper statt des einen vorhanden. (Aehnliche verkieselte Körper fand Rosanoff auch in Chlorophyll und Stärke führenden Zellen auf den Fasersträngen im Blattrande von Galipea macrophylla aus der Diosmeen-Familie.) Die Fasersträngе in der Blattlamina von Scitamineen (Maranta-, Heliconia spec., Thalia) zeigen kleine Stegmata, deren Bau von dem soeben beschriebenen verschieden zu sein scheint und noch zu untersuchen ist.

§ 30. Sklerenchymfasern, von langspindeliger Gesammtgestalt und mit spitzen Enden, einfach oder verzweigt, bilden die zumal bei Phanerogamen allverbreitete Form des festigenden Gewebes, theils in lückenloser seitlicher Verbindung und mit verschränkten Enden zu Strängen und Scheiden vereinigt, theils einzeln ungleichnamigem Gewebe eingesetzt.

Nach einem Orte ihres besonders häufigen Vorkommens bei Dicotyledonen führen die in Rede stehenden Fasern vielfach auch den Namen Bastfasern, Bastzellen, und an diese Benennung anknüpfend, hat Sanio die im secundären Holze vorkommenden, zum Theil ebenfalls hierher gehörigen Elemente bastfaserähnliche, Libriform-Fasern genannt. Vgl. Cap. XIV. P. Moldenhawer[1]) nennt sie fibröse Röhren.

Der Name Bast, Liber, wird gegenwärtig für zwei gänzlich verschiedene Dinge angewendet. Ursprünglich nämlich, als topographisch anatomische Bezeichnung, für eine bestimmte Region der Rinde des Dicotylenstammes, welche allerdings eben so sehr wie durch ihre Stellung durch bestimmte in ihr vorkommende Gewebearten characterisirt ist. Vgl. Cap. XV. Unter diesen Gewebearten sind Sklerenchymfasern zwar nichts weniger als allgemein characteristisch, wohl aber in vielen Fällen sehr reichlich vorhanden und den anderen Geweben gegenüber besonders auffallend. Aus letzterem Grunde und weil man den eigentlich characteristischen Bau besagter Rindenregion nicht erkannte, wurden sie dann für das wesentliche Gewebe der Bastregion gehalten und der Name Bast von der Region auf die Gewebeart übertragen, dann aber wieder für beide ohne scharfe Unterscheidung gebraucht. Folge hiervon war, da die Gewebeart durchaus nicht auf jene Region beschränkt ist, dass Bast an anderen Orten gefunden wurde als im Baste oder dass es Bast ohne Bast gibt, oder dass Zweifel und Controversen entstanden. Es ist nun an und für sich gleichgültig, welche Bedeutung man dem Namen beilegt, und es lassen sich für die Berechtigung beider genannter Anwendungen desselben Gründe anführen, er kann aber jedenfalls nicht für zwei ganz verschiedene Begriffe gebraucht werden. Bei der hiernach zu treffenden Wahl scheint mir entscheidend, dass die topographische Bedeutung des Wortes die ältere und doch wohl auch immer die gebräuchlichere ist. Seine Anwendung wird daher hier auf die später zu betrachtende Region eingeschränkt bleiben, die in Rede stehenden Fasern daher Bastfasern genannt werden, soweit sie dieser Region angehören.

Die Form der Sklerenchymfasern ist innerhalb der oben angegebenen Grenzen vielgestaltig, je nach Species und Theil dieser. Der Querschnitt ist bei dichter Strangvereinigung scharf eckig; rund bei solchen Fasern, welche einzeln locker in Intercellularräumen liegen, wie in vielen lederigen Blättern, im Laube mancher Aroideen u. s. w. Die in festerem Strangverbande stehenden sind in der Regel einfach, d. h. unverästelt, spindelförmig, mit meist stetig und allmählich gegen die Enden abnehmendem Querdurchmesser, die sehr lang ge-

1) Beitr. p. 11—61.

streckten Formen an den Enden meist in äusserst feine Spitzen ausgezogen. Auch für die nicht in dichtem Strangverbande in longitudinal gestreckten Theilen vorkommenden Fasern gilt diese Gestalt als — allerdings manche Ausnahmen erleidende — Regel; so z. B. für die meisten, auch die zerstreuten Bastfasern, die im Parenchym mancher Palmenwurzeln (Chamaedorea elegans), der Blattstiele und Pinnae von Cycadeen[1]) zerstreuten Fasern u. s. f. Eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit bezüglich der Gestalt zeigen die sehr langen Bastfasern vieler Apocyneen und Asclepiadeen (Nerium, Vinca, Asclepias spec.), insofern sie in ihrem Längsverlauf abwechselnd eng eingeschnürt und dann wieder plötzlich stark verbreitert sind; auch, in ziemlich unregelmässiger Form, die Bastfasern von Sida-, Urena- und den Yute liefernden Corchorus-Arten.[2])

Auch die soeben der Hauptsache nach als einfach bezeichneten spindelförmigen Fasern zeigen, wenn sie isolirt werden, nicht selten die Enden kurz und ungleich gegabelt, oder hie und da anderwärts einen meist unscheinbaren Ast.

Stark, oft sehr reich und nach den Einzelorten ihres Vorkommens in mannichfaltiger Form verästelte Fasern finden sich dagegen bei Phanerogamen häufig, meist in lacunösem ungleichnamigem Gewebe und mit ihren Aesten in die Lücken dieses hineinragend oder eingeschoben. Soweit dieselben wie vielarmige Haare in weite, luftführende Räume ragen, wie bei den Nymphaeaceen, Limnanthemum, Aroideen, Rhizophora wird ihre Beschreibung anschaulicher bei der Betrachtung dieser Räume (§ 53) gegeben werden und ist hier nur aufmerksam zu machen auf ihre Zugehörigkeit zu den in diesem Capitel behandelten Geweben. Andere Orte ihres Vorkommens sind vor allem zahlreiche, (wenn auch die Minderzahl) derbe lederartige Laubblätter, in welchen sie, mit ihren Aesten in die Intercellularräume des Parenchyms eingeschoben, augenscheinlich diesem als Stützapparat dienen. Mit Verweisung auf die im Capitel IX und X zu behandelnden Verhältnisse ihrer Anordnung sind hier zu nennen die kurzästigen Fasern in der Blattlamina von Proteaceen (Hakea nitida, ceratophylla, saligna u. A.[3]), die lang- und feinästigen in der Lamina von Olea europaea, emarginata,

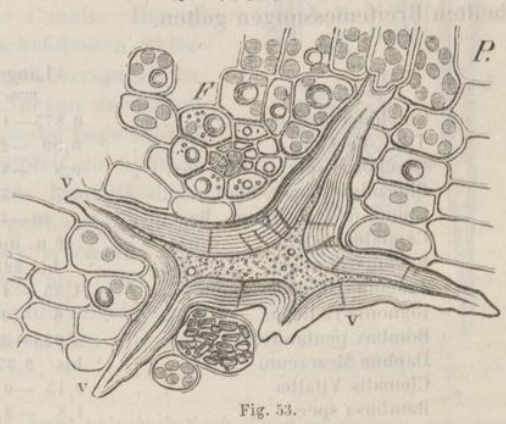


Fig. 53.

Fig. 53. Aus einem Querschnitt des Blattes von Camellia japonica. *P* Parenchymzellen mit Chlorophyllkörnern und Oeltropfen. *F* Dünnes Gefässbündel. *v* Aestige Sklerenchymfaser. Aus Sachs, Lehrb.

1) Moldenhawer, Beitr. p. 34.
2) S. Wiesner, Mikroskop. Untersuchgn, p. 24 ff. und Id., Rohstoffe, Cap. 14.
3) Meyen, Harlemer Preisschrift p. 84, Taf. V. Mohl, Verm. Schr. Taf. VII, Fig. 2. Schleiden, Grundz. 3. Aufl. I, 277.

fragrans[1]), die dicken, sternförmig kurzästigen von Camellia japonica[2]) (Fig. 53) Statice monopetala, die zierlich sternförmig vielarmigen in Lamina und Petiolus von Fagraea obovata und auriculata[3]). Auch die Blattlamina der schon genannten Aroideen, zumal Monsterineen und der Nymphaeaceen ist hier wiederum zu erwähnen. Sternförmig verästelte Fasern sind im Laubblatt von Sciadopitys, Dammara, Araucaria imbricata[4]) vorhanden. Langästige, zum Theil von colossaler Grösse, bilden mindestens die Hälfte der Blattsubstanz bei Gnetum Gnemon und Gn. Thoa.

Das Verhältniss zwischen Breite und Länge der Fasern ist sowohl je nach der Species und den Theilen derselben höchst verschieden, als auch in demselben Theile, demselben Strange z. B., oft innerhalb weiten Spielraums schwankend. Letzteres ist bei den immerhin festzustellenden Durchschnittsangaben zu beachten. Die vorhandenen Messungen einfacher Bastfasern ergeben für die kürzesten Formen, wie die Fasern der Chinarinde, ein Verhältniss von etwa 1 : 10 bis 1 : 20, für die längsten bei Urticaceen gefundenen eine die grösste Breite um ein paar Tausendmal (bis 1 : 4000) übertreffende Länge. Die ästigen Formen sind in der Regel relativ kurz und breit, z. B. Fig. 53, doch kommen auch sehr langgestreckte vor.

Zur Veranschaulichung seien nachstehend einige für Bast- und Strangfasern von Mohl[5]), Wiesner[6]) und für die Chinarinden von Vogl[7]) gefundene Maasse angegeben, für weitere Details auf Wiesner's Zusammenstellung l. c. verwiesen. Wo nur die Länge angegeben ist, kann als Breite das Mittel aus den mitgetheilten Breitemessungen gelten.

	Länge mm	Grösste Breite d. Faser mm
Cinchona-Arten, Bast	0,875—1,25	0,031—0,25
Tilia, Bast	0,99 —2,65	durchschn. 0,015
Corchorus spec. (Yute) Bast	0,8 —4,1	- 0,016
Phormium tenax, Blatt	2,7 —5,65	- 0,013
Linum usitatissimum, Bast	20—40	0,15 —0,17
Cannabis sativa, -	10 u. mehr	0,15 —0,28
Boehmeria nivea -	bis 220	0,04 —0,08
Aesculus Hippocastanum -	1,35 —1,8	
Bignonia radicans -	0,6 —1,35	
Bombax pentandrum -	2,025—2,92	
Daphne Mezereum -	bis 3,375	
Clematis Vitalba -	0,45 —0,85	
Bambusa spec.	1,8 —3,015	
Cocos botryophora	0,855—1,350	
Lonicera Caprifolium, Bast	18,0 —26,0	
Asclepias Cornuti, -	bis 26,0	
Urtica dioica -	bis 77,0	

1) Moldenhawer, Beiträge, p. 61. Thomas, l. c. p. 32.
2) Kraus, Cycadeenfiedern, l. c. 327.
3) O. Buch, Ueber Sklerenchymzellen. Diss. Breslau 1872, p. 16.
4) Thomas, l. c. p. 35. Mohl, Bot. Ztg. 1871, 8.
5) Bot. Ztg. 1855, p. 876.
6) Mikroskop. Untersuchungen im Laborat. d. polyt. Inst. Wien — und: Rohstoffe d. Pflanzenreichs, Cap. 11. —
7) Die Chinarinden des Wiener Grosshandels etc. 1867.

Die beträchtliche Länge vieler Fasern, zugleich wohl mit dem Vorkommen der nachher zu beschreibenden gekammerten haben die Ansicht aufkommen lassen, eine Faser entstehe oder könne entstehen aus der Verschmelzung mehrerer, in eine Längsreihe gestellter Meristemzellen.[1] Genauere Untersuchung lässt jedoch hierfür a priori keinen stichhaltigen Grund finden, und alle eingehenden Beobachtungen haben gezeigt, dass jede einfache oder ästige Faser aus der Metamorphose einer Zelle hervorgeht.[2]

Die Wand der Sklerenchymfasern ist je nach dem Einzelfalle in verschiedenem Grade, meist bis zu sehr erheblicher Verengung des Lumens (centripetal) verdickt, die Verdickungsmasse ringsum annähernd gleich stark, oder in manchen Fällen an einzelnen Punkten viel stärker nach innen vorspringend als an andern, z. B. Bastfasern von Corchorus spec., Abelmoschus tetraphyllus, Sida retusa u. a.[3]. Die Verdickungsmasse ist entweder ununterbrochen wie z. B. bei den meisten technisch verwendeten Fasern nach Wiesner[4]; oder in vielen Fällen mit engen Tüpfelkanälen versehen, welche zumal bei den zu Strängen vereinigten Fasern fast immer die Form schmaler, geradlinig längsläufiger oder gleichsinnig schräg-linksläufiger Spalten (Fig. 54) haben[5]. Doch kommen bei kurzen Fasern, wie den einfachen der Chinarinden und den ästigen des Camellia-Blattes Ausnahmen hiervon vor: enge, nicht spaltenförmige, sondern im Querschnitt rundliche Canäle. Die als spiralig verdickt von Milde[6] beschriebenen Sklerenchymfasern, welche im Blatte von Acropteris radiata, an der Oberseite und den Nerven der Unterseite eine mehrschichtige geschlossene Lage bilden, sind wohl auch besser spaltig-getüpfelt zu nennen. Ihre bis fast zum Schwinden des Lumens dicke Membran hat sehr zahlreiche, regelmässig schräglaufige Spaltentüpfel und diese wechseln mit gleich hohen, dicken Wandstreifen ab. Die über dieser Faserlage befindlichen Epidermiselemente zeigen, wie p. 75 angedeutet wurde, den gleichen Bau.

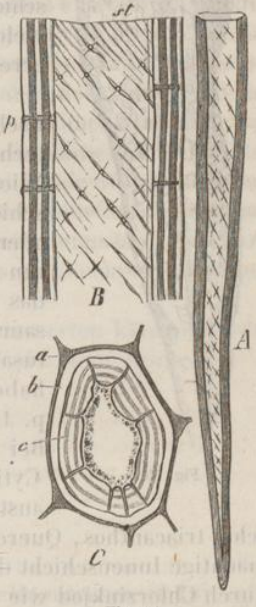


Fig. 54.

Fig. 54. Pteris aquilina. *A* Hälfte einer braunwandigen Sklerenchymfaser aus dem Stamm. *B* Stück einer solchen, stärker (550) vergr. *p* Profilansicht der Spaltentüpfel. *C* Querschnitt. *a* Grenzlamelle, *b*, *c* innere Schichten der Wand. (Aus Sachs, Lehrb.)

1) Meyen, in Wiegmann's Archiv, 1838, I, 297. Schacht, in Berlin. Acad. Monatsber. 1856, 517; Lehrb. II, 567. Hanstein, Milchsaftgef. p. 45.

2) Vgl. Unger, Wachsthum d. Stammes u. Bildg. d. Bastzellen, Wiener Acad. Denkschr. Bd. XVI. Boehm, Wien. Acad. Sitzungsber. Bd. 53. Sanio, Bot. Ztg. 1860, 210. Ferner das im Cap. VII über die intercellularen Fasern der Aroideen Angegebene, und Cap. XIV.

3) Vgl. Wiesner, l. c.

4) Rohstoffe, p. 305.

5) Mohl, l. c. p. 876. Schwendener, l. c. p. 8.

6) Filices Europae et Atlantidis p. 40.

Für die feinere Structur der Verdickungsmasse gelten die allgemeinen, auf den Bau der Zellwände bezüglichen Regeln [1]). In den zu Strängen vereinigten und den baststäudigen Fasern lassen sich häufig — doch nicht immer — drei differente concentrische Schichtensysteme oder Schalen unterscheiden, die äusserste Grenzschicht, eine innere Lage und eine meist viel breitere, weichere, mittlere. Für Streifung und Areolirung der Wand sind die Fasern der Apocyneen und Asclepiadeen exquisite Beispiele. — Die ästigen Fasern im Blatte von Sciadopitys, Dammara, Araucaria imbricata, Nymphaeaceen und vor allem die durch Hooker [2]) bekannten colossalen Spindelfasern, welche in allen Theilen der Welwitschia mirabilis zerstreut liegen, sind durch zahlreiche ihren äussern Wandschichten eingelagerte Kalkoxalatkrystalle ausgezeichnet, welche zumal bei Welwitschia eine beträchtliche Grösse erreichen. Fig. 55.

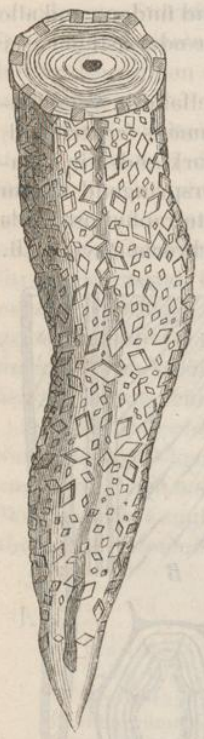


Fig. 55.

Die Wand der Sklerenchymfasern ist verholzt, je nach dem Einzelfall in sehr ungleichem Maasse. Von den technisch verwendeten Bastfasern z. B. werden nach Wiesner durch Jod und Schwefelsäure blau (in verschiedener Nüance) und durch schwefelsaures Anilin nicht oder kaum gelb die von Flachs, Hanf (in dem schwefelsauren Anilin schwach gelb), von Hibiscus cannabinus; durch das Jodpräparat werden gelb bis braun, durch schwefelsaures Anilin gelb die Fasern der Corchorus-Arten, Sida retusa, Urena sinuata u. a. Bei den Filices und Rhizocarpeen haben auch die hierher gehörigen Fasern die schon oben p. 128 erwähnte charakteristische dunkel braune Färbung. Bei baststäudigen Fasern fand Sanio [3]) öfters (z. B. bei Cytisus Laburnum, Morus alba, Ulmus suberosa, Celtis australis, Ficus Sycomorus, Robinia pseudacacia, Gleditschia triacanthos, Quercus pedunculata, Passiflora suberosa) die vorherrschend mächtige Innenschicht der Wand knorpelig-gelatinös, in Wasser quellend, und durch Chlorzinkjod wie Jodkaliumjodlösung violett werdend; eine Erscheinung, welche auch bei den Faserelementen des secundären Dicotylen-Holzes in mancherlei Modificationen vorkommt und mit den sonstigen Eigenschaften dieser Elemente im Cap. XIV beschrieben werden wird. Umgekehrt kommt es vor, dass Sklerenchymfasern sich aus ursprünglich collenchymatischen Zellen entwickeln und dass alsdann die inneren Wandschichten hart werden und verholzen, während die äussern die ursprüngliche collenchymatische Beschaffen-

Fig. 54. Hälfte einer dicken Sklerenchymfaser mit der Wand aussen eingelagerten Krystallen von oxalsaurem Kalk, aus dem Stamme von Welwitschia mirabilis. (Aus Sachs, Lehrb.)

1) S. Hofmeister, Pflanzenzelle § 27, 28.
2) Transact. Linnean Society vol. XXIV. (»Spicular cells«.)
3) Bot. Ztg. 1863, 105. Ibid. 1860, Taf. VI, 15 u. 16.

heit behalten; z. B. bei den die Gefässbündel begleitenden Strängen von Eryngium planum, Astragalus falcatus. [1])

Bezüglich des Inhalts der Fasern ist auf das oben (p. 133) für das Sklerenchym allgemein Angegebene zu verweisen. Die körnigen Inhaltsbestandtheile oder -Reste, welche manche weitlumigere Fasern, z. B. die erweiterten Theile derer der Asclepiadeen und Apocyneen enthalten, haben wiederholt zu der Ansicht geführt, die Bastfasern seien die Behälter des bei Asclepiadeen, Euphorbiaceen u. s. f. an Schnittflächen ausfliessenden charakteristischen Milchsafts, eine irrige Meinung, welche im VI. Capitel ihre Erörterung finden wird.

Der Innenraum der Fasern ist in den meisten und vorstehend allein berücksichtigten Fällen eine ununterbrochene, wenn auch noch so enge und oft weit vor den spitzen Enden aufhörende Höhlung. Allerdings kann es in den engen Einschnürungen bei Asclepiadeen und Apocyneen zweifelhaft werden, ob dieselbe nicht durch die Wandverdickung zuweilen ganz unterbrochen wird. Andrerseits kommen aber öfters gekammerte Fasern vor, d. h. solche, welche durch relativ dünne, mit den inneren Seitenwandschichten in Continuität stehende Querwände in Fächer oder Kammern abgetheilt sind; z. B. im Bast von Aesculus Hippocastanum, in der Rinde von Palmenwurzeln, wie Chamaedorea elegans. Auch die gekammerten Fasern im Baste von Vitis, Platanus, Pelargonium roseum, Tamarix gallica [2]), in der Rinde von Aristolochia Sipho u. s. w., welche eine Zeit lang Amylum führen, dürften hier anzuschliessen sein als Fälle, in welchen die Zellfunctionen langsam erlöschen; nicht minder die in den Stengelrinden häufigen aus Collenchym hervorgehenden Fasern.

Von den sich hier ebenfalls anschliessenden gekammerten Elementen des secundären Holzes der Dicotyledonen wird im Cap. XIV die Rede sein.

Capitel III.

Secret-Behälter.

§ 31. Körper ähnlicher Art wie die Secrete der Hautdrüsen (§ 19), also Schleim und Gummi, Harze, ätherische Oele und ihre als Balsam bezeichneten Gemenge, milchige Emulsionen der Körper beider Kategorien, welche im eingetrockneten Zustande als »Gummiharze« bekannt sind, finden sich vielfach abgelagert im Innern der Gewebe; und zwar einerseits in besondern Schläuchen, welche mit der Gewebedifferenzirung aus bestimmten Meristemzellen entstehen, die, bei bleibender Membran, und oft unter beträchtlichem Wachsthum mit den in Rede stehenden Körpern gänzlich erfüllt werden und hierdurch ihre ursprüngliche Zellnatur verlieren; oder aber in besonderen Intercellularräumen.

---

1) Schwendener, l. c. p. 5.

2) Vgl. Sanio, Ueber die im Winter Stärke führenden Zellen etc. (Halle 1858) p. 12. Bot. Ztg. 1863, p. 111.

In ähnlicher Anordnung wie die genannten Schläuche finden sich bei vielen Pflanzen andere, welche ebenfalls mit der ersten Gewebedifferenzirung aus Meristemzellen entstehen und als alleinigen oder vorwiegenden Inhalt Krystalle von oxalsaurem Kalk enthalten. Zwischen allen diesen Ablagerungsorten oder Behältern finden nahe Beziehungen statt. Die Krystallanhäufungen theilen sich in vielen Fällen mit massigen Schleimablagerungen in den Raum eines Schlauches, so dass man je nach dem Vorwiegen des einen oder des andern Körpers von krystallhaltigen Schleim- (z. B. Orchisknollen) oder von schleimführenden Krystallschläuchen (z. B. die Rhaphidenschläuche) reden kann.

Harz und Schleim treten, wie schon angeführt, öfters als Gemenge auf. Die Form der Schläuche geht nicht selten in die von dem Ablagerungskörper erfüllten Intercellularräume über, indem Reihen oder Gruppen der erstgenannten, durch Auflösung ihrer Wände, zu einer amorphen intercellularen Masse verschmelzen. Zwischen Schläuchen und Intercellularräumen gleichen Inhalts findet ferner nicht selten eine wechselseitige Vertretung statt, indem erstlich der gleiche Körper in verschiedenen Gliedern derselben Pflanze theils Schläuche, theils intercellulare Räume erfüllt, wie z. B. das rothe Harz vom Lysimachia- und Myrsine-Arten; oder zweitens von nahe verwandten Pflanzen die einen Schläuche, die anderen Intercellularräume mit der gleichen Ablagerung an denselben Orten haben. Beispiele hierfür werden unten bei den Coniferen, den Compositen u. a. m. zu finden sein. In einander ferner stehenden Familien kommt dann endlich nur diese oder jene Form der Ablagerung und ihrer Behälter vor.

Der Bildungsmodus des Secrets in den interstitiellen Hautdrüsen stimmt mit dem der schizogenen Harzgänge, welche unten zu beschreiben sind, nahe überein. Besonders ist hier auf die eingesenkten Drüsen von Psoralea aufmerksam zu machen.

Der oxalsaure Kalk kann, seinen bekannten Eigenschaften nach, im Wesentlichen nur als ein Körper betrachtet werden, welcher aus dem pflanzlichen Stoffwechsel entfernt, ab- oder ausgeschieden wird. Von den Schleimen, Harzen und ätherischen Oelen der Hautdrüsen lehrt die directe Beobachtung das Nämliche. Nicht minder evident ist die Thatsache, dass die Harze, Schleime u. s. w., welche in circumscripten Behältern z. B. den Harzschläuchen der Laurineen, Piperaceen, Zingiberaceen etc. abgelagert werden, nach ihrer in dem Meristem beginnenden Abscheidung gleich dem Kalkoxalat ohne weitere Verwendung abgelagert bleiben.

Nach allen diesen Thatsachen ist es geboten, die ganze Reihe der in Rede stehenden Körper gleich den Secreten der Hautdrüsen als Ausscheidungen aus dem aufbauenden Stoffwechsel zu betrachten und sie jenen gleich, nämlich Sekrete, nennen. Das Vorkommen als Beimengung des Inhalts oder als Bestandtheil der Membran bildungsfähiger Zellen, welches wohl für alle hierher gehörigen Körper geltend gemacht werden kann, ist kein Argument gegen diese Auffassung, denn einerseits zeigt der oxalsaure Kalk deutlich, dass ein und derselbe Körper ebensowohl in kleiner Menge in einer assimilirenden Zelle, als massenhaft in besonderem Behälter ausgeschieden werden kann; andrerseits ist auch bei der Unsicherheit unserer derzeitigen Kenntnisse eine wesentliche Verschiedenheit zwischen dem, was in dem einen und dem andern Falle z. B.

Harz genannt wird, immer möglich. Und endlich wird eine anderweite für die Pflanze nützliche Verwendung des Secrets, wie sie z. B. für das der Knospenhaare bekannt ist, durch jene Ansicht nicht weiter berührt.

Wir fassen aus den angegebenen Gründen die Gesammtheit der bezeichneten Behälter als Secret-Behälter zusammen. Nach ihrem ausschliesslichen oder vorwiegenden Inhalt sind zu unterscheiden Krystall-, Schleim-, Harz-Behälter etc. Da Harz und ätherisches Oel meist als Gemenge, selten für sich allein vorkommen und auf die vielfach unsicheren chemischen Details hier nicht eingegangen werden kann, so sollen in Folgendem die Worte Harz-, Oel- und Balsambehälter ohne Anspruch auf genaue Inhaltsbezeichnung und meist im Anschluss an den für jeden Einzelfall üblichen Sprachgebrauch angewendet werden. Der Ausdruck Gummiharz soll, mit noch weniger Anspruch auf Genauigkeit, die im frischen Zustande milchigen Gemenge wasserreicher und harziger Secrete bezeichnen. — Nach dem Bau sind die Behälter zu unterscheiden in Schläuche, d. h. aus Zellen, welche ihre Wände beibehalten, hervorgegangene, daher gewöhnlich als Zellen bezeichnete; und in intercellulare, ihrer Gestalt nach entweder Gänge oder Lücken, Höhlen zu nennende. Für viele dieser nach Bau und Inhalt verschiedenen Formen ist der Ausdruck Drüsen oder innere Drüsen im Gebrauch. Es wird schwer sein ihn zu bannen, da er sich in die unverbesserliche Terminologie der Systematik eingebürgert hat, obgleich er, wie das Nachstehende zeigen wird, sehr entbehrlich ist. Will man ihn beibehalten, so ist streng genommen seine Anwendung auf alle Secretbehälter geboten, jede andere eine rein willkürlich conventionelle.

Den zweifellos hierhergehörigen muss manche zweifelhafte Bildung, wie manche »Gerbstoffschläuche«, die »Schlauchgefässe« der Laucharten u. andere unten zu nennende angeschlossen werden, vorbehaltlich der nach genauerer Untersuchung später vorzunehmenden Berichtigungen.

Auf die wechselseitige Vertretung der verschiedenen Formen der Secretbehälter unter einander in verschiedenen Gliedern derselben Pflanze oder in verschiedenen Genera oder grössern Verwandtschaftskreisen wurde schon aufmerksam gemacht.

Aehnliche Wechselbeziehungen kommen hie und da vor zwischen ihnen und Milchsaftröhren (vgl. Cap. VI). Auch wenn man absieht von den Aroideen und Musaceen, deren Milchsaftröhren vielleicht besser in dem gegenwärtigen Capitel aufgezählt würden, steht die Thatsache fest, dass allen mit Milchsaftröhren versehenen Pflanzen die inneren Secretbehälter fehlen. In der der Mehrzahl ihrer Angehörigen nach mit Milchröhren versehenen Artocarpeen-Gruppe fehlen diese, nach Trécul, bei Conocephalus naucleiflorus und kommen dafür dieser Pflanze schleimführende Schläuche und Lücken zu. Unter der Gesammtheit der untersuchten Compositen sind die Cichoraceen von den übrigen ausgezeichnet durch den Besitz der Milchsaftröhren und den Mangel der jenen zukommenden Oelgänge, nur bei Scolymus kommen beide Organe zur Ausbildung.

Auch zwischen dem Vorkommen von Hautdrüsen und innern Secretbehältern ist eine Wechselbeziehung vielfach nicht zu verkennen. Bei den an letztern vorzugsweise reichen Cycadeen, Coniferen, Lauraceen, Umbelliferen, Aurantiaceen, Clusiaceen sind die Hautdrüsen nicht oder nur selten vorhanden. Für andere Familien, z. B. Labiaten, gilt das Umgekehrte. Ausnahmen, mit

beiderlei Organen neben einander, finden sich freilich ebenfalls nicht selten, z. B. Dictamnus und viele Compositen mit Drüsenhaaren und innern Behältern. Und schliesslich ist nicht ausser Acht zu lassen, dass auch beiderlei Organe gänzlich fehlen können, wie z. B. bei den Gramina, Cyperaceen, Palmen, vielen Cruciferen, Ranunculaceen, bei Taxus allein unter den Coniferen u. a. m.

Die hervorgehobenen Beziehungen zwischen den verschiedenen Secrete bildenden Organen sind bei deren Betrachtung stets im Auge zu behalten. Letztere hat dieselben hier in erster Linie nach ihrem Bau zu sondern und sich daher zunächst mit den secretführenden Schläuchen zu beschäftigen. Die intercellularen Behälter werden im VII. Capitel besprochen, intermediäre Bildungen an geeignetem Orte erwähnt werden.

1. Krystallschläuche.

§ 31. Es ist bekannt, dass Krystalle von Kalkoxalat als Zellinhaltsbestandtheile allverbreitet sind. In bestimmten Schläuchen erfüllen sie fast ausschliesslich den Innenraum und diese sind als Krystallschläuche zu unterscheiden. Die Krystalle[1]) bestehen, soweit bekannt, sämmtlich aus Kalkoxalat, welches entweder nach dem quadratischen oder nach dem klinorrhombischen System krystallisirt — nach Souchay und Lenssen bei schneller Ausscheidung in der klinorrhombischen Form und mit der Zusammensetzung

$$\left.\begin{matrix}\mathrm{Ca\,O}\\ \mathrm{Ca\,O}\end{matrix}\right\} \mathrm{C_4\,O_6} + 2\,\mathrm{H_2O},$$

bei langsamer Krystallisation als Quadratoctaeder von der Zusammensetzung

$$\left.\begin{matrix}\mathrm{Ca\,O}\\ \mathrm{Ca\,O}\end{matrix}\right\} \mathrm{C_4\,O_6} + 6\,\mathrm{H_2O}.$$

Die Stammform der dem quadratischen System angehörenden Krystalle ist das Quadratoctaeder, die der in der Pflanze weitaus häufigeren klinorrhombischen das Hendyoëder; abgeleitete Formen: klinorrhombische Säulen, klinorrhombische Tafeln, Zwillingsbildungen, Kantenabstumpfungen kommen in mannichfaltigster Gestalt vor. Als besonders häufige, krystallographisch kaum genau bestimmbare Form sind die beiderseits lang zugespitzten spiess- oder nadelförmigen Krystalle zu nennen, welche De Candolle[2]) Rhaphiden genannt hat. Sie gehören, nach Holzner, höchst wahrscheinlich dem klinorrhombischen System an. Neben diesen verschiedenen einzeln ausgebildeten Krystallen kommen vielfach unvollkommen ausgebildete und zu eckigen oder sternförmigen Drusen verwachsene vor, welche nach Holzner sowohl dem einen als dem andern genannten Systeme zugehören können. Unbestimmt ist Form und Krystallisationssystem für die nicht selten vorkommenden ganz kleinen, bei starker Vergrösserung eben noch scharfe Ecken und Kanten erkennen lassenden, mehr wie kleine Körner aussehenden Krystalle.

In den Schläuchen finden sich die vollkommen ausgebildeten klinorrhombischen Formen und die Drusen fast immer einzeln, selten zu zweien, die Zelle

---

1) Siehe Holzner, Flora 1864, p. 273 u. 556. — Ibid. 1866, p. 413.

2) Organographie végétale I, 126. (ῥαφίς, Nadel).

zum grössten Theile ausfüllend; die Rhaphiden stets in grosser Zahl, in der Regel in einem Schlauche annähernd gleich lang und parallel zu einem Bündel dicht aneinandergelegt, so dass alle Enden der gleichen Seite in einer Ebene stehen, seltner von ungleicher Länge und Richtung, wie in der Rinde mancher Aloë-Arten, z. B. Aloë arborescens, im Parenchym von Mirabilis, und die sehr kleinen Rhaphiden in den zahlreichen Krystallschläuchen der Ceylon-Zimmtrinde. Die winzigen körnchenähnlichen Krystalle füllen in unzählbarer Menge den Schlauch aus, so dass dieser bei durchfallendem Lichte einen völlig schwarzen, dicht körnigen Inhalt zeigt; so in dem Kraute vieler Solaneen [1], von Amarantus retroflexus, caudatus und Verwandten, Sedum ternatum, in Mark und Rinde von Sambucus nigra, der Rinde von Betula verrucosa, Alnus glutinosa, Staphylea pinnata [2], der Rinde der officinellen Cinchona-Arten. [3]

Die Form der Krystallschläuche steht zu derjenigen der in ihnen enthaltenen Krystalle, wenn diese erhebliche Grösse erreichen, in naher Beziehung, ohne dass zur Zeit bestimmt ausgesagt werden könnte, ob die Krystallform von der des Schlauches abhängig ist oder umgekehrt. Die isodiametrischen Drusen sind in ihnen ähnlich gestalteten Schläuchen enthalten, die kürzeren oder längeren klinorrhombischen Formen füllen entsprechend gestaltete, selbst sehr lang gestreckte prismatische oder spindelförmige Schläuche aus, z. B. im Rhizom und Blatt von Iris-Arten [4], im Blatt von Aloë africana. Die Rhaphiden führenden Schläuche sind dem Rhaphidenbündel gleichsinnig längsgestreckt, bei sehr grossen Rhaphiden, wie in der Rinde von Aloë arborescens, in der Zwiebel von Scilla maritima, oft von gewaltiger, in letzterem Falle über 0,5^{mm} [5] erreichender Länge.

Sehr auffallend treten diese Erscheinungen hervor in den Baststrängen dicotyledoner Pflanzen, deren Gewebeelemente aus gestreckt spindelförmigen Cambiumzellen hervorgehen. Die Krystallschläuche entstehen hier durch Quertheilung einer Cambiumzelle (Cap. XIV); bei den langgestreckte klinorrhombische Einzelkrystalle führenden von Guajacum, Quillaja treten wenige Quertheilungen auf, deren Producte (ob sämmtlich?) je ein Krystallschlauch werden. Auch bei Pflanzen mit kleinen Einzelkrystallen oder Drusen mögen öfters nur einzelne Quertheilungsproducte sich zum Krystallbehälter ausbilden. Bei sehr vielen Gehölzen aber theilt sich eine Cambiumzelle durch Querwände in zahlreiche — 20—30 — Kammern, welche nicht oder kaum höher als breit und je von einem Krystall oder einer Druse erfüllt sind. Der Gesammtumriss der ursprünglichen Cambiumzelle bleibt hierbei erhalten, die ganze Kammernreihe selbst im Zusammenhang isolirbar wie eine gekammerte Faser. [6] Hartig hat diese gekammerten oder gefächerten Schläuche Krystallfasern genannt. — Aehnliche Erscheinungen kommen auch in manchen Hölzern vor, z. B. Herminiera Elaphroxylon, und auf der Aussenfläche von Gefäss- und Faserbündeln. Mette-

1) Corda, Beitr. z. Kunde d. Kartoffel etc. in Hlubecks oecon. Neuigkeiten, 1847, No. 58—60. —

2) Sanio, Monatsber. d. Berliner Academie, April 1857.

3) Flückiger, Pharmacognosie, p. 365.

4) Unger, Anat. u. Physiol. p. 123.

5) Flückiger, Pharmacognosie, p. 187.

6) Vgl. Sanio, Monatsber. d. Berlin. Acad. 1857, p. 261. Specielleres s. unten Cap. XIV.

nius' Stegmata an den braunen Fasersträngen von Cyatheaceen (vgl. p. 135) mögen vielleicht eher hierher gehören.

Schläuche mit sehr kleinen und zahlreichen Krystallen, wie die von Solanum, Sambucus etc. sind von den umgebenden Zellen in Gestalt und Grösse meist nur wenig verschieden.

Was den Bau der Krystallschläuche betrifft, so liegen die Rhaphidenbündel anfangs innerhalb eines Protoplasmasackes; im fertigen Zustand wohl immer, wenigstens in allen genauer untersuchten Fällen, eingeschlossen in einer oft ziemlich dicken, ihrerseits von der wenig verdickten Cellulosehaut umgebenen Lage eines homogenen, glashellen Schleimes, welche sich in einigen untersuchten Fällen [1]) gegen Reagentien ähnlich dem arabischen Gummi verhält und in Wasser rasch quillt und unkenntlich (gelöst?) wird. Es bleibt zu untersuchen, wie weit dieser Schleim der Membran oder dem Inhalte der Zelle ursprünglich angehört; nach Frank's Angaben für die ein kleines Rhaphidenbündel enthaltenden schleimführenden Schläuche der Orchis-Knollen ist letzteres wahrscheinlich. Das Vorhandensein des Schleims ist die Ursache, warum die Rhaphidenschläuche in Wasser rasch schwellen, ihre Membran platzt und die Rhaphiden mit dem vorquellenden Schleim austreten und sich im Wasser vertheilen. An den länglichen oder spindelförmigen Rhaphidenschläuchen, wie sie z. B. in Aroideen häufig sind, erfolgt das Platzen und das Austreten der Nadeln, wie Turpin [2]) ausführlich beschrieben hat, gewöhnlich an einem oder an beiden Enden. Schleimreiche Rhaphidenschläuche, zu langen longitudinalen Reihen übereinandergestellt, sind Hanstein's [3]) rhaphidenführende »Schlauchgefässe«.

Diese Schlauchreihen finden sich reichlich im Parenchym vieler Monocotyledonen: Stengel und Blätter von Commelineen, Palmenstämme, z. B. Chamaedorea; erheblich gross fand sie Hanstein in den Laubstengeln, Blättern und Zwiebelschuppen vieler Amaryllideen aus den Gattungen Amaryllis, Spreckelia, Crinum, Pancratium, Eucharis, Alstroemeria, Narcissus, Leucojum, Galanthus. Sie liegen hier vorzugsweise in dem Parenchym der unteren (äusseren) Blattseite, 1—2 Zelllagen unter der Epidermis. Bei den Liliaceen sind sie seltener; stark entwickelt in den Blättern von Hyacinthus orientalis, auch wohl bei Agapanthus (vgl. Hanstein l. c.). Im Laube von Scilla, Ornithogalum, Muscari finden sich kurze Reihen und vereinzelte Schläuche, in den Zwiebelschuppen dieser Pflanzen nur einzelnstehende.

Zur Untersuchung der in Rede stehenden Schlauchreihen eignen sich Commelineenstengel wohl am besten. In den heranwachsenden Internodien dieser Pflanzen, in dem Parenchym der Rinde sowohl wie der Mitte des Stengels, bemerkt man senkrechte einfache Längsreihen von Zellen, deren jede von einem Bündel paralleler Rhaphiden locker erfüllt ist. Die Zellen sind erst kurz cylindrisch. In dem Maasse als das Internodium sich streckt, nehmen die Zellen und die Rhaphiden an Länge zu, bis diese bei den Zellen durchschnittlich 3—4mal die Breite übertrifft. Ein dünner Protoplasmabeleg mit scharf umschriebenem Zellkern kleidet die zarte Cellulosewand bis dahin aus. Mit der weiteren Streckung des Internodiums werden die zartwandig bleibenden Zellen 10—20 mal länger als breit, die

1) Hilgers, in Pringsheim's Jahrb. VI, p. 286.

2) Sur les biforines. Ann. Sc. nat. 2e Sér. Tom. VI, p. 5.

3) Ueber ein System schlauchartiger Gefässe etc. Monatsber. Berlin. Acad. 1859, p. 705. — Die Milchsaftgefässe p. 33.

protoplasmatischen Theile verschwinden, um das Rhaphidenbündel erscheint nur wasserheller, in Alkohol ohne Trübung beträchtlich schrumpfender, in Wasser rasch bis zur Unkenntlichkeit quellender, durch Chlorzinkjod gelb werdender, in Kali nicht gelöster Schleim. Die Rhaphiden nehmen dabei nicht mehr merklich an Zahl oder Grösse zu, sie bilden hinfort eine relativ kleine Anhäufung in dem hyalinen schleimerfüllten Schlauche. Nach Hanstein sollen die Glieder einer solchen Schlauchreihe, wenigstens öfters und theilweise, durch Auflösung der sie trennenden Cellulose-Querwände zu continuirlichen langen Röhren verschmelzen. Die hierfür angeführten Beobachtungen sind jedoch nicht ausreichend, um diese Ansicht zu begründen. Auf Längsschnitten findet man allerdings oft die Rhaphiden unregelmässig verschoben, und durch die zarten Querwände der Schlauchreihe durchgebohrt; andererseits aber auch an beiden Enden geschlossene Schläuche und dichte Rhaphidenbündel in ihnen. Und man kann die Verschiebung der letzteren und die Durchbrechung der Querwände durch sie an intact zur Beobachtung kommenden Präparaten nicht selten direct vor sich gehen sehen. Sie tritt ein bei Einwirkung von Wasser, unter Quellung des Schleims, wesentlich in derselben Form wie bei einzelstehenden Rhaphidenschläuchen. Von spontaner Perforation der Querwände, also einer Verschmelzung der Reihe zu einem continuirlichen Rohr oder »Gefäss« konnte ich mich nicht überzeugen. Wo ich eine bereits vorhandene Perforation fand, war es ein klaffender Riss, wie man ihn beim Platzen entstehen sieht. Es ist übrigens nicht undenkbar, dass auch in der lebenden Pflanze bei übermässiger Wasserzufuhr Querwände platzen und so dieselben Erscheinungen eintreten könnten, welche man auf Durchschnitten sieht. Nach allen diesen, mit Hanstein's Angaben in den Hauptpunkten übereinstimmenden Daten können die in Rede stehenden Bildungen für nichts anderes als eine durch Gestalt und Anordnung ausgezeichnete Specialform der Rhaphidenschläuche gehalten werden.

Für Krystalldrusen hat Rosanoff[1]) zuerst in dem Marke von Kerria japonica, Ricinus communis, in den die Gefässbündel des Blattstiels von Aroideen (z. B. Anthurium rubricaule, Selloum, Pothos argyrea, Philodendron Sellowianum) begleitenden Schläuchen, desgleichen in den Blüthentheilen von Encephalartos, Nelumbium gefunden, dass sie mit der Membran verbunden sind; entweder mit ihren Spitzen der Seitenwand fest angelehnt, oder gleichsam aufgehangen in Cellulosebalken, welche von der Wand in den Innenraum zu einzelnen Drusenspitzen hinlaufen, manchmal verzweigt, manchmal röhrig hohl sind. Dieselbe Befestigung fand de la Rue im Blattparenchym von Hoya carnosa, bei kleineren, in Protoplasma- und selbst Chlorophyll -führenden Zellen enthaltenen, also streng genommen nicht hierher gehörigen Drusen, und ebenfalls im Blatte und Blattstiel von Aroideen (Pothos crassinervis u. a.). Anknüpfend an eine ältere Beobachtung von Schacht[2]) zeigte dann Pfitzer[3]), dass die grossen klinorrhombischen Einzelkrystalle im Laube von Citrus, ferner die in der Rinde von Salix aurita, Populus italica, Celtis australis, Fagus silvatica, Rhamnus Frangula, Acer opulifolium, Platanus orientalis enthaltenen, eng umschlossen sind von einer Cellulosehaut, welche der Cellulosewand des Schlauches in breiter Fläche angewachsen ist und welche aus dem Protoplasma der jugendlichen Krystallzelle rings um den frei liegenden Krystall entsteht, um später der Zellwand fest anzuwachsen. An der Ansatzstelle ist die Seitenwand des Schlauchs oft stark verdickt, zumal bei Citrus, wo der Krystall der sehr dicken Seitenwand oder einem zapfenförmigen Vorsprung derselben eingefügt erscheint. — In den gefächerten Schläuchen des Holzes von Herminiera elaphro-

1) Bot. Ztg. 1865, p. 329. Ibid. 1867, p. 41. Vgl. auch de la Rue, ibid. 1869, p. 537.
2) Abhandl. Senckenberg. Gesellsch. z. Frankfurt a. M. I, p. 150, Taf. VII, Fig. 21.
3) Flora 1872, p. 95, Taf. III.

xylon[1]) liegt in jedem der ohngefähr kubischen Fächer eine klinorrhombische Tafel mit ihrer einen Seite der stark verdickten Innenwand des Schlauchs eingepasst, im übrigen das Lumen des Faches fast ausfüllend. Eine den Krystall rings umgebende Membran konnte ich hier nicht finden. — Der von dem Krystall nicht erfüllte Raum aller dieser Schläuche wird im erwachsenen Zustande anscheinend von Wasser eingenommen.

Viele Krystalle jeglicher Form, die Rhaphiden ausgenommen, scheinen frei innerhalb der Membran des Schlauches zu liegen, von dieser entweder eng umschlossen, aber ohne Befestigung, oder in anscheinend wässeriger Flüssigkeit suspendirt. So z. B. die grossen Krystalle von Iris, die Krystallkörnchen. Für alle diese Fälle ist jedoch noch bestimmter festzustellen, ob nicht eine Gallertumhüllung oder Befestigung an die Wand vorhanden ist. Für das allgemeine Vorkommen solchen Verhaltens sprechen Payen's Angaben über das Vorkommen siliciumhaltiger Hüllen um Drusenkrystalle und membranähnlicher, mit Jod sich bräunender, umhüllender Schichten körniger Substanz. Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle, p. 393. —

Krystallschläuche finden sich in allen Theilen und Gewebecomplexen der Pflanzen; am reichlichsten, oft in colossaler Menge — der Stamm von Cereus senilis enthält in der Trockensubstanz über 85 % Kalkoxalat (Schleiden) — in dem Parenchym saftigen Laubes, lederiger Blätter, in nächster Nachbarschaft der Gefässbündel, diese reihenweise begleitend, in dem Baste und dem Mark dicotyledoner Holzgewächse, bei manchen auch im secundären Holzparenchym (Pterocarpus santalinus, Haematoxylon etc.) und den Markstrahlen des Holzes (z. B. Camellia japonica, Vitis, vgl. Cap. XIV); bei Vorhandensein grosser luftführender Intercellularräume oft besonders reichlich an den Grenzen dieser und in sie hineinragend; z. B. Aroideen, Pistia, Myriophyllum.

Sie kommen den meisten Familien und in einer Familie meist allen Genera und Arten zu; und bei denjenigen, wo eigentliche Krystallschläuche selten sind oder fehlen, ist der oxalsaure Kalk oft in Form kleinerer Krystalle im Inhalt parenchymatischer Zellen, oder wie bei Cupressineen, Taxineen, Ephedra, Welwitschia[2]) den Zellmembranen eingelagert.

Je allgemeiner diese Regel Geltung hat, um so beachtenswerther ist eine Reihe von Ausnahmefällen. Bei den Equiseten ist kein oxalsaurer Kalk anatomisch nachgewiesen. Desgleichen bei den meisten Farnen, Gramina, den Potameen (bei den Phanerogamen von den Blüthentheilen abgesehen). Doch finden sich innerhalb mancher der genannten Familien Ausnahmen: Krystalle in den Epidermiszellen von Asplenium Nidus, in den Deckplättchen von Cyatheaceen (vgl. p. 135); zahlreiche Drusen im Parenchym des Stengels von Panicum turgidum.

Andrerseits werden Krystallschläuche oder Krystalle überhaupt nicht gefunden bei bestimmten Arten oder Genera aus Familien, deren Angehörige in der Regel sehr reich an ihnen sind. In Nicandra physaloides und Petunia nyctaginiflora fand ich keine Krystallschläuche, während die übrigen untersuchten

1) Hallier, Bot. Ztg. 1864, Taf. III, gibt richtige Umrisse dieser Zellen, aber unrichtige Beschreibung.

2) Vgl. Graf zu Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1871.

Solanaceen sehr reich daran sind. Nach Gulliver fehlen die Krystallschläuche bei Tulipa silvestris, Fritillaria Meleagris, Lilium Martagon, candidum, aurantium, während die meisten anderen Liliaceen reich daran sind; Sparganium ist reich an Rhaphiden, die Typha-Arten krystallfrei. Unter den Lemnaceen[1]) hat keine Wolffia Krystalle, die Lemnen und Spirodelen sind reich an Rhaphidenschläuchen, letztere auch an Drusen.

Die Form der Krystallschläuche und der Krystalle in ihnen ist für manche Abtheilungen, Familien, Arten charakteristisch[2]), jedoch lassen sich allgemeine ausnahmslose Regeln nicht aufstellen. In den meisten Monocotylen-Familien sind ausschliesslich oder ganz vorherrschend Rhaphiden vorhanden, oft in ungeheurer Menge; z. B. Liliaceen, Orchideen, Bromeliaceen u. s. w. Den Allium-Arten fehlen jedoch die Rhaphiden und, soweit bekannt, ausschliesslich krystallführende Schläuche überhaupt. Dafür liegt in den jungen Zwiebelschalen (besonders schön bei A. sativum) in der Mitte jeder Zelle des subepidermalen Parenchyms der Aussenseite ein prismatischer Krystall oder einige verwachsene[3]). In anderen, z. B. den Araceen, Rhaphiden- und Drusenschläuche nebeneinander, oft in demselben Querschnitt. Bei den Irideen kommen nur grosse säulenförmige Einzelkrystalle vor. Während die Musaceen Rhaphidenschläuche haben, kommen bei Marantaceen und Zingiberaceen nur andere Formen der Krystalle vor. — Für die Dicotylen ist das Vorkommen von Drusen oder klinorrhombischen Einzelkrystallen, oder von beiden miteinander, manchmal noch mit Krystallkörnchen, bei gänzlichem Fehlen der Rhaphiden der häufigste Fall. In bestimmten Fällen treten diese aber auch hier ausschliesslich oder vorherrschend auf. Nachstehend seien noch einige Beispiele den vorstehend angegebenen hinzugefügt, für weitere Details auf die citirten Autoren, für die Erscheinungen im Dicotylen-Baste auch auf Cap. XIV verwiesen.

Drusen kommen ausschliesslich oder ganz vorherrschend vor im Laube von Chenopodiaceen, Caryophylleen, Cacteen, Lythrarieen (Gulliver) und sehr vielen anderen Familien; nach Sanio[4]) in dem Baste von Juglans regia, Rhus typhinum, Viburnum Oxycoccos, V. Lantana, Prunus Padus, Punica Granatum, Ptelea trifoliata, Ribes nigrum, Lonicera tatarica.

Klinorrhombische Einzelkrystalle im Laube von Citrus; im Baste der Acer-Arten, Pomaceen, von Quillaja Saponaria, Robinia Pseudacacia, Virgilia lutea, Melaleuca styphelioides, Ulmus campestris, Guajacum, Berberis vulgaris[5]) u. a. m., auch Abies pectinata.

Klinorrhombische Einzelkrystalle und Drusen nebeneinander fand Sanio im Baste von Quercus pedunculata, Celtis australis, Aesculus Hippocastanum, Hamamelis virginiana, Morus alba, Salix cinerea, Fagus silvatica, Populus-Arten, Gleditschia triacanthos, Carpinus Betulus, Ostrya virginica, Corylus Avellana, Tilia parvifolia, Spiraea opulifolia.

Klinorrhombische Einzelkrystalle nebst Drusen und Körnerschläuchen im Baste von Betula verrucosa und Alnus glutinosa (Sanio).

Nur Körnchenschläuche: Sambucus nigra.

---

1) Hegelmaier, Lemnaceen, p. 33.

2) Details siehe für die Rinde dicotyler Gehölze bei Sanio l. c.; für das Laub sehr zahlreiche Einzelheiten bei Gulliver: Annals and Magaz. of nat. history, Vol. XI, XII, XIII, XIV, XV, XVI.

3) Hanstein, Milchsaftgefässe p. 36.

4) Monatsber. d. Berliner Academie, April 1857.

5) Vgl. Sanio, l. c.

Rhaphiden fehlen in den bisher von Dicotyledonen genannten Beispielen. Sie sind reichlich und mindestens vorherrschend in den Blättern der Galium-Arten und nächstverwandter Genera, im Laube von Vitis, Cissus, Ampelopsis; bei Vitis auch im Holze und mit klinorrhombischen Krystallen, im Baste; in der Rinde von Cinnamomum zeylanicum, Olea europaea; im Laube (Blättern und Stengeln) von Impatiens-, Mesembryanthemum-, Phytolacca-Arten, Nyctagineen, Oenothereen.

Wie schon aus dem Mitgetheilten ersichtlich ist, sind auch hier in den gleichnamigen Theilen von Pflanzen naher Verwandtschaft und gleicher Lebensweise Verschiedenheiten vorhanden, und man kann keine Form der Krystallschläuche als allgemeine Familieneigenthümlichkeit, oder Anpassungserscheinung bezeichnen. Unter den mehrfach erwähnten Solanaceen zeigen die allermeisten, z. B. Solanum tuberosum, Dulcamara, Nicotiana-Arten, Scopolia atropoides, Jochroma Warczewiczii, in dem ganzen Parenchym des Stengels sehr zahlreiche Körnchenschläuche (in den Blättern öfters Drusen). Jochroma coccineum hat die Körnchenschläuche in Menge im Markparenchym, in der Rinde nur prismatische Einzelkrystalle; bei Atropa Belladonna fehlen die Körnchenschläuche im Laube ganz; die völlige Abwesenheit von Krystallschläuchen bei Petunia wurde oben erwähnt. Alle diese Angaben gelten für eigentliche Krystallschläuche und es ist immer festzuhalten, dass neben diesen kleinere Einzelkrystalle aller Formen im Inhalt oder in den Membranen anderer Gewebeelemente vorkommen können.

Die Krystallschläuche treten in frühem Jugendzustand der Gewebe auf, meist mit dem Beginn der Gewebedifferenzirung[1]; im Blatt von Citrus beginnt, nach Pfitzer, ihre Bildung erst, wenn dasselbe etwa 3 Ctm. lang ist, ihre reichliche Ausbildung erfolgt erst in dem fast völlig entfalteten noch weichen Blatte, wenn dessen Zellen die letzte definitive Streckung und Membranverdickung erfahren. Sie verbleiben in der mit vollendeter Gewebedifferenzirung erlangten Grösse und Structur zeitlebens unverändert.

Als Anhang zu den Krystallschläuchen ist das Vorkommen von Cystolithen führenden Zellen zu erwähnen, welche sich bei Acanthaceen und manchen Urticaceen (Pilea), für deren Epidermis sie oben (p. 110) beschrieben wurden, auch in dem Parenchym der Rinde und selbst des Markes zerstreut finden. Hinsichtlich ihres Baues gilt alles, was oben für die gleichnamigen Bildungen der Epidermis gesagt wurde.

2. Schleimführende Schläuche.

§ 33. Die im Innern der Gewebe vorkommenden Pflanzenschleime und gummiartigen Körper, soweit sie nicht dem Zellinhalt der assimilirenden Parenchymzellen angehören, wie z. B. der massenhafte Schleim in Borragineen-Wurzeln (Symphytum, Cynoglossum u. a.) oder der des schleimreichen Saftparenchyms (Aloë-Arten etc., vgl. p. 123), erfüllen ganz oder fast vollständig den Raum besonderer schleimführender Schläuche.[2] Solche finden sich im Parenchym der Malvaceen, Tiliaceen, Sterculiaceen, in der Rinde der officinellen Lauraceen, der Ulmen, der Cacteen[3], den Orchis-Knollen; in der Rinde der

1) Vgl. Hilgers, l. c.

2) Trécul, l' Institut, 1862, p. 314. A. B. Frank, Ueber die anatom. Bedeutung etc. d. vegetab. Schleime. Pringsheim's Jahrb. V, 161, Taf. XV, XVI. Ders., Zur Kenntniss d. Pflanzenschleime. Journal f. pract. Chemie, Bd. 95.

3) Schleiden, Anatomie d. Cacteen p. 8, wo übrigens der Bau nicht richtig dargestellt ist.

Tannen (Abies pectinata und Verwandte). Sie sind wohl in allen Fällen von den umgebenden Parenchymzellen durch beträchtlichere Grösse ausgezeichnet und sind zwischen diese einzeln oder gruppen- oder reihenweise vertheilt, meist ohne deutlich erkennbare Ordnung; bei den Orchisknollen ziemlich regelmässig als weite Schläuche überall die Maschen eines Netzwerks ausfüllend, welches von allseitswendigen ein- bis wenigschichtigen Lagen stärkereicher Parenchymzellen gebildet wird.[1] In Wasser liegend erscheinen sie als von dem gequollenen Schleime erfüllte intercellulare Lücken und sind als solche von den älteren Anatomen[2] beschrieben.

Wird die Quellung des Schleims verhütet, z. B. durch Alkoholbehandlung, so erscheinen sie innerhalb einer äussersten (Cellulose-) Membranschicht von der festen Schleimmasse ganz, oder bis auf einen unbedeutenden centralen Hohlraum erfüllt. Die Schleimmasse zeigt in der Mehrzahl von Fällen — Malvaceen, Cacteen[3], Lauraceen — die Structur einer sehr dicken, reich und zart geschichteten Zellmembran, manchmal (bei Malvaceen) selbst Tüpfelkanäle, und ist ihrer Entstehung und morphologischen Bedeutung nach nichts anderes als eine auf Kosten des Innenraumes stark verdickte Zellwand. Nach Trécul's Angaben würden freilich Zweifel hieran gestattet und neue Untersuchungen erwünscht sein. In anderen Fällen, als deren Typus die Orchisknollen zu nennen sind, entbehrt die Schleimmasse jener Schichtung und entwickelt sich aus einem anfänglich im Innern des Protoplasmas um ein neben dem Zellkern liegendes Rhaphidenbündel nach Art einer Vacuole entstandenen Schleimtropfen, welcher wachsend das Protoplasma und den Zellkern völlig verdrängt, während das Rhaphidenbündel auch in der fertigen Schleimmasse verbleibt. Die Schläuche in der Rinde der Weisstanne scheinen sich ihrem Bau nach den letztbeschriebenen anzuschliessen, ihre Entwicklung ist noch näher zu untersuchen.

In späteren Lebensstadien findet man z. B. bei Althaea rosea die Schläuche öfters in der lebenden Pflanze zu structurlosen Massen aufgequollen; diese füllen alsdann Lücken in dem Parenchym aus, welche verschiedene Gestalt und Grösse haben, je nachdem sie aus der Verquellung eines oder mehrerer Schläuche entstanden sind. Diesen letzteren Bildungen dürften sich am besten auch die frühzeitig aus einer Gruppe verquellender, schleimführender Zellen entstehenden schleimerfüllten Lücken anschliessen, welche in dem Parenchym der Linden (Rinde, Blätter, Knospenschuppen) beschrieben sind[4]; desgleichen die von Trécul[5] beschriebenen »Gummi« führenden Zellen und aus Verquellung solcher entstehenden Lücken im Parenchym der Zweige von Conocephalus naucleiflorus. Ob die von demselben Autor[6] beschriebenen Gummilücken der Quiina-Arten hierher oder zu den secundären Desorganisationsproducten gehören, ist ihm selbst zweifelhaft. Mit dem Ausdrucke des Zweifels dürften auch die im Paren-

1) Frank, l. c. Berg, Atlas z. pharm. Waarenkunde, Taf. 23.
2) Meyen, Secretionsorgane, p. 22.
3) Wigand, in Pringsheim's Jahrb. III, p. 149, Taf. VII, 6.
4) Frank, Beitr. z. Pflanzenphysiologie, p. 113.
5) Comptes rendus Tom. LXVI, 575 (1868).
6) Comptes rend. Tom. LXIII, 717 (1866).

chym des Stammes und Blattes von Welwitschia [1]) zerstreuten kleinen Schleimmassen hier genannt werden.

Von solchen gummösen und schleimigen Desorganisationsproducten, welche secundär aus den verschiedensten Gewebearten hervorgehen können, unterscheiden sich die hier in Rede stehenden Schläuche dadurch, dass sie direct aus dem Meristem hervorgehen, als dessen erste erkennbare Differenzirungsproducte sie oft auftreten, von den umgebenden Parenchymzellen durch raschere Grössenzunahme und durch Mangel selbst transitorischer Chlorophyll- oder Amylumbildung verschieden. Freilich schliessen sich dann die Fälle später Verquellung von Schläuchen an jene der secundären Desorganisation einigermassen an. Andrerseits sind nahe Beziehungen zu den schleimigen Epidermiszellen (p. 77) und den Rhaphidenschläuchen (p. 146), und den Sklerenchymelementen — z. B. der Punica-Rinde — unverkennbar.

3. Harz- und Gummiharz-Schläuche.

§ 34. Schläuche, welche vom Zeitpunkt der Gewebedifferenzirung an dauernd mit den in der Ueberschrift genannten Körpern, das Harz jedenfalls meistens von ätherischem Oel begleitet, erfüllt sind, kommen zahlreichen Familien als charakteristischer Formbestandtheil zu, oder einzelnen Genera und Arten, in letzterem Falle meist (z. B. Tagetes, Lysimachia) an bestimmten Orten die intercellularen Behälter, welche an anderen Orten derselben Pflanze vorkommen, vertretend (vgl. § 50).

Man kann nach den extremen Fällen zwei Formen dieser Schläuche unterscheiden, kurze und lange. Die ersteren sind von ohngefähr isodiametrischer, meist rundlicher Gestalt, haben dünne, glatte, homogene Membranen, welche im erwachsenen Zustande in den untersuchten Fällen (Laurus, Camphora, Acorus Calamus, Zingiberaceen, Canella) durch Jod und Schwefelsäure nicht gebläut, sondern gelb und durch intensive Einwirkung der Säure nicht zerstört werden. Protoplasma ist im erwachsenen Schlauche anscheinend nicht vorhanden, dieser vielmehr von einem homogenen, verschiedentlich gefärbten Harztropfen oder von einem Aggregat mehrerer ganz ausgefüllt. Schläuche dieser Kategorie liegen, vereinzelt oder in kleinen Gruppen in dem (primären und secundären) Parenchym, von dessen Zellen sie durch ihren stark lichtbrechenden Inhalt auffallend abstechen und oft durch beträchtlichere Grösse ausgezeichnet sind, bei den Zingiberaceen, Acorus, Piperaceen, Lauraceen [2]), Magnoliaceen (Magnolia, Drimys, Liriodendron [3]), Canellaceen, in der Rinde von Croton Eluteria und Verwandten (Cascarill-Rinde), Galipea officinalis (Cortex Angusturae) [4]), Aristolochien. Bei der Mehrzahl genannter Gruppen und Genera sind die in Rede stehenden Schläuche die einzigen Behälter der charakteristi-

1) Vgl. Hooker, Welwitschia, p. 11, 19.
2) Unger, Anatomie u. Physiol. p. 210.
3) Treviranus, Beiträge, Fig. 34, 35.
4) Vergl. die auf besagte Rinden und andere, aus genannten Familien stammenden Droguen bezüglichen Abbildungen in Berg's Atlas z. Pharm. Waarenkunde.

schen Secrete. Galipea hat jedoch, nach Engler's [1]) Angaben zu schliessen, auch intercellulare Behälter in dem primären Parenchym.

In der Wurzel von Acorus [2]) Calamus und gramineus, ist die innere der beiden oberflächlichen Schichten aus regelmässig prismatischen Harzschläuchen zusammengesetzt. Aehnliches gibt v. Tieghem für die Wurzel von Xanthochymus pictorius und Rheedia lateriflora an, in welcher die ihr fehlenden, dem Stamm und Blatte aber zukommenden intercellularen Behälter durch diese Schläuche ersetzt werden (vgl. unten § 50). Ob die für die Wurzel von Valeriana angegebene, Harz oder Oeltropfen führende hypoderme Gewebeschicht hierher gehört, bleibt zu untersuchen [3]).

In dem primären Parenchym der Wurzeln mancher Lysimachien und Myrsineen, in dem secundären mancher Compositen finden sich ferner, als Vertreter der in anderen Theilen derselben Pflanzen vorkommenden intercellularen Behälter Schläuche, deren Vorkommen in dem unten folgenden Abschnitt über letztere näher angegeben wird.

Die Entwicklung der kurzen Harzschläuche, zumal die Entstehungsgeschichte ihres Inhalts ist noch unklar und eingehender Untersuchung bedürftig.

Lange Schläuche habe ich die andere Kategorie deswegen genannt, weil sie entweder als lange, einfache, d. h. aus einer stark sich streckenden Zelle entstehende und deren ursprüngliche Wand behaltende Röhren, einzeln oder reihenweise übereinander gestellt, die Gewebe durchziehen, oder wenigstens lange Reihen von bezeichnetem Verlaufe bilden, wenn auch die einzelnen Glieder dieser wenig gestreckt sind. Beiderlei Specialformen können in einer Pflanze (z. B. bei Convolvulaceen) je nach der Längsstreckung der Glieder, welchen sie angehören, unmittelbar ineinander übergehen.

Die meisten hier zusammengestellten langen Schläuche sind sehr unvollständig oder nach den verschiedenen Beziehungen ungleich untersucht, es ist daher wohl möglich, dass zum Theil ganz heterogene Dinge vorläufig beisammen stehen; das allen Gemeinsame ist durch die Behandlung an dieser Stelle hinreichend bezeichnet. Der Inhalt der in Rede stehenden Schläuche ist wenigstens auf der Höhe ihrer Entwicklung, meist ein milchiges Gemenge von harzigen Körpern (im weitesten Sinne) und wasserreichen Lösungen oder Schleim. Ihre Vertheilung ist nach den Einzelfällen verschieden, die Schlauchreihen der Allium-Arten, die Schläuche der Cinchoneen durchziehen ausschliesslich das Parenchym. Die meisten hierhergehörigen Bildungen aber begleiten die Gefässbündel oder liegen in dem secundären Baste in ähnlicher oder gleicher Anordnung wie die Milchsaftröhren verschiedener Familien. Bei manchen Pflanzen, z. B. bestimmten Aroideen, Musaceen (vgl. § 47), stehen sie genau an der Stelle, welche die hier fehlenden Milchröhren bei anderen nahe verwandten Formen einnehmen. Alles dies deutet eine nahe, sowohl morphologische als physiologische Verwandtschaft mit den Milchröhren, wenigstens mit bestimmten diesen zugezählten Organen an; viele der in Rede stehenden Schläuche sind daher auch oft als Milchröhren beschrieben worden. Von vielen wurde dabei

1) Studien über d. Rutaceen etc. Halle 1874.
2) v. Tieghem, Struct. des Aroidées, Ann. sc. nat. 5. Sér. T. VI, p. 175.
3) Vgl. Meyen, Secretionsorgane, p. 63, Taf. VI, Fig. 22.

allerdings angenommen, dass sie als gegliederte Milchröhren durch Verschmelzung longitudinaler Zellreihen entstehen, eine im allgemeinen jedenfalls unrichtige Ansicht. Wo jedoch, wie z. B. bei Convolvulaceen, Acer, Allium, die hierher gehörigen Schläuche geradlinig übereinander stehen, scheint solche Verschmelzung hie und da streckenweise vorkommen zu können durch Perforation querer Wände oder auch dünner Tüpfelstellen an seitlichen; es ist aber hier immer schwer zu entscheiden und mir in keinem Falle ganz klar geworden, ob die beobachteten Perforationen spontan oder bei der Präparation entstanden sind.

Die hierher zu rechnenden Organe sind folgende. Die milchsafterfüllten Schlauchreihen der Allium-, vielleicht auch der Aloë-Arten; die später (§ 47) zu beschreibenden der Aroideen und Musaceen; die als »Milchsaftgefässe« beschriebenen Schlauchreihen der Convolvulaceen, welchen sich die der Sapotaceen (Sideroxylon, Bumelia, Isonandra) nach Bau und Anordnung nahe anschliessen; die längs der Gefässbündel vieler Cynareen verlaufenden; die von Sambucus, Cinchona und Ladenbergia, Acer. In wieweit die harzführenden Elemente im Parenchym des secundären Coniferenholzes hierher gehören oder zu den Parenchymzellen, muss unentschieden bleiben (vgl. Cap. XIV).

Zweifelhaft mögen hier genannt werden die im § 47 noch zu erwähnenden pigmenterfüllten Schläuche von Sanguinaria, Glaucium, Macleya, die die Gefässbündel der Aloë-Arten begleitenden, Gummiharz führenden Schläuche oder Zellen, endlich die vielerlei mit eigenthümlichen Pigmenten (meist wässerigen Lösungen) erfüllten »Zellen«, wie die der Rheum-Wurzeln[1], Rubia, u. s. w.

Ueber die genauer untersuchten, hierher zu stellenden Organe sind nachstehende Einzelheiten anzuführen.

1. Bei den darauf untersuchten **Allium**-Arten, A. Cepa, fistulosum, ascalonicum u. a., entdeckte Hanstein[2] grosse weite Schläuche, welche er mit den Rhaphidenschlauchreihen anderer Monocotylen als Schlauchgefässe zusammenfasst. Sie sind den letztgenannten Schläuchen, z. B. denen der Amaryllideen, ihrer Gestalt und Anordnung nach sehr ähnlich, im Bau und speciell in der Inhaltsbeschaffenheit aber von ihnen verschieden.

In den Zwiebelschuppen der Laucharten erscheinen sie als zahlreiche, dem blossen Auge eben erkennbare, nervenähnlich verlaufende trübe Längsstreifchen. Sie liegen nahe der Aussenfläche der Schuppe, zwischen der 2. und 3. Parenchymschicht. Die einzelnen Schläuche sind von rundem Querschnitt, weiter als die ihnen fest anliegenden Zellen des benachbarten Parenchyms, viel länger als breit, unter den ebenen Endflächen oft etwas aufgetrieben und zu Längsreihen übereinander gestellt (Fig. 56).

Am Grunde der Schuppe sind sie oft kürzer als oben, nicht selten ausgesackt ästig, die Aeste verbinden benachbarte Reihen als quere oder schräge Anastomosen mit einander; auch der Länge nach dicht aneinander liegende Schlauchreihen kommen hier vor.

Die Schläuche sind von körnig trüber Flüssigkeit erfüllt, welche auf der Schnittfläche angeschnittener Zwiebeln dem blossen Auge als eine blasse Milch erscheint, im Schlauche selbst zwar trübe, aber immerhin noch durchscheinend ist. Die stoffliche Beschaffenheit dieses Inhalts ist nicht genau untersucht; die nahe liegende Vermuthung, dass sie das Knoblauchöl vorzugsweise enthalte, hat sich mir nicht bestätigt. Rhaphiden oder anderweite Krystalle fehlen ihr durchaus. In den nicht allzu alten Schläuchen findet sich noch ein grosser, etwas längsgestreckter Zellkern. Die Wände der Schläuche sind farblos, weich,

1) Unger, Anat. p. 206. 2) l. c. vgl. p. 146.

so dass sie auf Durchschnitten durch die turgescenten Parenchymzellen von der Seite her eingedrückt werden; wo sie letztere berühren glatt oder mit ganz einzelnen kleinen runden Tüpfelchen; auf der ganzen Berührungsfläche von zwei Schläuchen untereinander aber, einem groben Sieb ähnlich, mit dicht gestellten runden, — nicht perforirten — Tüpfeln und zwischen diesen liegenden ziemlich dicken Membranstreifen versehen. Dies sowohl an den queren Wänden als den seltener vorkommenden seitlichen Berührungsflächen der Länge nach aneinander liegender Schläuche.

In die Laubblätter setzen sich die Schlauchreihen fort; sie haben hier gleiche Lage und gleichen Bau wie in den Zwiebelschuppen, die Schläuche sind aber viel länger gestreckt, die Inhaltsflüssigkeit weniger trübe. Die gleichen Schläuche wie bei Allium sind bis jetzt nur bei Triteleia-Arten gefunden worden (Hanstein).

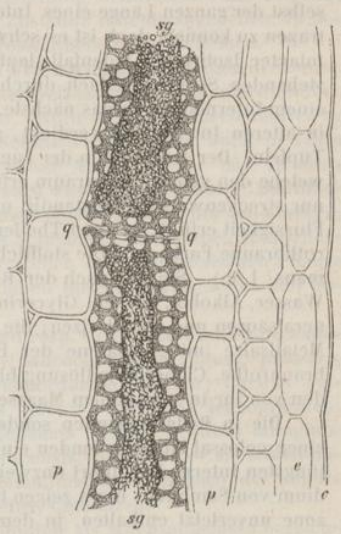


Fig. 56.

2. Zweifelhaft bezüglich ihrer Hierhergehörigkeit sind die »Saftbehälter« in den Blättern der officinellen und anderer **Aloë**-Arten. Sie begleiten die longitudinalen Gefässbündel in Form eines die Aussenfläche des kleinen Siebtheils umgebenden, auf dem Querschnitt etwa halbkreisförmigen und mehrreihigen Stranges prismatischer Schläuche, welche mit ebenen Enden zu Längsreihen übereinander gestellt sind. Die Länge eines Schlauches wechselt nach Trécul's Bestimmungen, z. B. bei A. vulgaris von 0,40mm bis 1,30mm, bei beträchtlicher, in genannter Species z. B. 0,10—0,13mm betragender Weite. Sie sind zartwandig und mit einem je nach Species, Standort und Jahreszeit verschieden intensiv gefärbten, oder aber (Aloë arborescens, plicatilis) farblosen »Safte« erfüllt, welcher homogen ist oder kuglige Tropfen in verschiedener Zahl, Grösse und specieller Structur suspendirt enthält. Nach den vorliegenden Angaben können durch Desorganisation einzelner Schläuche Lücken in dem Strange gebildet werden, welche denselben »Saft« enthalten. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass das Gummiharz, welches die officinelle »Aloë« ist, aus diesen Schläuchen stammt, doch ist selbst dieses nicht sicher. Gegen das umgebende Chlorophyllparenchym wird der Strang von einer Schicht anscheinend parenchymatischer, etwas abgeplatteter kleiner Zellen oder Schläuche umringt, welche häufig auch gefärbten Saft enthalten, und in diesen sah Flückiger, bei A. soccotrina, nach langsamem Eindunsten des »klaren, zähen, schön gelben Inhalts« deutliche gelbe (Aloin-?) Tafeln anschiessen. Weitere Details über diese noch genau zu untersuchenden Organe s. bei Unger, Anat. u. Physiol. p. 206; Flückiger, Pharmacognosie p. 106, und sehr ausführlich Trécul, Compt. rendus, 1. Mai 1871, Ann. sc. nat. 5. Sér. T. XIV, p. 80.

Zahlreiche Haworthia-Arten, Aloë ciliaris haben nach Trécul keine Secretschläuche.

3. In den Stengeln von **Sambucus** (S. nigra, S. Ebulus) kommen in der Rinde aussen von den Gefässbündeln, und besonders in der Peripherie des Markes senkrechte Streifen vor, welche beim Trocknen intensiv braun werden und in diesem Zustande für nichts geringeres als Pilze gehalten worden sind.[1] Nach Dippels Darstellung[2], welche ich in allen

Fig. 56. Allium Cepa, Längsschnitt durch eine Zwiebelschuppe. *e* Epidermis. *c* Cuticula. *p* Parenchym. Zwischen der 2. und 3. Parenchymschicht zwei aneinanderstossende

1) Vgl. Oudemans, over eene bijzondere soort von buizen in den Vlierstam (Sambucus nigra), tot hiertoe voor een fungus (Rhizomorpha parallela Roberge) gehouden. Verslag. k. Acad. von Wetenschappen, Natuurkunde, 2. Reihe, Tom. VI (1872).

2) Die milchsaftführenden Zellen der Holunderarten. Verhandl. d. Nat. Vereins f. Rheinland u. Westphalen, Jahrg. 22, p. 1—9, Taf. I (1866).

Hauptpunkten bestätigt fand, bestehen die Streifen aus langgestreckten, spindelförmigen, an beiden Enden verjüngten Schläuchen von sehr erheblicher Länge und Breite. Letztere schwankt bei rundem Querschnitt zwischen 0,025mm und 0,164mm (Dippel). Die Länge des erwachsenen Schlauchs gibt Dippel auf meist über 18—20mm, die des einzigen von ihm unverletzt isolirten auf 14mm an. Mir scheint sie beträchtlich höhere Werthe erreichen und selbst der ganzen Länge eines Internodiums gleich kommen, also bis 20 Cm. und mehr betragen zu können, doch ist es schwer dies sicher zu entscheiden, wegen der Schwierigkeit intacter Isolirung. Jedenfalls laufen die beim Trocknen braunen, aus den Schläuchen bestehenden Streifen vielfach durch die ganze Internodienlänge, auch durch die Knoten von einem Internodium in das nächste. Die Membran der Schläuche ist ziemlich zart, farblos; in älteren Internodien verdickt, geschichtet, mit runden oder ovalen, nicht perforirten Tüpfeln. Der Inhalt ist in der Jugend eine trübe, feinkörnige, schon ziemlich zähe Masse, welche den ganzen Innenraum erfüllt. In älteren Zuständen ist diese Masse oft ganz oder nur streckenweise wandständig und der Mittelraum alsdann von anscheinend wässeriger Flüssigkeit erfüllt; in alten Theilen nimmt sie homogene, fest-gelatinöse Beschaffenheit und rothbraune Farbe an. Die stoffliche Beschaffenheit dieser Masse ist nicht klar (vgl. Oudemans, l. c.). Sie ist, nach der Reaction auf Eisensalze, stark gerbstoffhaltig; sie quillt in Wasser, Alkohol, Aether, Glycerin, Alkalien, Essigsäure; sie vermindert ihr Volum in Mineralsäuren und Metallsalzen; die meisten Säuren (auch Jod und Schwefelsäure), Alkalien, Metallsalze (mit Ausnahme der Eisenverbindungen) rufen in der noch farblosen Masse braunrothe, Chlorzinkjodlösung blaue Färbung hervor. Karmin- und Anilinfarbstoffe werden von ihr in sehr hohem Maasse aufgenommen.

Die in Rede stehenden sonderbaren Gebilde entstehen, wie Dippel gezeigt hat, aus je einer colossal lang werdenden einfachen Zelle. Die Beobachtung ihrer Entwicklung in den jüngsten Internodien führt unzweifelhaft zu dieser Ansicht. In dem allerobersten Internodium von Sambucus nigra zeigen tangentiale Längsschnitte, welche die peripherische Markzone unverletzt enthalten, in dem Parenchym zerstreute Zellen von der bezeichneten Inhaltsbeschaffenheit, durch die sehr intensive Anilinfärbung leicht deutlich zu machen, in dem Parenchym zerstreut, die längsten dem Internodium fast gleichlang, die kürzesten kaum doppelt so lang als breit. In mehr gestreckten, bis 5mm langen Internodien sind die ersten Schläuche schon beträchtlich verlängert und beginnen neue, theils neben, theils über die ersten gestellte Zellen die Eigenschaften derselben anzunehmen. Solche Zustände lassen auf den ersten Blick die Entstehung der Schläuche aus Reihen verschmelzender Zellen vermuthen, was sich jedoch durch keine directe Beobachtung bestätigt. An älteren, auch an ganz erwachsenen Schläuchen tritt, zumal nach Einwirkung von Kali[1]), leicht eine Trennung der Inhaltsmasse ein in cylindrische, durch helle Querstreifen scharf begrenzte Stücke, welche cylindrischen, in senkrechter Reihe übereinanderstehenden Zellen ähnlich sind, nach den direct zu beobachtenden jungen Entwicklungszuständen aber für nichts anderes als Producte der Reagenswirkung gehalten werden können. Bilder, wie die Figur 9 bei Oudemans l. c., stellen jedenfalls anderes als Entwicklung der Schläuche vor.

4. Die Gummiharz oder »Milchsaft« führenden Schläuche, welche nach Karsten allen Arten der Genera **Cinchona** und **Ladenbergia** zukommen, scheinen sich denen von Sambucus nahe anzuschliessen.[2]) Sie stehen wie diese theils in der Peripherie des Markes, theils in der jungen Aussenrinde, dicht bei der Bastschicht. Bei manchen Species (C. heterophylla, obtusifolia u. a.) bleiben sie klein und sind schon in der zweijährigen Rinde schwer kenntlich. In anderen Rinden dagegen, wie den von Cinch. scrobiculata, ovata,

durch die getüpfelte Querwand q—q getrennte Schlauchenden, der Länge nach halbirt. *sg* ihr in Kalilösung geronnener Inhalt. Die hinter diesem liegende Längswand stösst an die eines anderen, tiefer gelegenen Schlauches an und zeigt dem entsprechend die im Text erwähnte Tüpfelung. — Aus Sachs, Lehrb.

---

1) Vgl. Hanstein, l. c. p. 21.

2) Karsten, die medic. China-Rinden Neu-Granadas, Ges. Beitr. p. 382. — Berg, China-Rinden d. Pharm. Sammlg. zu Berlin. — Idem, Atl. d. pharm. Waarenkunde. — Vogl, China-Rinden d. Wiener Grosshandels. — Flückiger, Pharmacognosie, p. 566. —

umbellulifera u. a. abgeleiteten werden sie 100 μ bis über 300 μ, bei C. lancifolia (?) nach Vogl sogar bis gegen 700 μ weit und jedenfalls mehrere Millimeter lang. Soweit ich erkennen konnte, haben sie conische, geschlossene Enden; ihre von Karsten angegebene Entstehung aus Verschmelzung londitudinaler Zellreihen ist jedenfalls noch weiter zu prüfen. Die Schläuche haben eine mässig dicke, nach Kalibehandlung Cellulosefärbung zeigende Wand. Ihr gerbstoffreicher Inhalt wird als im frischen Zustande milchig angegeben, in den trockenen Rinden ist er derart geschrumpft, dass sie grossentheils leer erscheinen.

5. Eine grosse Zahl von **Cynareen**[1]) und manche **Vernoniaceen** haben in Stamm, Blattstiel und stärkeren Blattrippen an der Aussenseite der Gefässbündel, resp. des dieselben begrenzenden Faserstrangs eine Gruppe von Schläuchen, erfüllt mit einer durch zahlreiche Harz(?)-Tröpfchen milchigen Flüssigkeit, welche auf Schnittwunden wohl auch in Form kleiner weisser Milchtröpfchen austritt und für das blosse Auge sichtbar ist. In alten Schläuchen ist der Inhalt zu einem sehr klebrigen Strange zusammengeflossen. Bei manchen Arten, z. B. Lappa, Cirsium lanceolatum, stehen die Schläuche nicht nur am äussern, sondern auch am innern Rande der Gefässbündel. Die Schläuche selbst haben spindelförmige Gestalt, sie sind an beiden Enden geschlossen, erreichen in der erwachsenen Pflanze eine erhebliche, 3—4^{mm} überschreitende Länge, und haben mässig starke, keine hier bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit zeigende Membran.

Die genannten Schläuche kommen bestimmten Arten resp. Genera zu und fehlen anderen. Trécul fand sie bei Cirsium arvense, oleraceum, lanceolatum, anglicum, palustre, praealtum; Carduus nutans, crispus, tenuiiflorus; Onopordon acanthium; Carlina vulgaris, longifolia, salicifolia; Jurinea alata, Notobasis syriaca, Tyrimnus leucographus; Galactites tomentosa, Duriaei, Silybum marianum, Echenais nutans, Arctium lanuginosum; Lappa communis; — Vernonia eminens, noveboracensis, praealta; — sie fehlen dagegen, genanntem Autor zufolge, bei Vernonia flexuosa Sims. und den Cynareen der Genera Cynara, Rhaponticum, Acroptilon, Serratula, Carduncellus, Centaurea.

6. Die nach ihrem milchigen Inhaltsgemenge gewöhnlich als Milchsaftgefässe bezeichneten Secretschläuche der **Acer**-Arten[2]) sind von cylindrisch-prismatischer Gestalt, (durchschnittlich etwa 1^{mm} lang und 50—60 μ breit bei A. platanoides), und in Reihen senkrecht auf einander gestellt. Ihre farblosen Cellulosewände sind in der Regel völlig geschlossen, die aufeinander sitzenden Endflächen horizontal oder schräg, die Seitenflächen vielfach kurz ausgebuchtet und mit den tüpfelartig-dünnwandigeren Ausbuchtungen theils zwischen die Grenzflächen benachbarter Parenchymzellen, theils an die Seitenwände anderer gleichnamiger Schläuche gedrängt. In der Flächenansicht erscheinen die dünnwandigen Ausbuchtungen als breite, runde oder quer elliptische zartumschriebene Tüpfel, glatt, nicht gegittert. Eine Perforation der Endflächen sah ich nie. Die von Hanstein angegebene offene seitliche Communication zweier benachbarter Schläuche mittelst perforirter seitlicher Ausbuchtungen konnte ich auf nicht macerirten Schnitten auch nicht finden; öfters dagegen ganz in der von Hanstein, l. c. Fig. 6, dargestellten Form an Macerationspräparaten, auch wenn solche (von A. platanoides) nur durch Kochen in Wasser erhalten worden waren. Die durch das Kochen zu Klumpen coagulirten Inhaltsmassen zweier Schläuche hingen durch eine kurze, einen entsprechenden Kanal locker ausfüllende Querbrücke unmittelbar zusammen. In wieweit diese Zustände in der lebenden Pflanze vorhanden oder Producte der Maceration, d. h. durch Ruptur einer geschlossenen seitlichen Ausbuchtung beim Kochen entstanden sind, muss ich unentschieden lassen.

Die Schläuche stehen einzeln oder in 2—4zähligen Gruppen, rings von Parenchym umgeben, an der Grenze zwischen dem Siebtheil des Gefässbündels und des diesen aussen umgebenden Sklerenchymfaserbündels, an der Stelle also, wo bei anderen Pflanzen die Erstlings-Siebröhren (vgl. Cap. VIII) stehen; und zwar finden sie sich sowohl in der primären Rinde der Zweige als auch im Blattstiel und in den Blattrippen. Ueber diese hinaus in das Blattparenchym treten sie nicht, eben so wenig werden ihrer in der secundären Bastschicht neue gebildet. Unter den untersuchten Arten sind sie am grössten und zahlreichsten bei

---

1) Trécul, des vaisseaux propres . . . des Cynarées laiteuses . . . L' Institut 1862, p. 266. Vogl, Ueber Milchsaftgefässe in der Klette. Bot. Ztg. 1866, p. 193.

2) Hartig, Naturgesch. d. forstl. Culturpflanzen p. 545. Bot. Ztg., 1862, p. 98. Hanstein, l. c.

A. platanoides. Sie sind in den Internodien sehr früh entwickelt und scheinen vorwiegend für die Jugendstadien derselben Bedeutung zu haben, bleiben jedoch, nach Hartig, in den Aesten von A. platanoides ungefähr 10 Jahre lang safterfüllt. Bei A. saccharinum und monspessulanum scheint ihr Saft nach Hartig nicht milchig zu sein.

7. Die eigenartigen Harze der **Convolvulaceen**[1] kommen theils als ziemlich homogene Massen, theils und vorzugsweise, mit wässerigen Lösungen milchige Gemenge bildend, in Schläuchen vor, welche nach der letztgenannten Beschaffenheit ihres Inhalts ebenfalls meist »Milchsaftgefässe« genannt worden sind.

Die Schläuche sind bei allen untersuchten krautigen Arten beobachtet; sie finden sich je nach der Species in Stamm, Wurzeln, Blattrippen oder nur in einzelnen dieser Theile; vorwiegend in der parenchymatischen Rinde und im Baste der Stengel und Wurzeln. Sie sind zu Reihen übereinander gestellt, welche die Theile der Länge nach durchziehen und vereinzelt oder zu vielen dicht bei einander stehen; letzteres zumal in der Knollenwurzel von Ipomoea Purga, wo sie zahlreiche Ringzonen bilden[2].

Der einzelne Schlauch einer Reihe ist in wenig gestreckten Gliedern, z. B. den genannten Knollenwurzeln kurz, nicht länger oder selbst kürzer als breit; in gestreckten Internodien erreichen sie eine erhebliche Länge, gestreckt cylindrische Form mit ebenen oder wenig geneigten Endflächen.

Der Inhalt der Schläuche ist eine mit wässriger Flüssigkeit in verschiedenem Maasse gemengte, daher je nach dem Einzelfall verschiedenes Aussehen zeigende Harzmasse (vgl. Trécul, l. c.), er ist in vielen untersuchten Fällen gerbstoffhaltig. Die Wände sind dünn, homogen, augenscheinlich weich und zeigen, soweit untersucht, keine Cellulosefärbung. Durch Jod und Schwefelsäure werden sie gelb, längere Einwirkung der Säure zerstört sie nicht.

Auf dem frischen Durchschnitt durch die schlauchführenden Theile quillt der Inhalt der Schläuche als »Milchsaft« um so reichlicher vor, je länger und je zahlreicher diese sind. An frischen Pflanzen scheint hierbei öfters der Druck des angrenzenden turgescenten Parenchyms, welcher die milchige Flüssigkeit aus den angeschnittenen Schläuchen auspresst, auch die vom Schnitte nicht getroffenen Querwände sprengen und den Inhalt tiefer gelegener Glieder einer Schlauchreihe aus der Schnittwunde hervorpressen zu können. Von einer Perforation oder Auflösung der Querwände innerhalb der lebenden Pflanze und einer hierdurch bewirkten Entstehung langer Schläuche aus der Verschmelzung kurzer konnte ich mich (nach Untersuchungen an Stengeln und Rhizomen von Convolvulus arvensis, Calystegia sepium, dahurica, Pharbitis hispida) eben so wenig überzeugen, wie von den von Vogl angegebenen genetischen Beziehungen zwischen langen Schläuchen und Siebröhren.

8. Die Behälter der milchigen Secrete bei den **Sapotaceen** sind denen der Convolvulaceen in vieler Beziehung ähnlich. Da dieselben noch wenig bekannt sind, so sei hier ein Bericht des Herrn K. Wilhelm über eine von ihm ausgeführte Untersuchung derselben eingeschaltet. Dieselbe erstreckte sich zunächst auf Bumelia tenax W. und Sideroxylon mastichodendron Jacq., mit welchen, soweit die Vergleichung getrockneten Materials ein Urtheil gestattet, Isonandra Gutta im Wesentlichen übereinstimmt.

Der Milchsaft genannter Pflanzen befindet sich in vollständig geschlossenen Schläuchen, welche stets von parenchymatischen Elementen umgeben und von diesen wesentlich nur durch ihren Inhalt verschieden sind. Für die Innenrinde trifft dies wörtlich zu; die hier befindlichen Milchsaftbehälter besitzen genau Form und Grösse der benachbarten Parenchymzellen. In der Aussenrinde und im Marke sind die milchsaftführenden Elemente vor den übrigen gewöhnlich auch noch durch beträchtliche Länge und Weite, sowie durch ihre Anordnung in einreihige Stränge ausgezeichnet, welche in der Längsrichtung des betreffenden Axentheils verlaufen und sich bis in die Nähe des Vegetationspunktes verfolgen lassen. Aussenrinde und Mark sind somit durchzogen von einzelnen, wenigstens in den jüngsten Stammtheilen radial und tangential senkrecht gestellten, milchsaftführenden Schlauchreihen, welchen vom Scheitelmeristem her stets neue Elemente

---

1) Trécul, Des laticifères des Convolvulacées. Comptes rend. T. LX, (1865), p. 825. A. Vogl, Ueber Convolvulus arvensis. Schriften d. Wiener Zoolog. Bot. Gesellsch. 1863, p. 258. Idem, Zur Kenntn. d. Milchsaftorgane d. Pfl. Pringsh. Jahrb. Bd. V, p. 34.

2) Vgl. Berg, Atlas, Tab. XXIII.

zugefügt werden. In dem Maasse, als die Reihen im Stamme abwärts steigen, wird ihre ursprüngliche parallele Anordnung durch die Vermehrung des parenchymatischen Zwischengewebes gestört, sie erleiden Zerrungen und Knickungen — der Zusammenhang ihrer einzelnen Glieder bleibt aber nichts destoweniger erhalten, und ebenso ihr Charakter als Reihen distincter Schläuche. Es kam kein einziger Fall zur Beobachtung, welcher die Annahme einer, in der lebenden Pflanze stattgehabten Verschmelzung benachbarter Röhrenglieder als typisches Vorkommniss nothwendig gemacht, oder zu derselben auch nur berechtigt hätte.

Auch in der Innenrinde, im Siebtheil des Gefässbündelringes, konnte eine Verschmelzung von nebeneinanderliegenden oder mit ihren Enden sich berührenden Milchsaftschläuchen zu umfangreicheren Behältern mit Sicherheit niemals nachgewiesen werden. Auf Tangentialschnitten zeigt der ersteren Anordnung keine Regelmässigkeit; dieselben liegen gewöhnlich zerstreut und vereinzelt, mitunter allerdings auch zu mehreren neben oder über einander, zwischen gleich grossen und gleich geformten Parenchymzellen. Auf Radialschnitten scheinen sie zuweilen längere, senkrechte Stränge zu bilden. Die genaue Untersuchung und Vergleichung entsprechender Querschnitte lehren aber, dass sie niemals, oder doch nur in seltenen Fällen und dann immer nur zu wenigen, derselben, sondern allermeistens verschiedenen Radialebenen angehören.

In dem Maasse, als die Milchsaftschläuche des Bastringes der Aussenrinde zurücken, geht die Milchsaftnatur ihres Inhaltes verloren; derselbe erscheint immer wässeriger, sie selbst werden mehr und mehr zusammengedrückt und schliesslich unkenntlich.

Die eben angeführten Verhältnisse der Verbreitung und Anordnung der Milchsaftbehälter gelten auch für den Blattstiel. In der Blattlamina treten Milchsaftschläuche als Elemente oder Begleiter der Nerven, hie und da auch vereinzelt im Parenchym auf, und sind hier stets durch beträchtliche Grösse ausgezeichnet. —

Die Membran des einzelnen Milchsaftschlauchs, dieser mag der Aussen- oder Innenrinde angehören, im Marke liegen oder dem Blatte entnommen sein, zeigt sich in den allermeisten Fällen überall von gleichmässiger Dicke. Diese ist in der Regel sehr gering, gleich derjenigen der angrenzenden Parenchymzellen oder selbst noch geringer. Nur an manchen Schläuchen der Innenrinde bemerkte ich theilweise Verdickungen der Wände; die letzteren erschienen an manchen Stellen verbreitert, wie gequollen, und solchen Stellen entsprach gewöhnlich eine leise Vorwölbung der Zelloberfläche. — Im Uebrigen sind die Membranen der Milchsaftschläuche farblos und bläuen sich mit Chlorzinkjod, meistens aber weniger stark und weniger rein, als diejenigen des umliegenden Parenchyms. —

Der Inhalt der Milchsaftschläuche besitzt theils den Charakter einer Emulsion, und erscheint als solche bei auffallendem Lichte weiss, unter dem Mikroskope als feinkörnige, dunkle Masse — so ausnahmslos in den Behältern der Innenrinde —; theils bildet er homogenen Harzmassen ähnliche, mehr oder minder lichtbrechende Pfropfen, meist farblos, oder schwach gelblich, das Schlauchlumen vollständig erfüllend. Diese Pfropfen lassen sich aus Schnitten unter Wasser leicht isoliren und auf ihr Verhalten gegen Lösungsmittel untersuchen. Sie kommen hauptsächlich in der Aussenrinde vor. Schwefelkohlenstoff, Chloroform und Benzol lösen ihre Masse nahezu vollständig; Aether hinterlässt einen ziemlich beträchtlichen, körnigen Rückstand. Alkoholische Jodlösung färbt goldgelb. Alkoholzusatz macht das harzige Aussehen verschwinden und die Masse selbst dunkel und feinkörnig. — Bringt man konzentrirte Schwefelsäure zu frisch aus dem Schnitt isolirten Milchsaftstückchen, so zerfliessen diese allmählich unter Gelbfärbung; verdünnte Schwefelsäure bewirkt zunächst Quellungen, indem aus der Substanz homogene Tropfen vortreten, deren Aussenrand bald undeutlich wird, deren Substanz in der umgebenden Flüssigkeit allmählich zerfliesst und diese gelb färbt. Hiebei bleibt der ursprüngliche Contour des Milchsaftstranges erhalten, es scheint also eine Substanz ausgezogen worden, die andre dagegen ungelöst geblieben zu sein. Letztere wurde in mehreren Fällen auch nach längerem (bis zweitägigem) Liegen in Schwefelsäure noch ungelöst vorgefunden. — Kalilauge bewirkte keine augenscheinliche Veränderung. —

In manchen Milchsaftschläuchen der Aussenrinde begegnet man einem dunkel erscheinenden Inhalt, welcher aus zahlreichen Tröpfchen verschiedenster Grösse besteht und in Wasser augenblicklich zerfliesst. Man ist versucht, anzunehmen, dass die ersterwähnten harzartigen Inhaltsmassen sich allmählich aus diesem in Wasser leicht zerfliesslichen

»Milchsaft« herausbilden — sie finden sich aber schon in den obersten Stammregionen, knapp unterhalb des Vegetationspunktes. — Immerhin verdient die Erscheinung Beachtung, dass jene harzartigen Pfropfen in der Aussenrinde nach Behandlung mit Alkohol ein Aussehen annehmen, welches mit demjenigen des Inhaltes der Innenrindenschläuche auffallend übereinstimmt. Dieser lässt sich durch Erwärmen mit verdünnter Kalilauge vollständig in Lösung bringen; bei schwächerer Einwirkung bilden sich aus ihm zuweilen zahlreiche kleine oder einzelne grössere Krystalle, welche nach Zusatz von Essigsäure rasch verschwinden.

Die Milchsaftbehälter des Markes wurden nicht näher auf ihren Inhalt untersucht; derselbe stimmte optisch mit demjenigen der Schläuche in der Aussenrinde vollkommen überein. —

4. Gerbstoffschläuche.

§ 35. Die massenhafte Ablagerung von Gerbstoff in den Schläuchen von Sambucus legt den Gedanken nahe, auch andere reichlich gerbstofführende Schläuche oder Zellen in die Kategorie der Secretschläuche zu stellen. Freilich ist das reichliche Vorhandensein des Körpers allein hierfür nicht massgebend, da er sich ja auch anderwärts, in den Epidermiszellen und bei vielen, zumal Holzgewächsen ganz besonders in dem assimilirenden amylumbildenden Parenchym findet und es nach den vorliegenden Kenntnissen zum mindesten unentschieden ist, ob er hier als Abscheidung aus dem aufbauenden Stoffwechsel auftritt, etwa wie Kalkoxalat, oder ein integrirendes Uebergangsglied desselben ist. Auch ist abgesehen von dem Gerbstoffgehalt über den Bau und insbesondere die Inhaltsbeschaffenheit der eventuell als Gerbstoffschläuche zu unterscheidenden Organe zu wenig bekannt, um entscheiden zu können, ob und wo sie als secretführende Schläuche oder nur als gerbstoffreiche Parenchymzellen zu betrachten sind. Es giebt aber eine Anzahl von Organen, welche, soviel aus den vorliegenden Daten hervorgeht, einerseits anscheinend die Eigenschaften von Zellen verloren haben, andrerseits Ablagerungsorte für noch genauer zu untersuchende Stoffgemenge sind, unter welchen Gerbstoff für die derzeit angewendeten Reagentien die hervorragendste Stelle dauernd einnimmt, Organen, welche ferner in vielen Fällen nach ihrem frühzeitigen Auftreten und ihrer Stellung zu den Gefässbündeln den Secretschläuchen von Sambucus, der Cynareen, Acereen, u. a. m., auch manchen intercellularen Secretbehältern entsprechen und daher möglicher Weise Vertreter derselben sind. Vorbehaltlich genauerer Untersuchung, und mit Ausschliessung aller Amylum neben dem Gerbstoff enthaltenden, seien diese Organe hier als Gerbstoffschläuche angeführt.

Sie finden sich als langgestreckte Schläuche, zumal in der Nähe der Gefässbündel, in dem Parenchym des Stammes und Petiolus vieler Farne (Marsilia, Polypodiaceen, Cyatheaceen, Marattiaceen u. s. w. [1]).

Aus Monocotyledonen-Familien sind die Aroideen und Musaceen zu nennen, mit den im Cap. VI zu beschreibenden, die Gefässbündel begleitenden Schlauch-

---

1) v. Mohl, Baumfarne, Verm. Schriften, p. 113. Martius, Icones pl. Crypt. Brasil. Taf. XXXI u. XXXIII. Vgl. auch Karsten, Vegetationsorgane d. Palmen, l. c. p. 205. — Trécul, Comptes rend. Mai 1871 u. Annales sc. nat. 5. Sér. Tom. XII, 373. — Russow, Vergl. Untersuchungen. —

reihen. Auch die aus verschmolzenen Schläuchen bestehenden Milchröhren dieser Gewächse werden sich wohl besser hier als den übrigen Milchröhren des Cap. VI anschliessen.

Von Dicotyledonen sind mit Sicherheit hier zunächst einige Leguminosen zu nennen. Bei Phaseolus multiflorus fand Sachs[1]) in dem Siebtheile der primären Gefässbündel des Stengels und der Blätter (aber nicht in die Wurzel fortgesetzt) einzeln oder in kleinen Gruppen stehende senkrechte Reihen prismatischer Gerbstoffschläuche. Sie bilden im Querschnitt eine unterbrochene Bogenreihe. Eine ebensolche zeigt an dem gleichen Orte der Querschnitt der Zweige von Robinia Pseudacacia.[2]) Die Schläuche sind hier etwa 6—8mal so lang als breit, cylindrisch, mit abgerundeten Enden versehen und nur mit dem ebenen Mittelstück der Endflächen auf einander gesetzt. Eine Gruppe von etwas weiteren und langgliedrigern gerbstofferfüllten Schlauchreihen steht bei diesem Baume im Mark dicht vor jedem Gefässbündel; dazu kommen noch im Marke zerstreute kurze Schläuche.

Viele, nicht alle Leguminosen sind reich an Gerbstoff und dieser in mannichfaltiger, für die einzelnen Arten, Genera u. s. w. sehr beständiger Weise in den Geweben vertheilt, unzweifelhaft vielfach in nicht hierhergehörigen. Für die Rosifloren gilt das Nämliche. Ob es sich in manchen der zahlreichen von Trécul aufgezählten Fälle des Gerbstoffvorkommens auch um Secretschläuche handelt, bleibt zu untersuchen.[3])

Capitel IV.

Tracheen.

§ 36. Unter dem in der Ueberschrift angegebenen Namen soll die Gesammtheit jener Gewebeelemente zusammengefasst werden, welche dadurch charakterisirt sind, dass mit ihrer Differenzirung aus dem Meristem die Wände faserförmig oder mit Hoftüpfeln oder selten mit Querbalken verdickt werden und in verschiedenem Grade verholzen; und dass fast gleichzeitig hiermit der gesammte Protoplasmakörper und geformte Inhalt der Zellen, aus welchen sie hervorgehen, völlig verschwindet und ersetzt wird durch Luft oder durch klare wässerige Flüssigkeit. Die grösseren, in die Länge gestreckten hierher gehörigen Röhren sind bereits von den alten Anatomen[4]) unterschieden worden als Tracheen, Gefässe, Röhren (Vasa, Tracheae, Fistulae). Neuere Untersuchungen[5]) haben

1) Unters. über d. Keimung d. Schminkbohne. Wien (Acad.) 1859.

2) Hartig, Forstliche Culturpfl. p. 546.

3) Vgl. Trécul, Du tannin dans les Légumineuses. Cpt. rend. LX, 225. — Du tannin dans les Rosacées. Ibid. p. 1035. — S. auch Sanio, Bem. über den Gerbstoff u. s. Verbreitung etc. Bot. Ztg. 1863, p. 17. — Wigand, ibid. 1862, p. 121. —

4) Malpighi, Grew, Anat. plant. Vgl. Treviranus, Physiol. I, 82. Link, Philosoph. bot. p. 90 ff.

5) Sanio, Bot. Ztg. 1863, p. 113. Caspary, Monatsber. d. Berliner Acad. Juli 1862. Caspary nennt die hier als Tracheiden bezeichneten Organe, soweit sie Gegenstand seiner Untersuchung sind, Leitzellen.

zweierlei Unterarten kennen gelehrt, welche nach Sanio's Vorgang unterschieden werden sollen als 1) Tracheiden und 2) Gefässe (Vasa) oder Tracheen im engern Sinne des Wortes. Ich will mich in diesem Buche des Namens Tracheen nur als Collectivbezeichnung für beide, und speciell auch in den Fällen bedienen, wo es nicht sicher entschieden ist, ob eine Röhre der einen oder der andern Unterart angehört.

Wie in späteren Capiteln ausführlich zu erörtern sein wird, sind die Hauptorte des Vorkommens der Tracheen die Gefässbündel und Holzkörper. Es möge jedoch zur Verständigung bereits hier kurz darauf hingewiesen werden, dass die angegebenen Orte keineswegs die einzigen sind, an welchen Tracheen gefunden werden. Tracheiden stehen vielmehr bei manchen Pflanzen vereinzelt im Parenchym (§ 55) und bilden die für die Luftwurzeln epiphyter Orchideen characteristische Wurzelhülle [1]).

Gefässe und Tracheiden stimmen in den allgemeinen Erscheinungen des Baues überein, beiden kommen die gleichen mannichfaltigen Specialformen dieses zu, zwischen beiden finden sich Uebergangsformen, welche zumal bei dem secundären Holze (Cap. XIV) zu besprechen sein werden. Der Unterschied beider liegt lediglich in der Art der Verbindung der Elemente miteinander und in bestimmten Erscheinungen der Wandstructur und wird bei der Beschreibung dieser angegeben werden.

Die Wände sind, wie schon angedeutet, immer unterbrochen-verdickt, die Verdickungsmasse, den bekannten Regeln für die Zellmembranen [2]) entsprechend, entweder getüpfelt oder faserförmige Streifen bildend oder beides. Die Verdickungsform ist entweder auf der ganzen Wand eines Elements und selbst vieler in Continuität stehender die gleiche, oder sie ist an verschiedenen Stellen einer Wandfläche oder auf den verschiedenen Seiten einer Röhre verschieden, je nach der Beschaffenheit der angrenzenden Gewebe; Differenzen, welche besonders reichlich im secundären Holze (Cap. XIV) gefunden werden. Gefässe, an welchen diese Verschiedenheiten hervortreten, wurden als gemischte (Vasa mixta) bezeichnet. [3])

Die nicht oder minder verdickte Wandpartie der Tracheen ist immer eine sehr zarte, man kann fast sagen unmessbar dünne Haut.

Nach der Form der Verdickungsmasse unterscheidet man 1) Tracheen mit faserförmigen Verdickungsstreifen und unter diesen

a) Spiralfasertracheen (Spiralgefässe),
b) Ringfasertracheen (Ringgefässe),
c) Netzfasertracheen (Netzgefässe),

2) Getüpfelte oder punktirte Tracheen,
3) Querbalken führende Tracheen (Tr. trabeculatae).

---

1) Es braucht kaum gesagt zu werden, dass, bei der Ausdehnung des Begriffs Tracheen über alle durch die angegebenen Structureigenschaften übereinstimmenden Gewebeelemente ohne Rücksicht auf den Ort ihres Vorkommens, auch die bekannten luft- oder wasserführenden, meist faserig verdickten Elemente der Sphagnum- und Leucobryaceenblätter zu den Tracheen und zwar grösstentheils zu den Tracheiden gehören. Vgl. über diese Elemente der Moose Mohl, Verm. Schr. p. 294, und Schimper, Monograph. d. Torfmoose.

2) Hofmeister, Pflanzenzelle § 25. Sanio, l. c.

3) Vgl. P. Moldenhawer, Beitr. p. 185. Mohl, Verm. Schriften, p. 278, 279.

Die unter 1) a bezeichneten Spiralfasertracheen wurden durch Mirbel und P. de Candolle (Organogr. I), auf Grund unrichtiger Vorstellungen über ihren und der anderen Formen Bau, als Trachées katexochen bezeichnet, die Ring- und Netzgefässe als fausses trachées oder gestreifte Gefässe, Vaisseaux rayés, letztere übrigens auch mit getüpfelten verwechselt.

Die genannten Formen, zumal die faserigen, gehen öfters in einander über zur Bildung von Vasa mixta; die getüpfelten Tracheen zeigen, wie später ausführlicher anzugeben sein wird, in vielen Fällen Vorsprünge der Innenfläche in Form von meist schraubenlinig (spiralig) verlaufenden Fasern, seltner in Form das Lumen durchsetzender, die sub 3) angeführte Form charakterisirender Querbalken.

§ 37. Bei den faserförmig verdickten Wänden springen die Verdickungsstreifen von der unverdickten Membran aus nach innen vor, meistens als relativ schmale und flache Bänder, von elliptischem oder gerundet-rechteckigem, bis ohngefähr quadratischem Querschnitt, in Richtung des (senkrecht zur Wandfläche stehenden) Tiefendurchmessers schwächer oder nicht stärker entwickelt als in Richtung ihres Breitedurchmessers (vgl. Fig. 56, 57). Manchmal sind sie sehr flache, breite, alsdann öfters von kurzen, schmalen Spalten oder Vertiefungen der Innenfläche durchbrochene Platten, z. B. bei den Spiral- und Ringröhren von Commelina tuberosa[1]), selten tiefer als breit, z. B. die dicht gewundenen Fasern der später entwickelten Spiralgefässe im Stamme von Artanthe elongata und anderen holzigen Piperaceen, und besonders die wie scharfe Leisten tief in den Innenraum einspringenden Ring- und Spiralstreifen in den Tracheen des Stammes vieler Cacteen[2]) und der Blätter mancher Mesembryanthema, z. B. M. stramineum. Eine minder häufige, den behöften Tüpfeln entsprechende Form der Faser ist die, dass der Querschnitt die Form eines kurzarmigen liegenden ⊢ hat und die Faser mit dem freien Ende des unpaaren (hier horizontalen) Arms von der dünnen Wand entspringt. So bei den dicht gewundenen, in Netzform übergehenden, erst mit vollendeter Streckung des Internodiums ausgebildeten Spiralfaserröhren mancher holzigen Stämme, wie Artanthe elongata, Nerium, Convolvulus Cneorum. Der unpaare Arm ist in diesen Fällen wohl immer kleiner als die beiden andern, bei genannter Artanthe sehr unscheinbar im Vergleich zu dem tief einspringenden übrigen Theile.

Die Spiralfasertracheen zeigen in der Zahl der Fasern, der Steilheit und der Richtung ihrer Windungen erhebliche Verschiedenheiten. Die Zahl beträgt, zumal in den engen, bei der beginnenden Gewebedifferenzirung zuerst gebildeten Röhren oft nur 1—2, in anderen 4 und mehr, sie steigt in manchen Fällen, z. B. Blattstiel von Musa, auf 16—20. Die Steilheit der Windungen ist am grössten bei den Röhren, die sich am frühesten, vor vollendeter Streckung des Theiles, dem sie angehören, ausbilden, indem bei ihnen die Windungen durch die Streckung, welche die Röhre noch erleidet, auseinandergezogen werden.[3]) Es kann hierbei selbst spontane Ablösung (Abreissung?) der Faser

1) Mohl, Ueber den Bau der Ringgefässe. Verm. Schriften, p. 285.

2) Schleiden, Mém. prés. Acad. St. Pétersbourg, Sér. VI, Tom. IV. Vgl. Grundzüge I, (3. Aufl.) 259. Trécul, Ann. sc. nat. 4e Série, Tom II, pl. 19.

3) v. Mohl, Veget. Zelle, p. 26.

von der längswachsenden Wand eintreten.[1]) Entwickelt sich die Röhre später, mit oder nach vollendeter Streckung des Gliedes, so sind die Windungen



Fig. 56.

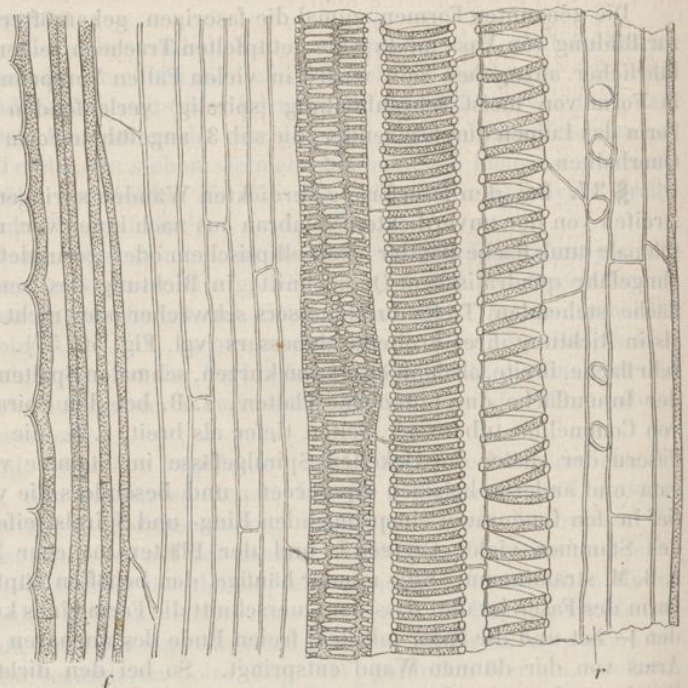


Fig. 57.

weniger steil; bei Vorhandensein mehrerer Fasern sind diese alsdann bis auf minimale Zwischenräume einander genähert.

Die Windungen steigen in den meisten Fällen (von aussen betrachtet) von

Fig. 56. Stück eines Ringgefässes aus dem Stengel von Zea Mais. *h* die dünne Wand, auf welcher die Grenzen der anliegenden Zellen sichtbar sind. *r* Ringfasern. *r'* eine solche durchschnitten, *i*, *y* die Schichten derselben (550). Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 57. Saururus cernuus. Stück eines radialen Längsschnitts durch ein Gefässbündel des Laubstengels. *r* innerstes, enges verzerrtes Ringgefäss. Nach Links davon successive 1) Spiralgefäss mit locker gewundener einfacher, an zwei Stellen ringförmig in sich zurücklaufender Faser, die dünne Wand zwischen den Faserwindungen eingesunken. 2) Spiralgefäss mit sehr engen flachen Windungen, mit Ausnahme des obersten Randes der Länge nach halbirt. 3) leiterförmiges Netzgefäss. *f* Sklerenchym- (Bast-)Fasern. Die Windungen der Spiralfaser steigen in der Zeichnung in umgekehrter Richtung an wie in Wirklichkeit (375).

---

1) Vgl. Sachs, Lehrbuch. p. 91. Hiermit ist nicht zu verwechseln die »Abrollung« der Spiralfasern, welche beim Zerreissen eines Theiles eintritt und die hiernach oft erwähnte »Abrollbarkeit« der Spiralgefässe. Sie hat einfach ihren Grund darin, dass bei Zerrung die zarte unverdickte Membran reisst, die zähe Faser, an welcher die zarten, leicht zu übersehenden Fetzen der zerrissenen Haut hängen, gestreckt wird.

der Rechten zur Linken an, also wie die Windungen einer linksgewundenen Schraube, nach der in der Botanik eingeführten Terminologie rechtsläufig. Die umgekehrte Richtung findet sich bei Pinus silvestris (Mohl); in dem Holze von Vitis vinifera, Berberis vulgaris, Artemisia Abrotanum, Bignonia capreolata sind die innersten erstgebildeten Röhren rechtsläufig die äusseren später entstehenden linksläufig. Wo die Spiralfaser unterbrochen ist, können selbst beide entgegengesetzte Richtungen in verschiedenen Höhen eines Gefässes vorkommen, z. B. Stengel von Cucurbita[1]).

Die Spiralfasern sind nicht selten, zumal bei den dichter gewundenen Formen, gegabelt oder ihre Windungen durch schräge oder senkrechte Faserstreifen brückenartig verbunden. Eine nicht minder häufige Erscheinung ist diese, dass eine Faser an den Enden einer Röhre oder anderwärts ringförmig in sich zurückläuft. Mit diesen Erscheinungen ist die Reihe der zahlreichen Uebergänge zwischen den Spiralröhren und den Ring- und Netzröhren bezeichnet und zugleich für letztere eine Anzahl specieller Formen des Netzes angegeben. Hinzuzufügen ist noch für die Ringröhren, dass die Distanz der Ringe den gleichen Regeln folgt wie die Steilheit der Spiralfaserwindungen. Für die Netzröhren kommt zu den vorstehend angedeuteten eine mannichfaltige Reihe specieller Gestaltungsverhältnisse des Netzes. Netzröhren, deren Maschen quergestreckt und auf einer Wandfläche reihenweise über einander gestellt sind, den Sprossen einer Leiter vergleichbar, sind Leiter- oder Treppengefässe genannt, mit den ähnliche Wandflächen zeigenden Tüpfelgefässen übrigens vielfach confundirt worden (vgl. Fig. 56).

Einzelne Besonderheiten der Tracheiden in der Hülle der Orchideenwurzeln werden noch im § 56 anzuführen sein.

§ 38. Es ist aus der allgemeinen Zellenlehre genugsam bekannt, dass zwischen netzfaserig verdickten und getüpfelten Membranen nur die relative Grösse der ungleich verdickten Membranstücke einen allgemeinen Unterschied begründet und dass daher eine scharfe Grenze zwischen beiden Formen nicht besteht. Die Wand der getüpfelten Tracheen zeigt theils einfache, d. h. des Hofs entbehrende Tüpfel, theils Hoftüpfel.

Tüpfel nennt man eine Lücke in der nach innen vorspringenden Wandverdickung, welche Lücke aussen durch ein nicht oder nur schwach verdicktes Membranstück verschlossen ist. Dieselbe stellt einen je nach der Mächtigkeit der Verdickung verschieden langen, die Wand quer durchsetzenden Canal dar. Ist der Canal überall gleich weit oder nach aussen verengt, so ist der nicht behofte Tüpfel vorhanden. Hoftüpfel nennt man dagegen diejenigen, bei welchen sich der Canal nach aussen gegen das unverdickte Membranstück hin plötzlich erweitert, so dass dieses breiter ist als der an den Innenraum grenzende Theil des Canals. In der Flächenansicht der Wand sieht man rings um den Umriss des Canal-Querschnitts, den Umriss des unverdickten Membranstückes als einen Hof (halos), Tüpfelhof (Fig. 58). Der erweiterte Aussentheil des Tüpfels, dessen Flächenumriss der Hof ist, heisst Tüpfelraum, an dem Canal selbst kann man unterscheiden die in den Tüpfelraum führende äussere und die an das Lumen grenzende innere Mündung (vgl. Fig. 59—60). Der Tüpfelraum

1) v. Mohl, Verm. Schriften p. 287, 321. — Sanio, l. c. p. 124.

ist in den meisten Fällen ursprünglich und oft dauernd, etwa von der Gestalt einer planconvexen Linse (»halblinsenförmig«), weil die ihn einerseits begrenzende Aussenfläche der Membranverdickung concav das andrerseits angrenzende

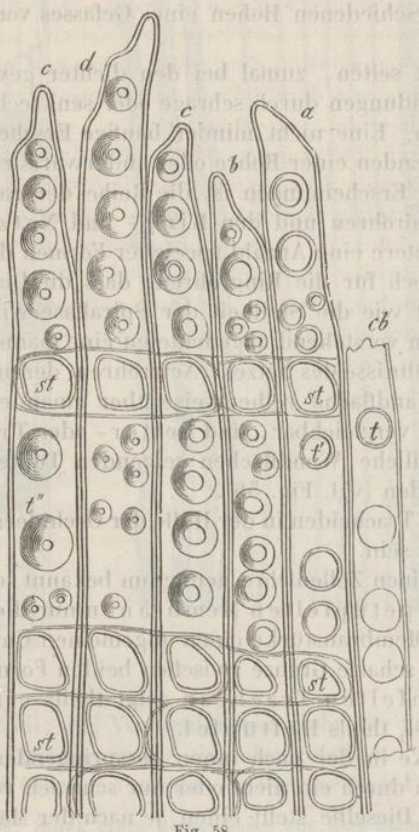


Fig. 58.

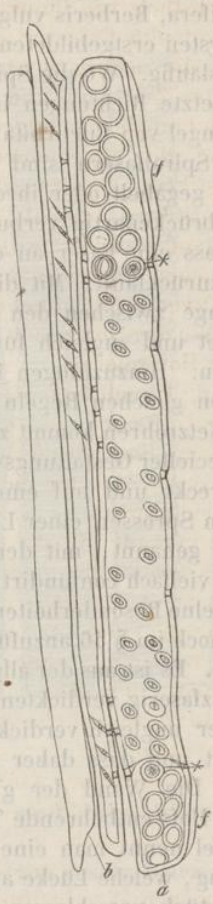


Fig. 59.

unverdickte Membranstück eben ist. Der Canal ist je nach dem Grade der Membranverdickung entweder verschwindend kurz, so dass aus dem Lumen

Fig. 58. Pinus silvestris, radialer Längsschnitt durch das Holz eines Zweiges. *a—e* Enden von Tracheiden mit Hoftüpfeln (*t'*, *t''*) in der Flächenansicht. *c b* Stück einer jungen Tracheidenwand mit noch unfertigen Hoftüpfeln; weitere Entwicklung dieser, Verengung des Canals in der Succession *a—c*; *d* und *e* fertiger Zustand. *st* grosse Tüpfel auf der Grenzfläche zwischen Tracheiden und Markstrahlzellen (550). Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 59. Ephedra helvetica, Holzkörper (230). *a* Glied eines Gefässes, *b* Tracheiden, von den Radialseiten gesehen, durch Maceration mit Schulze'scher Mischung isolirt. *f* die schrägen Endflächen des Gefässgliedes in Flächenansicht, mit 2 Reihen grosser offener Hoftüpfel; bei *x* und *x* je ein geschlossener Hoftüpfel. Von den Tracheiden *b* ist eine nur im Umriss gezeichnet, von der andern die Oberfläche. (Die Richtung der Spaltentüpfel verkehrt, sie steigen thatsächlich von links nach rechts an.) —

der Röhre eine scharfrandige Oeffnung in den Tüpfelraum führt, z. B. in den dünnwandigen Tracheiden des Frühlingsholzes von Pinus; oder, bei stärkerer Membranverdickung, gestreckt, aussen plötzlich in den Tüpfelraum erweitert, z. B. Herbstholz von Pinus, Tüpfelgefässe von Nerium, Fraxinus, Holzelemente von Convolvulus Cneorum, Pteris aquilina (Fig. 61, 64) etc.

Für die selten vorkommenden und nicht hierhergehörigen Hoftüpfel an bestimmten Zellen[1] und für diejenigen auf den Grenzflächen zwischen Tracheen und ungleichnamigen Elementen, zumal Parenchymzellen, sind in dem Gesagten alle allgemeinen Structurverhältnisse des Hoftüpfels angegeben und es ist klar, dass zwischen ihm und dem nicht behoften nur der angeführte Formunterschied besteht, welcher dem zwischen den flachen und ⊢ förmig einspringenden Faserverdickungen vollkommen entspricht. An den Grenzflächen gegen ungleichnamige Elemente correspondiren die Hoftüpfel der Tracheen entweder mit unbehoften Tüpfeln dieser oder stossen an die ungetüpfelte Wand. Wo dagegen behoft-getüpfelte Tracheen aneinander grenzen, correspondiren die Hoftüpfel derart mit einander, dass auf jeder Grenzfläche sämmtliche Höfe, resp. Tüpfelräume der einen genau auf die der anderen passen. Je zwei planconvexe Räume sind daher zu einem biconvexen Doppelraum zusammengelegt dem »linsenförmigen Tüpfelraum« (vgl. Fig. 58—62). Dieser ist nach dem bisher Angeführten durch eine plane dünne Membranlamelle (Grenzlamelle) in 2 Hälften getheilt. In der ersten Anlage verhält es sich in allen untersuchten Fällen genau so. Auch bei fertigen Tracheen bleibt dieses Verhalten ausnahmsweise dauernd, wie man in altem Holze von Pinus, Ephedra (Fig. 60, *b*) leicht finden kann.[2] In der Regel wächst die anfangs plane Grenzlamelle aber derart in die Fläche, dass sie grösser wird als die plane Halbirungsebene des linsenförmigen Doppelraums, daher nach einer Seite convex ausbiegt und sich auf dieser Seite der einen concaven Wandhälfte des Tüpfelraums innig anlegt (Fig. 60, *c*). Sie verbleibt dabei ein höchst zartes Häutchen, ist jedoch in ihrer Mitte, in den untersuchten Fällen, immer dicker als an ihrem Rande. Bei Pinus silvestris (und Verwandten) hat das dickere Stück die Gestalt einer relativ breiten, an ihrem Rande scharf abgesetzten Platte, wie Sanio zuerst zeigte; bei Ephedra, wo

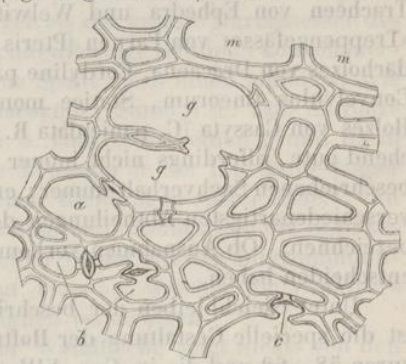


Fig. 60.

Fig. 60. Querschnitt durch das secundäre Holz von Ephedra helvetica (600). *m* Markstrahl. *g—g* Gefäss, durch die schräge Zwischenwand zweier Glieder und zwar mitten durch einen offenen Hoftüpfel (Porus) getroffen, links von diesem durch den Rand eines solchen. Ausserdem Gefässe und Tracheiden quer durchgeschnitten, bei *a* und *b* mitten durch Hoftüpfel der Seitenwände mit beiderseits knopfförmig verdickter Zwischenwand, bei *c* mit einseitiger Zwischenwandverdickung.

1) Vgl. die Abbildung des Endosperms von Phytelephas (?). Schleiden, Grundzüge, 3. Aufl., p. 232.

2) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle, p. 175.

unter den mir bekannten Fällen die Sache am auffallendsten ist, die Gestalt einer flachen biconvexen Linse; bei anderen, relativ kleinen, wenigstens schmalen Tüpfeln (Cassyta paniculata, Gefässe von Nerium, Pteris aquilina u. a.) erscheint es als höchst unscheinbares Knöpfchen. Immer liegt das dickere Stück wie ein Deckelchen über der Aussenmündung des einen Tüpfelkanals.

Die correspondirenden Hoftüpfel benachbarter Tracheen sind hiernach also gegeneinander geschlossen durch die ausnahmsweise plan bleibende, in der Regel der einen Wand des Tüpfelraumes anliegende Grenzlamelle. Wegen ihrer Zartheit und der geringen Grösse des ganzen Tüpfels ist die Grenzlamelle in der gewöhnlichen Form ihres Vorkommens bisher nicht klar erkannt worden. Man hielt, unter dem alleinigen consequenten Widerspruch von Hartig,[1]) auf Grund der Angaben von Schacht und Dippel[2]) den Tüpfelraum im fertigen Zustande lange Zeit für beiderseits in offener Communication mit den angrenzenden Röhrenlumina stehend, und die wenigen Fälle, in welchen die Grenzlamelle zur Beobachtung kam, für Ausnahmen. Sanio[3]) hat neuerdings den angegebenen Sachverhalt klar nachgewiesen für Pinus silvestris. Ich finde seine Angaben bestätigt in allen zur genauern Untersuchung gekommenen Fällen; sowohl an den Tracheiden des Holzes jenes Baumes, als denen von Abies pectinata, excelsa, Juniperus communis, den Tracheiden und den Seitenwänden der Tracheen von Ephedra und Welwitschia; ferner an den Seitenwänden der »Treppengefässe« von Farnen (Pteris aquilina); an den Tracheiden des Secundärholzes von Dracaena, Cordyline paniculata; an den Tracheen des Holzes von Convolvulus Cneorum, Statice monopetala, den grossen Tüpfelgefässen des Holzes von Cassyta (C. paniculata R. Br.), Nerium Oleander u. a. m. Hinreichend gute, allerdings nicht immer leicht zu erhaltende Präparate zeigen den beschriebenen Sachverhalt immer; er ist daher zum mindesten als der über die verschiedenartigsten Abtheilungen des Pflanzenreichs verbreitete, reguläre zu bezeichnen. Ob Ausnahmen vorkommen, werden weitere Untersuchungen zu entscheiden haben.

Unter Gleichbleiben der beschriebenen wesentlichen Structurverhältnisse ist die specielle Gestaltung der Hoftüpfel eine sehr mannichfaltige (vgl. die Figuren 58—62 und die im Cap. VIII und XIV folgenden). Erstens nach der von dem Grade der Wandverdickung abhängigen Länge des Canals, von der schon oben die Rede war. Dann nach den speciellen Formen des Hofes, des Canals mit seiner Aussen- und Innenmündung, wie sie in der Flächenansicht der Wand am deutlichsten hervortreten, und der relativen Grösse der Querdurchmesser dieser Theile an einem Tüpfel.

Alle diese Theile haben die für Tüpfel überhaupt bekannten Gestalten, welche (in der Flächenansicht der Membran) je nach dem Einzelfall wechseln zwischen der des Kreises und schmaler Spalten. Alle sind in dieser Gestaltung an einem Tüpfel entweder einander gleich oder sehr ähnlich, wie bei den kreisförmigen Tüpfeln der Holztracheiden von Pinus, den spaltenförmigen der meisten

---

1) Vgl. besonders Bot. Ztg. 1863, 293.

2) Schacht, De maculis (Tüpfel) etc. Programm. Bonn 1860. Dippel, Bot. Ztg. 1860, p. 329.

3) Pringsheim's Jahrb. Bd. IX.

Treppengefässe, der Hoftüpfel daher zwei- oder drei concentrische, nur in der Grösse verschiedene Flächenumrisse zeigend (z. B. Fig. 58, 61 *B*). Oder die Gestalt der Theile ist an demselben Tüpfel ungleich, entweder so, dass alle unter einander oder einer von den übrigen verschieden sind, in allen nach dem Gesagten möglichen Combinationen. Z. B. schmal elliptische Innen-, kreisrunde Aussenmündung des nach aussen stark verengten Canals, unregelmässig kreisrunder Umriss des relativ sehr grossen Hofes bei Cassyta-Arten, schmal spaltenförmige innere, sehr eng kreisförmige äussere Mündung des Canals, breit elliptischer Hof bei Elaeagnus acuminata; lang und schmal spaltenförmige Innen-, kurz spaltenförmige Aussenmündung, kreisrunder Hof bei Aleurites triloba — in sämmtlichen genannten Fällen an den grossen Tüpfelgefässen des Holzes[1]).

Was die relative Grösse der Querdurchmesser der unterschiedenen Theile eines Tüpfels betrifft, so ist nach dem Vorausgeschickten selbstverständlich, dass dieselben für den Tüpfelhof immer grösser sind als für die Aussenmündung des Canals. Letztere ist entweder so gross wie die Innenmündung, oder sie ist kleiner als diese, der Canal daher in verschiedenem Grade und in den aus Gesagtem sich ergebenden Formen nach aussen zu verengt, die Innenmündung, wenn sie Spaltenform hat und dem Hofe ungleich gestaltet ist, immer schmäler, aber oft länger als der grösste Durchmesser des letzteren. Dicht nebeneinander stehende spaltenförmige Hoftüpfel können hierbei zu mehreren (2—6) in eine gemeinsame Spalte nach innen münden, wie Mohl (l. c. Fig. 6, 10, 15) bei Aleurites, Elaeagnus, Sanio (l. c. 125) im Holze von Tectona grandis, Fraxinus, Tamarix u. a. fand, was seinen Grund darin haben muss, dass das Dickenwachsthum der Membran an der Innenseite länger andauert als aussen und seine ursprünglichen Richtungen später ändert. An den Gefässen des Holzes von Mahonia aquifolium fand Sanio sogar die in linksläufige schräge Reihen gestellten, rund behoften Tüpfel mit den Innenmündungen reihenweise zu langen Spalten vereinigt, zwischen welchen die Wandverdickungen in Form von Spiralstreifen nach innen vorspringen.

Die Anordnung der Hoftüpfel auf einer Wandfläche zeigt nichts von den für Tüpfelanordnung überhaupt bekannten Regeln Verschiedenes. Sie sind auf einer Fläche geordnet in senkrechte, horizontale, oder zumal bei Spaltenform schräg spiralige und zwar fast immer linksläufig ansteigende Reihen, welche je nach den Einzelfällen wiederum in verschiedener, auf dem gleichen Flächenraum zu der Grösse der Tüpfel durchschnittlich in umgekehrtem Verhältniss stehender Zahl vorhanden sind. Als extreme Fälle seien beispielsweise genannt einerseits die meist einfache lockere Reihe grosser, runder Hoftüpfel auf jeder Radialfläche der Tracheiden im Pinusholze und die mehreren lockeren Reihen grosser Tüpfel auf den weiten Gefässen des Holzes von Cassyta (Mohl, l. c. Fig. 1); andererseits die dicht und klein betüpfelten Wände der grossen Gefässe in den Gefässbündeln der Kürbisstengel, der Dahlia-Knollen,[2]) sehr vieler dicotyledonen Hölzer, wie Quercus, Nerium etc. etc., bei welchen die Ränder der

1) S. v. Mohl, Ueber den Bau der getüpfelten Gefässe. Linnaea 1842. Verm. Schriften p. 272, Taf. XII.

2) Vgl. Sachs, Lehrb. p. 26.

Tüpfelhöfe nur durch ganz schmale Wandstreifen oder -Leisten von einander getrennt werden.

Ein häufig wiederkehrender, hier zu nennender Specialfall sind die für fast alle Farne (Fig. 61) characteristischen, auch in vielen Dicotylen-Hölzern, wie Chilianthus arboreus, Vitis[1]) u. a. m. wiederkehrenden, wie die Sprossen einer Leiter in einer oder wenigen Längsreihen auf einer Fläche senkrecht übereinanderstehenden querspaltenförmigen Hoftüpfel. Die mit ihnen versehenen Flächen sind Leiter- oder Treppenflächen zu nennen, die betreffenden Tracheen, zusammen mit den ähnlich aussehenden oben erwähnten Netzröhren[2]), Treppen-, Leitergefässe, Vasa scalariformia, auch Treppengänge genannt worden. Es ist zweckmässig, sie von den nicht behoften quermaschigen Netztracheen entweder als behofte Treppenflächen, resp. Tracheen zu unterscheiden, oder den Namen Treppen- oder Leiterflächen für sie speciell zu reserviren.

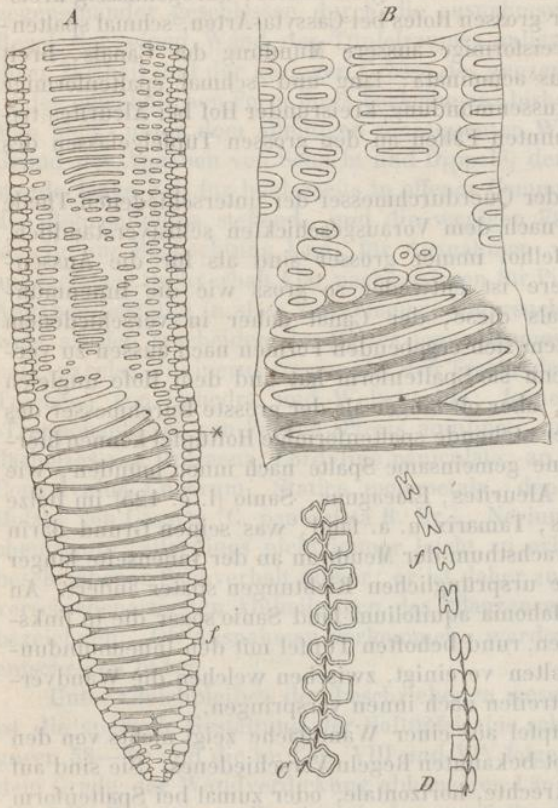


Fig. 61.

§ 39. Zu einer der beschriebenen Formen der Wandverdickung kommen in seltenen, sogleich zu nennenden Fällen von den verdickten Membrantheilen entspringende, in den Innenraum ragende oder quer durch diesen gespannte zapfen- oder balkenartige Vorsprünge, und diejenigen Tracheen, in welchen diese erheblich entwickelt sind, mögen mit dem oben S. 162 sub 3 angeführten Namen Querbalken-Tracheen unterschieden werden. Sehr entwickelt

Fig. 61. Pteris aquilina. Rhizom. *A* (142) Ende, etwa $^1/_3$, eines kurzen Gefässgliedes; die schräge leiterförmige Endfläche *f* und ein Stück Seitenwand in Flächenansicht. *B* Ein Stück von *A* bei *x*, 375mal vergr. *C* (375) dünner Längsschnitt durch ein Stück Seitenwand an der Berührungsfläche zweier Gefässe. *D* (375) Desgleichen durch die geneigte Zwischenwand (*f*) und ihren an die Seitenwand grenzenden Rand. Bei *f* die Tüpfel offen.

1) Mohl, l. c.

2) Vgl. Link, Elem. phil. botan. Ed. 1, p. 95; Mohl, Vegetab. Zelle p. 27. Unger, Anatomie u. Physiologie p. 172.

sind die Balken in den engen, die Kanten der Gefässbündel einnehmenden Erstlingstracheiden der Stämme stärkerer Lycopodium-Arten und in dem Gefässbündelsaume der Juniperus-Blätter[1]) (vgl. Cap. VIII). Sie sind hier etwas abgeplattet cylindrische Fasern, nach allen Seiten hin unregelmässig verästelt, und mit den Aesten einerseits untereinander verbunden zu einem in dem Innenraum ausgespannten Netze, andrerseits der verdickten Seitenwand der Tracheide angewachsen. In den Tracheiden der Juniperus-Blätter (Fig. 62) sind ihre Ansatz- resp. Ursprungsorte vorzugsweise die dicken wulstigen Ränder der Hoftüpfel, in den Lycopodien die Spiral- oder Netzfaserstreifen, mit



Fig. 62.

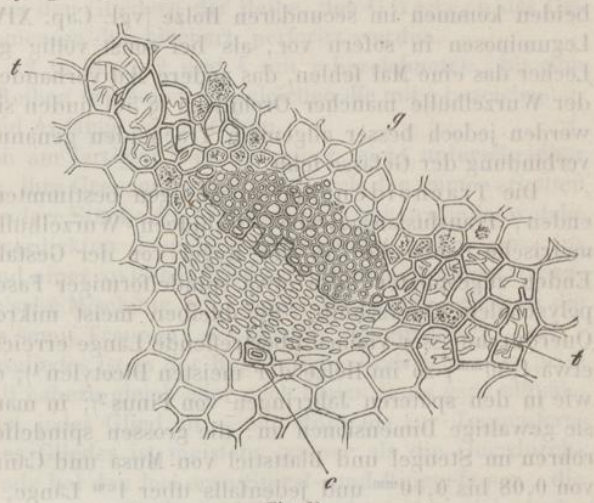


Fig. 63.

welchen die Seitenwand verdickt ist. In dem Gefässbündelsaume der Blätter von Biota orientalis ist der wulstige Rand der Hoftüpfel vielfach in stumpfe Zapfen ausgewachsen, welche in das Lumen ragen, aber hier blind endigen, ohne Verzweigung und Verbindung mit einander oder der gegenüberliegenden Wand. Als eine selten vorkommende anomale Erscheinung fand Sanio[2]) einzelne einfache, quer von einer Wandfläche zur gegenüberliegenden ausgespannte Balken in einzelnen Tracheiden des Holzes von Hippophae rhamnoides und Pinus silvestris; bei letzterer sind sie zwischen den Tangentialwänden ausgespannt und durchziehen, wo einmal vorhanden, in gleicher Richtung ganze lange Radialreihen von Tracheiden bis in die Cambiumzone. (Vgl. Cap. XIV.)

Fig. 62. Juniperus communis. Blatt, Querschnitt (600). *p* Parenchymzelle; daneben Tracheiden des Gefässbündelsaumes mit Hoftüpfeln und netzförmig verzweigten Querbalken. Die unter der eingestellten Schnittfläche liegenden Theile letzterer sind schattirt.

Fig. 63. Desgleichen (225). Gefässbündel. *g* Gefässtheil. *c* Einzelne Sklerenchymfaser an der Aussengrenze des Siebtheils. *t* Saum aus Tracheiden mit Hoftüpfeln und Querbalken. Die neben und zwischen letzteren befindlichen Parenchymzellen körnig-punktirt.

---

1) Vgl. Mohl, Bot. Ztg. 1871, p. 12.

2) Bot. Ztg. 1863, p. 117. Pringsheim's Jahrb. Bd. IX, p. 59.

Weitere Einzelheiten über den Bau der Tracheenwände werden in spätern Capiteln, besonders dem VIII. und XIV. zu beschreiben sein.

§ 40. Die Wand der Tracheen, welches auch ihre Structur sei, ist in der einen Reihe von Fällen eine überall geschlossene Membran: Tracheiden; oder sie ist an den Grenzflächen reihenweise übereinander stehender und ursprünglich geschlossener Elemente durchbrochen, die Reihe also zur continuirlichen Röhre, welche Gefäss heisst, verschmolzen. Die Tracheiden sind demnach von den Gefässen nur verschieden durch den Mangel der die Lumina verbindenden Löcher in bestimmten Zwischenwänden. Uebergänge zwischen beiden kommen im secundären Holze (vgl. Cap. XIV) dicotyler Pflanzen, z. B. Leguminosen in sofern vor, als bei sonst völlig gleichen Eigenschaften die Löcher das eine Mal fehlen, das andere Mal vorhanden sind. In den Elementen der Wurzelhülle mancher Orchideen (§ 56) finden sich gleichfalls Löcher, jene werden jedoch besser allgemein Tracheiden genannt, weil ihnen die Reihenverbindung der Gefässe fehlt.

Die Tracheiden sind in wenigen bestimmten Fällen — Gefässbündelenden, Transfusionsgewebe, Orchideen-Wurzelhülle — kurze, selbst isodiametrische Schläuche; in der Regel von der Gestalt langgestreckter, an den Enden zugespitzter, also etwa spindelförmiger Faserzellen mit rundem oder polygonalem Querschnitt. Sie bleiben meist mikroskopisch klein, ihre den Querdurchmesser vielmal übertreffende Länge erreicht den Werth von 0,16 bis etwa 1,00^{mm}; so im Holze der meisten Dicotylen[1]; oder sie steigt bis auf 4^{mm}, wie in den späteren Jahrringen von Pinus[2]; in manchen Fällen aber nehmen sie gewaltige Dimensionen an: die grossen spindelförmigen Spiral- und Ringröhren im Stengel und Blattstiel von Musa und Canna[3] erreichen eine Weite von 0,08 bis 0,10^{mm} und jedenfalls über 1^{cm} Länge, die Spiralröhren von Nelumbium speciosum nach Caspary eine Länge von über 12^{cm} bei 0,567^{mm} Weite. Bei weitem die Mehrzahl der Tracheen gehört in die Kategorie der Tracheiden. So die trachealen Elemente sämmtlicher peripherischer Enden und Ausbreitungen der Gefässbündel, des secundären Holzes der Coniferen, Cycadeen, die meisten Elemente des secundären Holzes der dicotylen Holzgewächse; fast sämmtliche Tracheen der Farngewächse im weitesten Sinne des Wortes — Gefässe sind nur für Pteris aquilina und die Wurzel von Athyrium filix femina bekannt[4] —; die Tracheen der Gefässbündel in Stamm und Blatt der Cycadeen und Coniferen[5]; vieler, wenn auch bei weitem nicht aller Monocotyledonen und mancher Dicotyledonen[6]. Gerade von den stattlichsten, gewöhnlich als Gefässe beschriebenen Elementen mit faserförmiger Wandverdickung gehören viele hierher. Zu den schon angeführten Fällen von Canna, Musa und Nelumbium seien, nach Caspary's angeführter Arbeit und mit Verweisung auf diese für weitere Einzelheiten, noch folgende Beispiele hinzugefügt: Die »Gefässe« in den Gefässbündeln von Stratiotes aloides (Stamm), Caladium

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863, p. 114.
2) Sanio in Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 401 ff.
3) Vgl. Unger, Anat. u. Physiol. p. 171, u. p. 218, Fig. 92, *b*.
4) Russow, Vgl. Untersuchungen p. 103.
5) Mettenius, Beitr. zur Anat. d. Cycadeen, p. 258.
6) Caspary, Monatsber. d. Berl. Acad. Juli 1862.

nymphaeifolium, Pistia Stratiotes, Acropera Loddigesii, Aerides odorata, Alisma plantago, Sagittaria sagittifolia, Hydrocleis Humboldtii, Musa spec. (Gefässe hier in der Wurzel); Brasenia peltata, Nuphar luteum, pumilum, Nymphaea alba, gigantea, Victoria regia, Monotropa Hypopitys. Eine allgemeinere Uebersicht über das Vorkommen von Tracheiden und ächten Tracheen wird erst dann möglich werden, wenn die nothwendigen mühsamen Untersuchungen über eine grössere Zahl von Fällen als bisher ausgedehnt sind.

§ 41. Ein Gefäss entsteht aus einer Reihe über einander stehender, ursprünglich also getrennter Zellen, indem mit Vollendung der Wandverdickung die Zwischenwände zwischen den Gliedern der Reihe, den Gliedern des Gefässes, oder den Gefäss-Elementen durchlöchert, perforirt werden.

Die oben, p. 10 und 12 in Figur 2 und 4 mit *v* bezeichneten, bis zum Pleromscheitel reichenden Reihen von Zellen, desgleichen die mit *g* bezeichneten Reihen in Fig. 3, p. 11, sind Anfänge von Gefässen.

Die Glieder sind auch am fertigen Gefässe immer leicht unterscheidbar und von einander trennbar, ihre Grenzen bezeichnet durch den immer erhalten bleibenden Rand, oft noch andere Stücke der perforirten Zwischenwände, welche Theile die Structur einer verdickten doppelten Zellmembran haben, also aus zwei Verdickungsplatten und einer zwischen diesen liegenden einfachen Grenzlamelle bestehen. Schulze'sche Mischung oder heisse Kalilösung zerstören die Grenzlamelle und bewirken somit Trennung der Glieder von einander.

Die Gestalt eines Gefässgliedes ist in der Regel eine cylindrische oder prismatische, die Breite überall nahezu gleich oder nach einem Ende ganz allmählich abnehmend; seltner ist jedes Glied in seiner Mitte bis zur Tonnenform erweitert. Die Länge eines Gliedes ist meistens grösser als die Querdurchmesser; dies in hohem Grade bei den lockeren Spiral- und Ringgefässen, die sich vor vollendeter Streckung eines Theils ausbilden und mit dem sich streckenden noch erheblich in die Länge wachsen. Die Glieder solcher Gefässe, welche nach vollendeter Streckung eines Stamm- oder Wurzelabschnitts entstehen, sind kurzgliedriger, die Glieder manchmal kaum länger oder selbst kürzer als breit — z. B. die weiten Tüpfel- und Netzgefässe älterer Stämme von Cucurbita, Cobaea, Vitis u. a. vgl. Cap. XIV. Successive Glieder eines Gefässes sind in der Regel auf lange Strecken annähernd gleich gestaltet, oft allerdings nach und nach an Breite abnehmend. Die Gesammtform des Gefässes ergibt sich aus diesen Daten; solche, welche aus kurzen tonnenförmigen Gliedern aufgebaut sind, wurden von den älteren Anatomen als rosenkranzförmige, Vasa moniliformia, unterschieden.

Die Wände, mit denen die Gefässglieder aufeinander stehen, sind entweder horizontal, die der successiven Glieder passen dann genau aufeinander und bilden zusammen die Zwischenwand (vgl. z. B. Fig. 3, *g*); oder sie sind in verschiedenem Grade schräg geneigt und die geneigten Flächen successiver Glieder ebenfalls in ihrer ganzen Ausdehnung zur schrägen Zwischenwand aufeinander gepasst (Fig. 59—61); oder die Enden sind schräg und spitz und nur ein Theil der gegen einander geneigten Flächen successiver Glieder zur Zwischenwand vereinigt, neben und über welcher das spitze Ende einen blinden, oft unregelmässig gestalteten Fortsatz bildet.

Die Durchlöcherung der Zwischenwand erfolgt immer derart, dass auf der

primären, zarten Membran durch den typischen Verdickungsprocess ein oder mehrere flache, grosse Tüpfel gebildet, die unverdickten Membranstücke dann sofort aufgelöst werden und verschwinden, die mit den Verdickungen der Seitenwand in ununterbrochenem Zusammenhang stehenden, verdickten Membranstreifen zeitlebens erhalten bleiben. Bei horizontalen Zwischenwänden entsteht fast in allen Fällen, bei schrägen auch nicht selten ein einziger Tüpfel, resp. eine einzige runde oder elliptische Oeffnung, welche dann immer den grössten Theil der Zwischenwandfläche einnimmt, oft, zumal bei dünnwandigen Gefässen, die ganze Fläche mit Ausnahme eines sehr schmalen Randstreifens. Stark geneigte Zwischenwände, horizontale nur sehr selten (Avicennia), erhalten dagegen in den meisten Fällen mehrere bis viele, innerhalb des verdickten Randes gelegene und durch verdickte Streifen von einander getrennte Oeffnungen. Dieselben sind seltener rund, z. B. in den Tracheen von Ephedra[1]) (Fig. 59), meist von der Form verschieden breiter, reihenweise parallel gestellter Spalten, daher der Ausdruck leiterförmig durchbrochene Zwischenwände (Fig. 61). Die Spalten sind meistens zur Längsachse des Gefässes ohngefähr rechtwinklig, die Reihen dieser gleichsinnig gestellt; so die engen, dicht gestellten Querspalten bei den leiterförmigen stark geneigten Wänden der Tüpfelgefässe im Holze der Betulaceen, Ericaceen, von Corylus, Carpinus, Pteris aquilina; die in 1—2—3 Reihen geordneten runden Oeffnungen der stark schrägen Wände von Ephedra, u. s. w. Selten sind der Längsachse des Gefässes gleichsinnig gestellte Spalten: Gefässe von Hieracium vulgatum, Onopordon Acanthium, bei welchen übrigens auch unregelmässig-maschenartige Oeffnungen vorkommen. Bei einer Avicennia fand Sanio die horizontale Zwischenwand von einem scharf abgesetzten verdickten Rande umgeben und auf der ganzen übrigen Fläche mit vielen unregelmässig-runden bis spaltenförmigen behoften Oeffnungen versehen[2]). Eine constante Beziehung zwischen der Verdickungsform der Seitenwand und der Form der Perforation findet nicht statt. Allerdings haben die meisten faserig verdickten Gefässe einfache, runde Oeffnungen und sehr viele Tüpfelgefässe leiterförmige. Unter den Tüpfelgefässen sind aber auch einfache Oeffnungen häufig und bei Spiralgefässen von Casuarina-Arten, Olea europaea, Vitis, fand Sanio leiterförmige Perforation.

Der Rand der Zwischenwandöffnungen ist bei dünnwandigen Gefässen, wie den meisten faserförmig verdickten, dünnwandigen Tüpfelgefässen, z. B. im Holze der Betulaceen, von Tilia, glatt, dünn, entsprechend dem Rande sehr flacher, nicht behofter Tüpfel. Bei derbwandigeren Gefässen ist er dicker und von dem Bau eines durch Verschwinden der Grenzlamelle geöffneten correspondirenden Hoftüpfelpaares mit geringem Breiteunterschied zwischen dem Tüpfelraum und der weiten Tüpfelöffnung; er besteht daher aus zwei spitzwinkelig divergirenden Lamellen. Bei manchen Gefässen ist diese Hoftüpfel-Structur höchst auffallend, z. B. an den grossen Einzelöffnungen der Tüpfelgefässe im Holze von Nerium, Fraxinus, Convolvulus Cneorum (Fig. 64), Pirus torminalis[3]) an den reihenweise geordneten, runden Oeffnungen der Gefässe von

1) Mohl, Ueber den Bau d. grossen getüpfelten Gefässe von Ephedra. Verm. Schr. p. 268.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1863, 121. Mohl, l. l. c. c.
3) Vgl. Dippel, Bot. Ztg. 1860, p. 329.

Ephedra (Fig. 60, *g*), den schmalen Spalten der Treppengefässe von Pteris aquilina (Fig. 61). Auch bei den derb- und dichtfaserigen Spiralgefässen im Stamm von Nerium findet sie sich sehr deutlich. In anderen Fällen ist sie auch bei sehr dickem Rande der Oeffnung oft nur angedeutet, indem eine kleine Furche über die Grenzlamelle des Randes läuft, z. B. Tüpfelgefässe von Cucurbita, Juglans, Acer monspessulanum (Dippel, l. c.). Die Entwicklungsgeschichte zeigt in den Fällen der letzteren Kategorie, dass die Oeffnung durch das Schwinden der Grenzlamelle in der Fläche eines angelegten Paares weiter correspondirender Hoftüpfel entsteht.

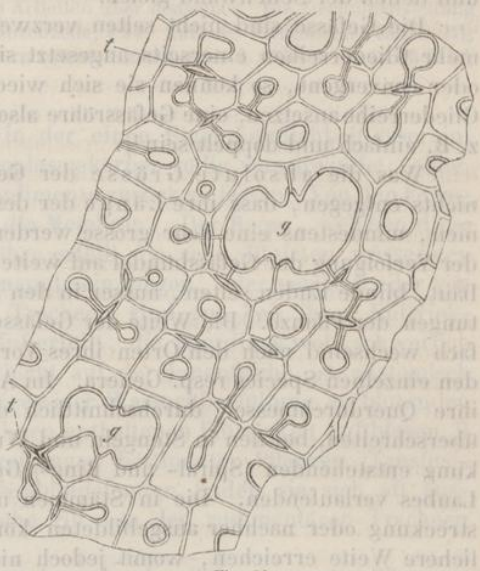


Fig. 64.

Bei der Uebereinstimmung der Structur der behoften Oeffnungsränder mit nicht geöffneten Hoftüpfeln kann es nicht fehlen, dass die practische Entscheidung darüber, ob in einem gegebenen Falle ein offener oder ein geschlossener Tüpfel vorliegt, dann ihre grossen Schwierigkeiten findet, wenn die fraglichen Stellen der Zwischenwand klein und den Hoftüpfeln der Seitenwände an Gestalt und Grösse sehr ähnlich sind. Dies um so mehr, als in solchen Fällen Zwischenformen zwischen den — allerdings wohl nie ganz gleich gestalteten — offenen und geschlossenen Hoftüpfeln an den Grenzen der Zwischenwände gegen die Seitenwände vorkommen. Die Oeffnungen auf der Mitte der Zwischenwand bei den Tüpfelgefässen von Ephedra z. B. (Fig. 59, *f*) sind grösser als die geschlossenen Hoftüpfel der Seitenwände. Am Rande der Zwischenwand aber kommen nicht selten runde Hoftüpfel (*x* Fig. 59) vor, welche den Oeffnungen in Gestalt und Grösse ziemlich gleich, aber wie die Tüpfel der Seitenwand geschlossen sind. An grossen Treppengefässen im Rhizom von Pteris aquilina (vgl. Fig. 61) sind die queren behoften Spaltentüpfel der Seitenwände überall geschlossen. Die sehr stark geneigten Zwischenwände oder Endflächen der einseitig zugespitzten Gefässglieder zeigen ganz ähnliche leiterförmige Spaltentüpfelung, wie die Seitenflächen, jedoch mit dem Unterschiede, dass hier die Tüpfelspalten weiter und die sie trennenden, verdickten Zwischenstreifen schwächer sind wie dort. In der Mitte der Zwischenwand sind die Spalten offen, wie an dünnen Schnitten durch Gefässbündel, welche mit Leim injicirt und dann getrocknet waren, deutlich wird, wenn man die Schnitte in Wasser und den Leim zur Lösung bringt. Die Streifen zwischen den Spalten fallen dann

Fig. 64. Convolvulus Cneorum, Holz. Querschnitt (600). *g*, *g* kleine Gefässe quer durch die schräge Zwischenwand geschnitten. Das übrige Tracheiden. Bei *t* die sehr zarte Schliessmembran der Hoftüpfel sichtbar.

auseinander (Fig. 61, *D*, *f*). Nach den Enden der Zwischenwand zu sind die Tüpfel dagegen von derselben Weite wie die offenen, durch die Grenzlamelle geschlossen, an den Kanten gegen die Seitenwand werden sie successive enger und denen der Seitenwand gleich.

Die Gefässe sind nicht selten verzweigt, indem an ein Glied zwei oder mehr Gliederreihen einerseits angesetzt sind. Laufen solche Zweige parallel oder convergent, so können sie sich wiederum mit einander an eine einfache Gliederreihe ansetzen, eine Gefässröhre also in ihrem Längsverlauf abwechselnd, z. B. einfach und doppelt sein[1]).

Was die absolute Grösse der Gefässe betrifft, so steht der Ansicht nichts entgegen, dass ihre Länge der des ganzen Pflanzenkörpers gleichkommen, mindestens eine sehr grosse werden kann. Wenigstens findet man bei der Verfolgung der Gefässbündel auf weite Strecken hin Glied auf Glied aufgebaut, blinde Enden selten, ausser in den Enden der pheripherischen Ausbreitungen der Pflanze. Die Weite der Gefässe ist äusserst ungleich und mannichfach wechselnd nach den Orten ihres Vorkommens in einer Pflanze und nach den einzelnen Species resp. Genera. Im Allgemeinen lässt sich aussagen, dass ihre Querdurchmesser durchschnittlich die von schmalen Faserzellen nicht überschreiten, bei den in Stengeln und Wurzeln zuerst, vor vollendeter Streckung entstehenden (Spiral- und Ring-) Gefässen und den in der Nervatur des Laubes verlaufenden. Die in Stämmen und Wurzeln mit vollendeter Längsstreckung oder nachher ausgebildeten können in vielen Fällen viel beträchtlichere Weite erreichen, womit jedoch nicht ausgeschlossen ist, dass mit und neben ihnen solche von kleinstem Kaliber auftreten. Beispiele hierfür s. Cap. XIV. Gefässröhren grösster Weite finden sich in dem mittleren Theil der Gefässbündel (vgl. Cap. VIII) vieler Palmenstämme[2]), wo sie einen Querdurchmesser von 0,280 mm (Mauritia armata) bis 0,562 mm (Calamus Draco) erreichen; im Holze vieler Kletter- und Schlinggewächse, z. B. Cucurbita, Cobaea, Phytocrene[3]), Ampelideen, wo die Weite ebenfalls bis gegen 0,3—0,5 mm betragen kann, u. s. f. Diese Gefässe grösster Weite sind ausnahmslos kurzgliedrige Tüpfelgefässe.

Nach dem oben über Längsverlauf und Verzweigung Gesagten braucht kaum mehr hervorgehoben zu werden, dass in einem und demselben Gefäss (mit der Form der Wandverdickung) die Weite nach den successiven Strecken seines Verlaufes, resp. seinen successiven Gliedern vielfach wechseln kann. Den Querdurchmesser obengenannter Gefässe der Palmenstämme z. B. gibt Mohl für die unteren Enden der Bündel auf nur 0,011 mm an.

Was die stoffliche Beschaffenheit der Tracheen- und Tracheidenwände betrifft, so steht fest, dass sie in ihrer ersten Anlage Cellulosemembranen sind, und dass sie im erwachsenen Zustande aus mehr oder minder verholzter Cellulose bestehen. Die Verholzung ist alsdann je nach dem Einzelfall in sehr ungleichem Grade vorhanden; in harten, festen Theilen mehr als in weichen, saftigen; die Tracheen weicher Laubblätter, saftiger Stengel u. s. w. zeigen vielfach ziemlich reine Cellulosereaction. Eine sehr auffallende Erscheinung, auf

1) Mohl, Palm. structura. Verm. Schr. p. 142.
2) Vgl. Mohl, Bau des Palmenstammes. Verm. Schriften p. 142.
3) Mettenius, Beitr. zur Botanik, p. 50.

welche Burgerstein jüngst mit Recht wieder aufmerksam gemacht hat, ist das an vielen Gefässen überraschend frühe Auftreten der Verholzung. Auf den Verholzungsprocess selbst näher einzugehen, liegt ausserhalb der Aufgabe dieser Arbeit; in wieweit er bei den hier in Rede stehenden Organen Besonderheiten zeigt, ist derzeit nicht näher anzugeben. Es sei daher hier nur verwiesen auf vorhandene Arbeiten über denselben: Die Zusammenstellung der älteren Resultate in Hofmeister, Pflanzenzelle, § 30. Kabsch, Pringsheim's Jahrb. III, und die neueste Untersuchung von A. Burgerstein, Sitzungsber. d. Wiener Acad. Bd. 70, Juli 1874.

§ 42. Alle Tracheen stimmen in der einen Eigenthümlichkeit überein, dass mit ihrer Fertigbildung der Protoplasmakörper völlig verschwindet, ohne, wie etwa in vertrocknenden Zellen, Rudimente zurück zu lassen. Von den Formbestandtheilen der Zelle bleibt nur die Membran. Der Raum, welchen diese umschliesst, wird in der fertigen Röhre erfüllt von sehr diluirten wässerigen Lösungen, die hier kurz Wasser genannt sein mögen, oder von Luft oder von beiden zugleich. Die allermeisten Tracheen sind zur Zeit ihrer Entwicklungshöhe ganz oder grösstentheils lufterfüllt; die allerdings wohl schwerlich je fehlende minimale Flüssigkeitsschicht auf der Innenfläche ist anatomisch oft nicht nachweisbar; selbst bei excessiver Wasserüberfüllung an blutenden Theilen finden sich innerhalb der in ihnen enthaltenen Flüssigkeit Luftblasen.[1] Nur in seitlichen Gefässbündelausbreitungen bestimmter Pflanzen (Tansfusionsgewebe, Cap. VIII) und den Gefässbündelenden finden sie sich oft ausschliesslich wassererfüllt. Das Gleiche gilt von den rudimentären Tracheen mancher Wasserpflanzen.

Eine auffallende Ausnahme hiervon kommt sehr allgemein vor bei Pflanzen, welche Milchsaft oder harzige oder gerbstoffreiche Secrete führen, sei es, dass letztere in den § 33 und 34 betrachteten Schläuchen oder in intercellularen Behältern (Cap. VII) abgelagert sind. Eine mehr oder minder grosse Anzahl von Gefässen ist bei diesen Gewächsen oft längere oder kürzere Strecken weit mit Milchsaft oder mit dem jeweils charakteristischen Secret erfüllt. In der Stellung dieser Gefässe zu den übrigen, normal lufthaltigen, oder zu den Secretbehältern ist keine bestimmte Regel zu finden. Wie die Secrete in die Gefässe gelangen, ist bei nicht mit Milchröhren versehenen Pflanzen unermittelt, wenn auch plausible Vermuthungen darüber aufgestellt werden können. Dasselbe gilt thatsächlich auch für die mit Milchröhren versehenen Gewächse, doch bestehen hier Controversen, auf welche im VI. Capitel zurückzukommen ist.

Die in alten Tracheen, z. B. in mehrjährigen Holzlagen von Coniferen und vielen Dicotyledonen oft auftretende Ausfüllung des Innenraums durch Harz und harzähnliche Massen ist eine unbezweifelte Erscheinung beginnender Rückbildung und Desorganisation. Sie wird im Cap. XIV noch zu besprechen sein.

Bei älteren oder verletzten, grösseren, röhrenförmigen Tracheen wird der Innenraum nicht selten theilweise oder völlig ausgefüllt von parenchymatischen Zellen, Füllzellen, welche schon Malpighi im Holze der Kastanie auffielen[2], nachmals vielfach beschrieben und von dem Ungenannten der botanischen Zeitung[3] mit dem Namen Thyllen benannt worden sind.

1) Vgl. Hofmeister, Flora 1858, p. 2.

2) Anat. plant. p. 9, Tab. VI, Fig. 28.

3) Jahrg. 1845, p. 225, f. f. Θύλλις = Sack, Beutel, Vorrathsbehälter. In diesem Aufsatze

Sie können entstehen da, wo eine Trachee an Parenchymzellen angrenzt, und zwar aus den in jene hinein wachsenden Parenchymzellen selbst. Ein kleiner, an eine unverdickte Wandstelle (in der Regel Tüpfel) der Trachee grenzender Membranabschnitt der Parenchymzelle wächst zu einer ins Innere jener gestülpten Aussackung heran, diese enthält Protoplasma, meist mit deutlichem Zellkern, und dehnt sich von stumpf und kurz cylindrischer Form zu einer runden, oft voluminösen Blase aus, um sich schliesslich an ihrer Eintrittsstelle in die Trachee durch eine Scheidewand als besondere Zelle von dem übrigen Raume der sie erzeugenden Parenchymzelle abzugrenzen. So entstehen zuerst immer vereinzelte, von der Wand in den Innenraum der Röhre ragende blasige Zellen. Dabei kann es stehen bleiben; häufig dehnt sich die Erscheinung aber rasch über zahlreiche Stellen eines Röhrenabschnitts aus, so dass dieser sich innen ganz mit den Zellen zu bekleiden beginnt und von ihnen in dem Maasse ausgefüllt wird, als sie sich ausdehnen. Letzteres erfolgt oft in dem Grade, dass die Röhre lückenlos erfüllt ist von den durch gegenseitigen Druck polyedrisch-abgeplatteten Thyllen. Auch eine Vermehrung letzterer durch Theilung ist in manchen Fällen [1]) beobachtet worden.

Die an eine Röhre grenzenden Parenchymzellen sind an der Thyllenbildung ohne erkennbare Regel ungleich betheiligt; die einen treiben an einer, andere an mehreren Stellen je eine Thylle, noch andere gar keine. Die Neubildung der Thyllen kann an einem Gefässabschnitt längere Zeit andauern: in mehrjährigen Gefässen (z. B. in einer 8jährigen Holzlage von Vitis, Reess l. c.) finden sich oft unmittelbar neben allem Anschein nach schon Jahre alten Thyllen die ersten Anfänge anderer.

Die anfangs zarte Cellulosewand der Thyllen wird bei Holzgewächsen später verdickt, und erhält oft an den Berührungsflächen mit anderen Thyllen correspondirende Tüpfel. In ihrem Inhalt kann bei denselben Gewächsen, gleichwie in normalen Parenchymzellen, Amylum abgelagert werden.

Die Thyllenbildung ist beobachtet bei Monocotyledonen (Arundo Donax, Canna, Hedychium, Strelitzia, Musa, Palmen) und im Holze sehr vieler Dicotyledonen; sowohl in einjährigen Stengeln (Canna, Cucurbita, Bryonia, Cucumis, Solanum tuberosum), Euphorbia helioscopia u. a., als ganz besonders in langlebigen Stämmen dicotyler Holzgewächse, wo sie zu den sehr verbreiteten, z. B. bei Vitis, Quercus, Sambucus, Platanus, Robinia, u. v. a. leicht zu beobachtenden Erscheinungen gehört. In den Wurzeln der dicotylen Bäume, welche darauf untersucht sind (Quercus, Fraxinus, Fagus, Betula etc.), findet sie sich hingegen nicht oder nur äusserst selten; [2]) in Menge dagegen wiederum in Wurzeln krautiger Pflanzen: Pharbitis hispida, junge, kräftige Wurzeln von Cucurbita, Urtica, Rubia etc.

Die Röhren, in welchen Thyllen auftreten, sind in den meisten Fällen

---

ist die ältere Literatur über den Gegenstand erwähnt. Neueres bei: Reess, Zur Kritik der Böhm'schen Ansicht über die Thyllen. Bot. Ztg. 1868, 1; Unger, Ueber d. Ausfüllung alternder u. verletzter Spiralgefässe durch Zellgewebe. Sitzungsber. d. Wiener Acad. Bd. 56 (1867).

1) Trécul, Sur l'origine des bourgeons adventifs. Ann. sc. nat. 3e Sér. VIII (Maclura). A. Gris, Ann. sc. nat. 5e Sér. T. XIV, p. 38. (Cissus).

2) Mohl, Bot. Ztg. 1859, p. 294 u. vorher.

typische, weite Tüpfelgefässe; bei Canna jedoch (und wohl auch bei Musa und Verwandten) auch die oben (p. 172) erwähnten weiten, faserig verdickten unperforirten Tracheiden.

In den Tüpfelgefässen mancher dicotylen Holzgewächse ist die Thyllenbildung eine regelmässige, in der normalen, unverletzten Pflanze eintretende, wenn auch nicht auf sämmtliche Tüpfelgefässe sich erstreckende Erscheinung. Für Robinia Pseudacacia wird angegeben, dass sich die Tüpfelgefässe des Holzes (und zwar nach Gris sämmtliche) im Herbst des Jahres, in dessen Frühling sie entstanden, mit Thyllen anzufüllen beginnen, welch letztere zeitweise Amylum führen. Andere Gehölze verhalten sich ebenso hinsichtlich der Zeit des Beginns der Thyllenbildung, lassen aber eine bestimmte Regel für ihr Vorkommen oder ihr Fehlen nicht erkennen; so z. B. Vitis, Quercus Robur, Platanus nach Reess. Verletzungen, durch welche die Gefässe geöffnet werden, sind, soweit die Untersuchungen reichen, für die Thyllenbildung der Holzgewächse gleichgültig. In den grossen Tracheiden der Stengel von Canna dagegen tritt sie nach Unger nur ein, wenn dieselben verletzt, z. B. angeschnitten, und dann an der Luft oder in Wasser befindlich sind. Diese Thatsachen dürften Anhaltspunkte liefern zur Ermittelung der noch unbekannten — hier nicht weiter zu erörternden — Ursachen der Thyllenbildung.

Capitel V.

Siebröhren.

§ 43. Die Siebröhren, Tubi cribrosi, wurden im Jahre 1837 von Th. Hartig[1]) zuerst als wesentliche Bestandtheile des Bastes und der Gefässbündel der Phanerogamen klar unterschieden und zum Theil mit dem erwähnten Namen, anderntheils auch Siebfasern genannt. Nach langjähriger Verkennung wurden Hartig's Beobachtungen dann vorzugsweise durch Mohl, Nägeli, Hanstein[2]) bestätigt und erweitert.

Die Hauptorte des Vorkommens der in Rede stehenden Organe sind die genannten, selten finden sie sich anderswo. Sie kommen sowohl den Phanerogamen als den Farngewächsen zu. Am vollständigsten untersucht sind sie bei den Angiospermen. Sie seien daher für diese zunächst hier betrachtet und nachher die in den übrigen Abtheilungen vorkommenden Besonderheiten hinzugefügt.

Die Gliederung der Siebröhren ist bei den in Rede stehenden Pflanzen

---

1) Vergl. Untersuchungen über die Organisation des Stammes d. einheim. Waldbäume; in Jahresber. üb. d. Fortschritte d. Forstwissensch. etc. p. 125. — Vgl. ferner: Hartig, Vollst. Naturgesch. d. forstl. Culturpfl. Berlin 1851. — Bot. Ztg. 1853, 571; ibid. 1854, p. 51.

2) Mohl, Einige Andeutgn. über d. Bau d. Bastes, Bot. Ztg. 1855, 865. — Nägeli, Ueber d. Siebröhren, Sitzgsber. d. Münchener Acad. Febr. 1861. — Hanstein, Die Milchsaftgefässe u. verw. Organe etc. Berl. 1864. — Mohl nennt die Siebröhrenglieder Gitterzellen; schon P. Moldenhawer hatte dieselben theilweise als vasa propria unterschieden, jedoch unter diesem Namen mit anderen Elementen vermengt.

durchaus ähnlich der der im vorigen Capitel betrachteten Gefässe. Sie gehen hervor aus Längsreihen gestreckter, cylindrischer oder prismatischer Zellen und diese bleiben an ihnen als ihre Glieder immer deutlich unterscheidbar und trennbar. An den Flächen, mit welchen die Glieder an gleichnamige grenzen, treten sie mit diesen in offene Communication durch die Siebplatten oder Siebfelder, circumscripte Wandstücke mit zahlreichen, sehr kleinen und perforirten Tüpfelchen, den Siebporen.

Die Gestalt der Röhrenglieder ist die soeben angegebene. Ihre Enden sind von einer ebenen oder (nach unten) leicht concaven Wand begrenzt und diese ist entweder annähernd horizontal, höchstens wenig schräge, und alsdann in der Regel um ein geringes breiter als die Mitte des Glieds; oder sie ist sehr stark geneigt, schneidet die Seitenwände einerseits unter sehr spitzem Winkel, so dass jedes Gliedende einseitig meisselartig zugeschärft ist. Die Neigung der Endflächen ist in letzterem Falle in Stämmen, — wenn auch nicht ganz ausnahmslos und genau — gegen die Radialdurchschnittsebenen gerichtet.

Die erste der beiden Hauptformen, welche man die quer- oder flachendige nennen kann, ist die bei weitem vorherrschende, meist ausschliesslich vorhandene in den »primären« Gefässbündeln (Cap. VIII); die zweite, scharfendige die ebenso vorherrschende in dem secundären Baste der Dicotyledonen. Ausnahmen von dieser Regel stellen jedoch z. B. die exquisit scharfendigen Röhrenglieder in den Gefässbündeln der Calamus-Stämme und den Wurzeln von Aroideen (z. B. Philodendron Imbe) dar; und andrerseits die flachendigen des secundären Bastes von Fagus silvatica, Quillaja saponaria, Ficus elastica, Maclura, u. a. m.

Die Grösse der Siebröhrenglieder wechselt, zumal nach den Species, nicht minder als die der Gefässe. Für die Gliedlänge gilt ähnliches wie für diese; die Maxima der Querdurchmesser letzterer wurden auch von den weitesten Siebröhren nicht erreicht. Die weitesten Siebröhren erreichen einen Querdurchmesser von durchschnittlich nicht über 0,02 mm bis 0,08 mm: Cucurbita, Bignonia spec., Phytocrene, Calamus etc. Diesen gegenüber stehen äusserst enge und unscheinbare, zumal bei manchen, jedoch nicht allen Milchsaft führenden und succulenten Pflanzen (z. B. Asclepiadeen, Crassulaceen etc., vgl. Cap. VIII.).

Einige Maasse grosser Siebröhrenglieder mögen nachstehend mitgetheilt werden, jedoch mit dem Hinzufügen, dass die Längenbestimmungen bei langen Gliedern, wegen der grossen Mühseligkeit sauberer Isolirung so zarter Organe, nur approximativ oder nach einzelnen Exemplaren gemacht sind.

Stamminternodien von		mm		mm
Cucurbita Pepo. . . .	Länge	0,370—0,450	Querdurchm.	0,045—0,050
Lagenaria vulgaris . .	–	0,125—0,200	–	0,025—0,040
Calamus Rotang . . .	–	bis über 2 mm	–	0,030—0,050
Potamogeton natans . .	–	0,275	–	bis 0,025
Bignonia spec. (Mohl) .	–	bis 1,35	–	0,450
Vitis vinifera, Bast . .	–	etwa 0,6		
Wurzel von Philodendron Imbe		bis über 2 mm		

Für die longitudinale und seitliche Aneinanderreihung der Glieder und die daraus resultirenden eventuellen Verzweigungen gilt wesentlich das Gleiche, wie für die Gefässe.

Die Wände der Siebröhren sind immer weiche, nicht verholzte, farblose Cellulosemembranen. Die für sie charakteristischen Siebplatten kommen nur an denjenigen Flächen vor, wo die Glieder an gleichnamige angrenzen. Die Siebplatte ist ein scharf umgrenztes, einem grossen, seichten Tüpfel gleiches Wandstück, welches ursprünglich und oft zeitlebens in seiner ganzen Ausdehnung etwas schwächer verdickt ist als die Wand in seiner Umgebung. Sie ist abermals in ihrer ganzen Ausdehnung dicht bedeckt mit runden oder polygonalen Tüpfelchen, welche von einander getrennt sind durch schmale Membranstreifen; sie gleicht also einem feinen Sieb, Netz oder Gitter (Fig. 65—73). Die Siebplatten aneinanderstossender Röhrenglieder passen mit ihren sämmtlichen Tüpfelchen genau auf einander und in diesen verschwindet mit Beginn der Gewebedifferenzirung die Zwischenwand, so dass Löcher — die Siebporen — entstehen, durch welche eine offene Communication zwischen den benachbarten Gliedern hergestellt wird.

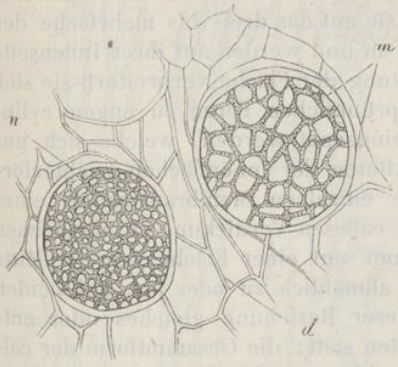


Fig. 65.

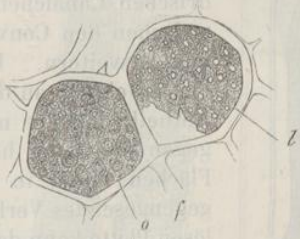


Fig. 66.



Fig. 67.

Die ursprüngliche Weite der Siebporen ist nach den Einzelfällen ungleich. Die weitesten kommen wohl bei Cucurbitaceen vor, wo die grössten (Cucurbita, Lagenaria) 5 μ und darüber erreichen; die meisten sind weit enger: bei genannten Cucurbitaceen nur 2 μ weit; auch für den Bast von Bignonia spec. gibt Mohl 2 μ an, was für die meisten Pflanzen ein zu hoher Durchschnittswerth sein dürfte; bei vielen Angiospermen mit kleinen Siebröhren sind sie jedenfalls enger, oft an der Grenze deutlicher Erkennbarkeit.

Auch bei der gleichen Pflanze, selbst in dicht bei einander liegenden Platten ist die Weite der Poren oft sehr ungleich; bei den grossen Röhren von

Fig. 65—67. Lagenaria vulgaris, erwachsenes Stengel-Internodium (375). — Fig. 65 u. 66 Querschnitte durch ein und dasselbe Siebröhren- (resp. Gefäss-) Bündel. *m* weitmaschige Siebplatte, die ganze horizontale Endfläche eines Gliedes einnehmend, freigelegt, in der Flächenansicht. *n* eine eben solche, engporigere. *l* eben solche, am einen Rande durch den Schnitt verletzt, callös, die Poren noch eng-geöffnet, das ursprüngliche Cellulosesieb durch die Callusmasse hindurch erkennbar. *o* Siebplatte von dem in Alkohol geronnenen Inhalt bedeckt. *d* zartes Parenchym. — Fig. 67. Seitenansicht der aufeinander stehenden Enden zweier Siebröhrglieder, die Platte bis zum völligen Verschluss der Poren callös, mitten zwischen den beiden Callusmassen ist das ursprüngliche Sieb erkennbar.

Cucurbita, Lagenaria, wo genauere Messung möglich ist, kann der Querdurchmesser der Poren benachbarter, sonst gleich entwickelter Platten ums dreifache verschieden sein (vgl. Fig. 65.) An einer und derselben Platte ist die Grössendifferenz der Poren meist gering, wenn auch merklich; nach Nägeli sind sie wenigstens bei Cucurbita in der Mitte durchschnittlich weiter als am Rande der Platte. Selten sind sehr erhebliche Grössen- und Formunterschiede auf einer Platte (vgl. Hanstein, l. c. Taf. III, Fig. 4, Cucurbita).

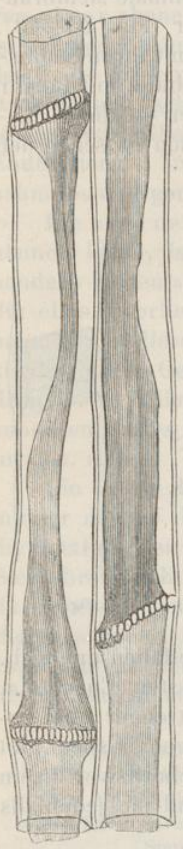


Fig. 68.

Nach den vorliegenden, für diese Frage nicht ausreichenden entwicklungsgeschichtlichen Daten kommt die beschriebene einfache Structur allen Siebplatten bei ihrer ersten Ausbildung zu. Viele behalten sie lange, vielleicht zeitlebens bei, andere verändern sich, indem sie die von Hanstein callös genannte Beschaffenheit annehmen. Die Veränderung besteht darin, dass die Membranstreifen der Platte nach allen Richtungen dicker werden. Senkrecht zur Fläche schwellen sie auf das drei- bis mehrfache der ursprünglichen Dicke an und werden auf ihrer Innenseite convex; in der Richtung der Fläche verbreitern sie sich derart, dass die ursprünglichen Poren zu engen cylindrischen Canälchen eingeengt werden, welche sich nur zwischen den Convexitäten der Innenflächen trichterförmig erweitern. Die einzelnen Membranstreifen einer Platte nehmen an der callösen Verdickung oft ungleichen Antheil; letztere nimmt auf einer Fläche von der Mitte gegen den Rand hin allmählich zu oder ab, auf beiden Flächen findet in dieser Beziehung gleiches oder entgegengesetztes Verhalten statt; die Gesammtform der callösen Platte kann daher biconvex, biconcav, auch planconvex u. s. w. sein. Manchmal sind die Ungleichheiten der Verdickung auch unregelmässig über eine Fläche vertheilt. Die callöse Verdickung kann endlich in der Richtung der Fläche bis zum völligen Verschluss der Canälchen gehen. Man findet oft Siebplatten bedeckt mit einer dicken Callusmasse, welche undurchbrochen ist und in welcher nur noch durch senkrechte Streifen und durch Trichterdepressionen auf den Flächen die Canälchen angedeutet sind; andere, bei welchen selbst diese Andeutung nicht bemerkt wird (Fig. 67, 76).

Die callöse Platte besteht immer aus drei Lamellen, einer mittleren und zwei dieser beiderseits aufliegenden, von welch letzteren jede einem der beiden Röhrenglieder angehört. Die Mittellamelle ist das ursprüngliche Cellulosesieb. Die Calluslamellen sind im frischen Zustand homogen, farblos, anscheinend weich, bei durchfallendem Lichte von dem eigenthümlich bläulichen Glanz

Fig. 68. Cucurbita Pepo. Erwachsenes Internodium, Längsschnitt, Stücke von 2 Siebröhren mit mässig callösen, die Endflächen einnehmenden Platten. Der Inhalt beider durch Alkohol zusammengezogen, den Platten jedoch anhaftend und durch die Poren aus einem Gliede ins andere gehend.

gallertiger Membranen; sie werden durch Jod-Jodkaliumlösung gelb, durch Chlorzinkjod intensiv braungelb gefärbt, in Schwefelsäure quellen sie bis zur völligen Unkenntlichkeit. Auch durch Alkalien, zumal Kalilösung, durch die Schulze'sche Mischung findet eine solche Quellung statt. Man kann mit diesen Reagentien die Callusmasse von dem zurückbleibenden Cellulosesieb völlig entfernen.

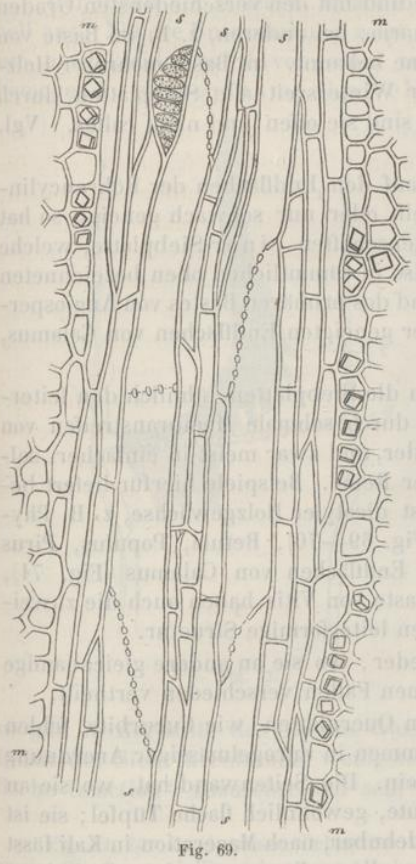


Fig. 69.



Fig. 70.

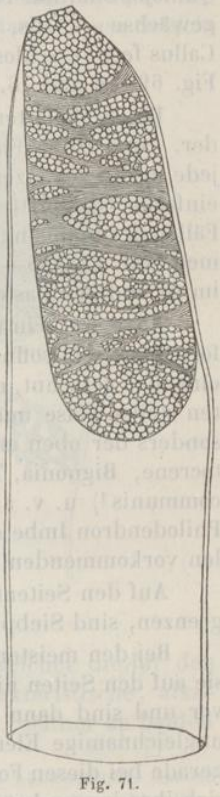


Fig. 71.

An dem Rande der Siebplatte, gegen die angrenzende Membran hin, hört die Callusmasse ziemlich scharf umschrieben auf.

Fig. 69, 70. Vitis vinifera, Bast eines mehrjährigen, 1^{cm} dicken Astes, im Sommer (Anfang Juli). Fig. 69 (145) Tangentialschnitt. *s*, *s* Siebröhren, die geneigten und eine horizontale leiterförmige Endfläche längs durchschnitten, mit Ausnahme einer am oberen Rande, welche schräg gegen ihre Fläche gesehen wird. *m*, *m* Markstrahlen. — Fig. 70, Radialschnitt; zwei von einander durch schmale Parenchymzellen getrennte leiterförmige Endflächen von Siebröhren in Flächenansicht (375).

Fig. 71. Calamus Rotang (spanisches Rohr). Ende eines durch Maceration freigelegten Siebröhrengliedes (375).

Nach allen diesen Erscheinungen ist die Callusmasse eine Auflagerung auf das ursprüngliche Cellulosesieb. Ueber die Bedingungen ihres Auftretens und über ihre physiologische Bedeutung bedarf es noch weiterer Untersuchungen. Nach einigen Erfahrungen an Cucurbita und Lagenaria scheint hier die callöse Verdickung einzutreten und zuzunehmen in dem Maasse, als die Siebröhren alt werden, und bei den erstgebildeten (peripherischsten) eines Gefässbündels sehr schnell bis zum völligen Verschluss des Siebes vorzuschreiten. Bei manchen Pflanzen findet man Siebröhren ohne und mit den verschiedensten Graden des Callus dicht bei einander, z. B. Lagenaria; bei anderen, z. B. im Baste von Quillaja, sind nur callöse, aber dabei offene bekannt. Im Baste mehrerer Holzgewächse — Vitis, Tilia — finde ich zur Winterszeit alle Siebplatten durch Callus fest verschlossen; im Hochsommer sind sie offen und nicht callös. (Vgl. Fig. 69, 74 und 76.)

Die Siebplatten stehen ausnahmslos auf den Endflächen der Röhrencylinder. Sind diese Flächen horizontal gestellt oder nur schwach geneigt, so hat jede in ihrer ganzen Ausdehnung die Eigenschaften einer Siebplatte, welche einfache Querplatte heissen mag; dies also in sämmtlichen oben bezeichneten Fällen der ursprünglichen Gefässbündel und des primären Bastes von Angiospermen (vgl. Fig. 65—67), bei den schwächer geneigten Endflächen von Calamus, im secundären Baste von Fagus, Quillaja.

An stark schrägen Endflächen liegen die Siebplatten, ähnlich den leiterförmigen Gefässöffnungen und wie diese durch schmale Membranstreifen von einander getrennt, reihenweise übereinander, und zwar meist in einfacher, selten stellenweise unregelmässig mehrfacher Reihe. Beispiele hierfür liefert besonders der oben erwähnte secundäre Bast dicotyler Holzgewächse, z. B. Phytocrene, Bignonia, Tilia, Juglans, Vitis (Fig. 69—70), Betula, Populus, Pirus communis[1]) u. v. a.; die stark schrägen Endflächen von Calamus (Fig. 71), Philodendron Imbe etc. Im secundären Baste von Vitis haben auch die zuweilen vorkommenden horizontalen Gliedenden leiterförmige Structur.

Auf den Seitenflächen der Röhrenglieder, wo sie an andere gleichnamige grenzen, sind Siebplatten nach den einzelnen Fällen verschieden vertheilt.

Bei den meisten Formen mit einfachen Querplatten, wie Cucurbita, fehlen sie auf den Seiten nicht selten oder sie kommen in unregelmässiger Anordnung vor und sind dann gewöhnlich relativ klein. Die Seitenwand hat, wo sie an ungleichnamige Elemente grenzt, zerstreute, gewöhnlich flache Tüpfel; sie ist gerade bei diesen Formen sehr weich und dehnbar, nach Maceration in Kali lässt sich ihre innere Lage lang ausziehen. Unter diesen Formen machen die Röhren des secundären Bastes von Ficus elastica und Fagus silvatica anscheinend eine Ausnahme, indem bei ihnen die nach der Peripherie und Mitte des Stammes gekehrten Seitenflächen dicht bedeckt sind mit Siebplatten, welche durch nur schmale, faserähnliche Streifen von einander getrennt werden[2]). Diese seitenwandständigen Platten sind äusserst zart und es ist nicht entschieden, ob sie

1) Vgl. Mohl, l. c. Dippel, Mikroskop, p. 251 u. a. Mohl's Figur 11 von Pirus stellt die theilweise Flächenansicht dreier schräger Endflächen dar.

2) Mohl, l. c. Dippel, Mikroskop p. 255.

wirklich Poren haben oder nur den Siebplatten ähnlich gegitterte Wandstücke sind.

Bei den Röhren mit leiterförmigen Endflächen setzt sich von diesen aus die Reihe der Platten meist ganz allmählich auf die angrenzenden Seitenflächen, und zwar ganz vorwiegend die radialen fort, im Baste der Dicotyledonen wohl immer so, dass die Platten auf den Seiten kleiner werden und weiter aus einanderstehen als auf den Endflächen.

Der Inhalt der frischen, intact in Wasser liegenden Siebröhre sieht wasserhell aus. Nähere Untersuchung zeigt, dass die Wand jedes Röhrengliedes ringsum ausgekleidet wird von einer zusammenhängenden dünnen Schicht fast homogener, protoplasmaähnlicher, schleimiger Substanz. Diese Schicht

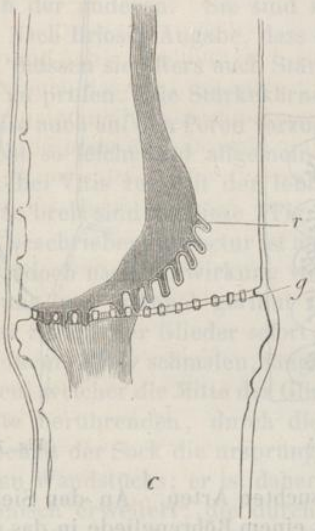


Fig. 72.

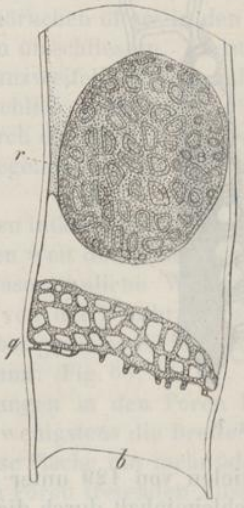


Fig. 73.

umgibt in der Mitte des Gliedes wasserhelle Flüssigkeit, welcher die für den Inhalt der Siebröhrenbündel wenigstens bei Cucurbita charakteristische, alkalische Reaction[1]) zuzuschreiben sein wird. An dem einen, seltner an beiden

Fig. 72, 73. Zwei grosse Siebröhren von Lagenaria vulgaris im Längsschnitt, Grenze zweier Glieder, nach Einwirkung von Alkohol und Jodlösung. In Fig. 72 ist *g* die nicht callöse weitporige, horizontale Querplatte genau in der Längsschnittansicht; *r* der zusammengezogene Inhaltsschlauch mit der dichten Schleimansammlung. Die Fortsätze des letzteren gehen auf der linken Seite durch die Poren, auf der rechten Seite (*r*) sind sie beim Schneiden aus diesen herausgerissen worden. In Fig. 73 liegt die Querplatte (*q* schräg, die in dem Präparat vorhandene Hälfte derselben wird daher im Durchschnitt und schräg gegen die Fläche gesehen. Der geronnene Schleiminhalt ist beim Schneiden ganz von ihr abgerissen und die Schleimplatte, welche ihr auflag (*r*), hat sich oberhalb umgedreht, derart dass sie ihre ganze, vorher an die intacte Siebplatte grenzende Fläche dem Beobachter zukehrt. Die vorher in die Poren eingepassten Ausstülpungen erscheinen auf derselben als Ringe (375).

[1]) Vgl. Sachs, Bot. Ztg. 1862, p. 257.

Enden des Gliedes umschliesst sie eine anscheinend dichte, glänzende Schleimansammlung, welche auf der Siebplatte entweder als dünne Lamelle oder als ein Pfropf von relativ beträchtlicher Höhe aufliegt. Gewöhnlich findet sich diese Schleimansammlung nur in dem einen Ende des Gliedes und zwar, bei Cucurbita nach Nägeli, in etwa $^4/_5$ der Fälle in den (auf den ganzen Pflanzentheil bezogen) oberen, also auf der unteren Fläche der Siebplatte. Dem Schleim und besonders seinen Endanhäufungen sind in sehr vielen Fällen zahlreiche, sehr kleine Amylumkörnchen eingelagert[1]). Briosi fand diese in den Stengeln

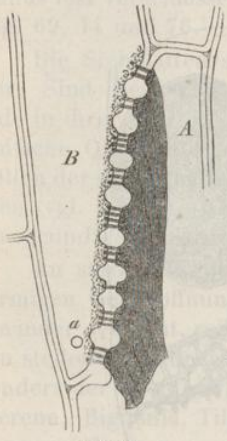
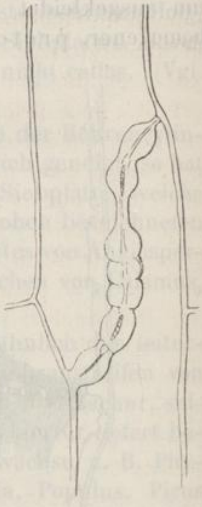


Fig. 74.


Fig. 75.


Fig. 76.

und Blattstielen von 129 unter 146 untersuchten Arten. An den Siebplatten geht der Schleiminhalt durch die Poren von einem Röhrengliede in das nächste. Man sieht ihn, zumal an callösen Platten und wenn er durch Jod gelb gefärbt ist, alle Poren ausfüllend, und wie eine natürliche Injectionsmasse die offene Wegsamkeit derselben demonstrirend (Fig. 68, 74). Wo die Grösse der Theile eine

Fig. 74, 75. Vitis vinifera, Bast; von demselben Aste wie Fig. 69 am gleichen Tage präparirt (600).

Fig. 74. Tangentialschnitt durch die leiterförmige Grenzfläche zweier Siebröhrenglieder *A* und *B*. In *A* der durch Alkohol geschrumpfte dichte Schleimpfropf, durch alle Siebporen nach *B* hinüber stumpfe Fortsätzchen sendend. *a* ein Amylumkörnchen. — Fig. 75. Radialschnitt, nach Einwirkung von absolutem Alkohol, Zerstörung des Amylum durch kurze Einwirkung starker Kalilösung (welch letztere eine geringe Quellung der Membran bewirkt hat), nachheriger Auswaschung des Kali und Jodzusatz. Stück einer leiterförmigen Wand in der Flächenansicht, unter demselben der geschrumpfte Schleiminhalt des einen angrenzenden Gliedes, welcher durch die Poren knopfförmig endende Fortsätzchen in das andere — bei der Lage des Präparats nach oben — sendet.

Fig. 76. Bast aus einem mehrjährigen, 1,5 cm dicken Ast derselben Pflanze im Winter. Callöse geschlossene Wand zwischen zwei Siebröhrengliedern, Tangentialschnitt (400). —

1) Briosi, Ueber allgemeines Vorkommen von Stärke in den Siebröhren. Bot. Ztg. 1872, p. 305. Vgl. auch Sachs, Exp. Physiol. p. 383 ff.

genaue Untersuchung ermöglicht, ist aber ersichtlich, dass er nicht als homogene Masse gleichsam von dem einen Gliede ins andere durchfliesst, sondern dass die wandbekleidende Schicht des einen Ausstülpungen in die Poren sendet, welche diese ausfüllen und an der Grenze des nächsten Gliedes blind endigen; entweder einfach abgestumpft in der Fläche der Siebplatte, oder mehr oder minder blasig erweitert über diese hinaus in den Raum des nächsten Gliedes ragend, an ihrer Durchtrittstelle durch die Platte eingepasst in entsprechende Lücken der Wandbekleidung des Gliedes, in welches sie eintreten (Fig. 72—75). Nach den vorliegenden Daten gehen die Ausstülpungen an einer Siebplatte immer nur nach einer Seite, also von dem Gliede *a* nach *b*, nicht auch umgekehrt; und zwar von der Fläche, auf welcher die stärkere Schleimansammlung ist, nach der anderen. Sie sind ihrerseits von dem Schleiminhalt gleichfalls erfüllt. Nach Briosi's Angabe, dass die Stärkekörnchen öfters in den Siebporen stecken, müssen sie öfters auch Stärkekörnchen umschliessen. Es ist dies noch genauer zu prüfen. Die Stärkekörnchen sind unzweifelhaft dicht auf der Siebplatte, also auch auf den Poren vorzugsweise reichlich angesammelt. Sie können aber nicht so leicht und allgemein in und durch die Poren treten, weil sie oft grösser, bei Vitis zur Zeit der lebhaftesten Vegetation z. B. durchschnittlich doppelt so breit sind als diese (Fig. 74 *a*).

Die beschriebene Structur ist an der frischen intacten Siebröhre vorhanden. Sie tritt jedoch nach Einwirkung von Reagentien weit deutlicher hervor. Unter Einwirkung von Alkohol gerinnt die protoplasmaähnliche Wandauskleidung längs der Seiten der Glieder sofort, löst sich von der Membran los und zieht sich zu einem relativ schmalen, längsfaltigen, aber geschlossen bleibenden Sacke zusammen, welcher die Mitte des Gliedes einnimmt. (Fig. 68, 72, 74). An der die Siebplatte berührenden, durch die Ausstülpungen in den Poren befestigten Fläche behält der Sack die ursprüngliche oder wenigstens die Breite des porenführenden Wandstücks; er ist daher gegen diese Fläche hin mehr oder weniger rasch conisch erweitert; die durch und in die Poren tretenden Ausstülpungen ändern ihre Form und Lage nicht oder wenig.

Jodpräparate rufen dieselben Formveränderungen hervor und färben die ganze Wandauskleidung und die terminalen Schleimansammlungen intensiv gelb bis gelbbraun, die Amylumkörnchen violett[1]; und zwar tritt diese Färbung immer bei den in Rede stehenden Theilen weit rascher ein als bei den Callusmassen, so dass sie eventuell beide leicht von einander unterscheiden lässt, was zumal bei schwach verdickten und weitporigen Siebplatten das Verständniss des Baues erleichtert, insofern hier die in der Flächenansicht der Platte nothwendiger Weise ähnlichen Figuren der Siebplatten einerseits und der sie bedeckenden Schleimplatten mit ihren Ausstülpungen andrerseits auf den ersten Blick oft schwer zu unterscheiden sind. Nach dem erwähnten Verhalten zu Alkohol und Jodpräparaten und den übrigen bekannten chemischen Reactionen[2] besteht der Schleiminhalt der Siebröhren, sowohl der seitliche Wandüberzug als die Endanhäufungen, ähnlich dem Protoplasma, der Haupt- und Grundmasse nach aus eiweissartiger Substanz. Ob er als Protoplasma schlechthin bezeichnet werden darf ist zweifelhaft; weniger wegen der geringen Differenzen der

1) Vgl. Briosi, l. c.

2) Vgl. Sachs, Flora 1863, p. 38.

Jodreaction des Schleimes und des Protoplasmas der umgebenden Gewebe bei Cucurbita[1]), als darum, weil das Protoplasma ein neben seiner stofflichen Beschaffenheit durch eine bestimmte Organisation oder Structur ausgezeichneter Körper ist, welche sich ausdrückt in den Protoplasmabewegungen, den Zellkerndifferenzirungen u. s. w., und weil Erscheinungen wie die letztgenannten an dem Siebröhreninhalt nicht beobachtet sind.

§ 44. Bei den Gymnospermen und farnartigen Pflanzen finden sich, an den gleichen Orten wie die Siebröhren der Angiospermen, Röhren, welche nach ihrer grossen Aehnlichkeit mit jenen gewiss mit Recht den gleichen Namen führen, jedoch einige Verschiedenheiten, zumal in der Inhaltsbeschaffenheit zeigen.

Die Siebröhren der untersuchten Gymnospermen: — z. B. Larix, Abies pectinata, Juniperus, Sequoja gigantea, Salisburia, Ephedra, Gnetum, Encephalartos — sind in der Gestalt und durchschnittlichen Grösse der Glieder den im Baste dicotyler Holzgewächse häufigen mit meisselartig zugeschärften Gliedenden ähnlich. Sie können gleich diesen eine erhebliche Weite erreichen, z. B. 0,030 mm im secundären Baste aller Wurzeln von Abies pectinata. Die schrägen Endflächen sehen im Stamme und in den Wurzeln nach den Radialflächen (Markstrahlen) zu. Ueber die Endflächen und die ganze übrige radiale Seitenfläche sind Siebplatten ziemlich gleichförmig vertheilt in eine oder zwei Längsreihen. Sie bilden rundliche, durch hohe Interstitien getrennte, selten quergezogene, durch schmale Leitersprossstreifen getrennte Flecke, welche grob gegittert und in den Lücken des groben Gitters erst mit sehr zarter Siebgitterung versehen sind (Fig. 77, 78). An der offenen Wegsamkeit der engen Siebporen zu zweifeln, liegt bei der grossen Aehnlichkeit mit den gleichnamigen Theilen dicotyler Gewächse kein Grund vor. Direct nachgewiesen ist sie aber nicht und der Nachweis darum bis jetzt unmöglich gewesen, weil die Röhren bei den in Rede stehenden Pflanzen fast ausschliesslich von wasserheller Flüssigkeit erfüllt sind. Die Massen eiweissartig reagirenden, Amylum führenden Schleims, welche bei Dicotylen ihre Fortsätze durch die Siebporen senden, wurden bei den hier in Rede stehenden Gewächsen bis jetzt nicht gefunden; der Wand der Röhren sind innen nur spärliche, sehr kleine, durch Jod gelb werdende Körnchen angelagert; die stoffliche Beschaffenheit der Inhaltsflüssigkeit bedarf noch der Untersuchung. Callusbildung konnte ich gleichfalls nicht finden, einen zweifelhaften Fall in der Wurzel von Abies pectinata abgerechnet.



Fig. 77.

Fig. 77. Sequoja gigantea. Ende eines Siebröhrengliedes aus dem Baste eines alten Stammes von einer Radialfläche aus gesehen. Die nach oben gekehrte (radiale) Seitenwand ist schraffirt. Auf ihr kleine, gruppenweise beisammenstehende Siebfelder mit sehr feinen nur hie und da durch Punkte angedeuteten Poren (375).

1) Nägeli, l. c. p. 16.

Unter den Farngewächsen hat eine Anzahl Formen mit relativ grossen, weiten Gefässbündelelementen unter diesen solche, welche sowohl ihrer Stellung (vgl. Cap. VIII) als ihrer Structur nach den Siebröhen beizuzählen sind. Es gilt dies für manche Polypodiaceen, z. B. Pteris aquilina (Fig. 79), Marsiliaceen (Marsilia Drummondi und Verwandte), Cyatheaceen, Osmundaceen, Ophioglosseen, nach Dippel für die Equiseten und wenigstens die grösseren Lycopodien [1]).



Fig. 78.

Bei den Equiseten und den Ophioglosseen bestehen dieselben, nach Dippel und Russow, aus prismatisch-röhrigen Gliedern, welche mit horizontalen, callös-siebporigen Querwänden in Längsreihen übereinander stehen. Die Seitenwände sind frei von Siebtüpfeln.

In den anderen genannten Fällen sind die Röhrenglieder mit spitzen Enden (bei Marsilia auch mit horizontalen) an einander gesetzt und sowohl auf diesen als auf der ganzen an gleichnamige Elemente grenzenden Seitenfläche mit Siebfeldern versehen. Letztere sind gewöhnlich quergezogen, je nach der Breite der Wandfläche eine oder mehrere Reihen bildend, und in diesen entweder dicht beisammen stehend, nur durch schmale Wandstreifen von einander getrennt (Fig. 79, *B*) oder in weiteren, alsdann meist sehr ungleichen Abständen von einander. Die Siebfelder sind nicht callös. Ihre Poren, soweit sie erkannt werden können, sehr eng, rund, bei Marsilia nach Russow auf einem Felde sehr zahlreich, in den von mir untersuchten Fällen (Pteris aquilina, Cyathea, Alsophila spec., Osmunda) wenig zahlreich, relativ weit auseinander gestellt. Die Wand der Röhren ist in den Siebfeldern dünn, im übrigen stark verdickt, geschichtet, weich, in Wasser augenscheinlich quellend. Der Inhalt dieser Röhren ist reichliche wässerige Flüssigkeit und eine dünne, durch Jod gelb werdende Wandschicht, welche überall, zumal an den Gliedenden und den seitlichen Siebfeldern, zahlreiche

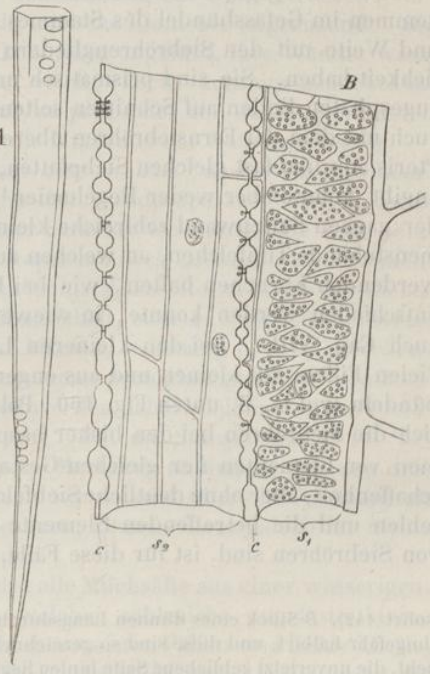


Fig. 79.

Fig. 78. Encephalartos pungens, Bast eines alten Stammes. Stück der Radialwand einer Siebröhre (375).

Fig. 79. Pteris aquilina, Rhizom. *A* Ende eines Siebröhrengliedes, durch Maceration

1) Dippel, Bericht d. 39. Versamml. deutscher Naturforscher zu Giessen, 1864, p. 146, Taf IV. — Idem, D. Mikroskop, p. 195, 203. — Russow, Vgl. Unters. p. 5, 101, 118, 129, 142.

sehr kleine, der Wand fest anhaftende Körnchen enthält. In eingetrockneten Röhren findet man auch die Enden von homogener brauner Masse erfüllt. Jene Körnchen sind kein Amylum; sie werden durch Jodpräparate intensiv gelb, Maceration in diluirter Kalilösung zerstört sie auch bei mehrtägiger Dauer nur theilweise. Ihre dichte Anhäufung und ihr zähes Haften auf den Siebfeldern hindert meistens eine klare Entscheidung über die Wegsamkeit der Poren; doch glaube ich, bei Pteris aquilina an dünnen Längsschnitten deutlich gesehen zu haben, dass die Körnchen aneinander stossender Siebröhren mittelst dünner, fadenförmiger, durch die Poren quer durchgehender Fortsätzchen verbunden sind (Fig. 79, *c*).

Die Röhren stehen an Weite den mittleren und stärkeren der Gymnospermen nicht nach. Die Länge der einzelnen Glieder ist in den untersuchten Fällen (Pteris aquilina, Cyatheaceen) eine beträchtliche, 1—3 mm. Bei den Marsilien erreichen sie nach Russow sogar die Länge eines ganzen Internodiums, also von mehreren Centimetern, eine Angabe, welche jedoch vielleicht in dem leicht möglichen Uebersehen von Gliedenden an den nach Maceration frei präparirten Röhren ihren Grund haben mag.

Bei den grösseren einheimischen Lycopodien (L. clavatum, annotinum) kommen im Gefässbündel des Stammes Organe vor, welche nach ihrer Stellung und Weite mit den Siebröhrengliedern der besprochenen Farne grosse Aehnlichkeit haben. Sie sind prismatisch und sehr langgestreckt, so dass man ihre zugespitzten Enden auf Schnitten selten zu sehen bekommt. Ihr Inhalt stimmt auch mit dem der Farnsiebröhren überein. Die deutlich gegitterten, denen von Pteris aquilina fast gleichen Siebplatten, welche Dippel auf ihren Seitenwänden angibt, konnte aber weder Hegelmaier[1]) noch ich finden. Vielmehr sah ich auf der ganzen Seitenwand zahlreiche kleine, einzeln oder gruppenweise beisammenstehende Tüpfelchen, an welchen auch jene wandständigen, durch Jod gelb werdenden Körnchen haften, wie bei Pteris aquilina, von welchen aber nicht entschieden werden konnte, in wieweit sie etwa offene Siebporen sind (vgl. auch Cap. VIII). Bei den kleineren Lycopodien, den Selaginellen, bei sehr vielen Filices mit kleinen und aus engen Elementen zusammengesetzten Gefässbündeln (vgl. z. B. unten Fig. 160, Polypodium vulgare) werden die Orte, wo sich die Siebröhren bei den bisher besprochenen Formen befinden, eingenommen von Elementen der gleichen Gestalt, Inhalts- und allgemeiner Wandbeschaffenheit, aber ohne deutliche Siebfelder oder Siebporen. Ob letztere wirklich fehlen und die betreffenden Elemente nur die morphologischen Aequivalente von Siebröhren sind, ist für diese Fälle, auch für die Lycopodien, noch genauer

isolirt (142). *B* Stück eines dünnen Längsdurchschnitts. Derselbe hat 2 Siebröhren, s_1 und s_2, ohngefähr halbirt, und diese sind so gezeichnet, dass die Schnittfläche gegen den Beobachter sieht, die unverletzt gebliebene Seite hinten liegt. Letztere ist blasser, was in der Schnittfläche liegt, dunkeler gezeichnet. s_1 grenzt rechts an durchschnittene Parenchymzellen; links an s_2; hinten gleichfalls mit breiter siebfelderiger Fläche an einer Siebröhre und hinten am linken Rande, mit glatter Wand, an Parenchymzellen. s_2 grenzt mit seiner ganzen glattwandigen Hinterseite an Parenchym (in 2 der Zellen ist der Kern angedeutet), rechts und links an Siebröhren. *c*, *c* Durchschnitte der Siebtüpfel führenden Wände (375).

1) Bot. Ztg. 1872, 778.

zu untersuchen. Ich möchte in den zweifelhaften Fällen das Vorhandensein der Siebröhren um so weniger in Abrede stellen und die Frage um so eher als eine offene behandeln, als gerade diese Organe zur Vorsicht mahnen, denn vor 22 Jahren hatte, ausser Hartig, noch kein Botaniker eine Ahnung von dem charakteristischen Bau der ausgezeichnetsten unter ihnen.

Capitel VI.

Milchröhren.

§ 45. Bestimmte, als bei Verletzung »milchend« bekannte, den unten zu nennenden Familien oder Genera angehörende Pflanzen enthalten in Röhren bestimmten Baues und bestimmter Entwicklungseigenthümlichkeit eine milchig trübe Flüssigkeit, welche den Namen Milchsaft führt und nach welcher die Röhren selbst Milchsaftröhren oder Milchröhren zu nennen sind.[1])

Die Röhren durchziehen die Theile continuirlich auf weite Strecken, vorzugsweise an turgescente, zumal parenchymatische Elemente angrenzend. Sie sind ihrerseits mit der milchigen Flüssigkeit völlig angefüllt, ihre Wände, wenn auch manchmal stark verdickt, immer weich, leicht zusammenzudrücken. Wird daher eine Röhre irgendwo verletzt, so presst der von den angrenzenden turgescenten Geweben ausgeübte Druck die Milch aus der Oeffnung hervor.

Die Wand der Milchröhren ist immer eine weiche, anscheinend wasserreiche, die charakteristische Blaufärbung durch Jodpräparate leicht zeigende Cellulosemembran. Von den Details ihrer Structur wird unten die Rede sein.

Innerhalb der Wand sind weder Protoplasma noch Zellkerne zu erkennen. Allerdings haben manche geronnene feinkörnige Milchsäfte, z. B. die der Cichoraceen, mit geronnenem Protoplasma Aehnlichkeit, oder es bleibt in theilweise entleerten Röhren nach Einwirkung von Alkohol, Jodlösung u. s. w. streckenweise ein Wandbeleg, welcher einer geronnenen protoplasmatischen Wandauskleidung gleicht. Weitere Untersuchungen werden daher vielleicht einen Protoplasmakörper nachzuweisen im Stande sein. Bei der Schwierigkeit, zur Erkennung eines solchen scharfe anatomische Merkmale zu finden, und den dermaligen mangelhaften Kenntnissen, welche wir sowohl über die Anatomie als Physiologie und Chemie der Milchsäfte besitzen, können diese jedoch für nichts anderes als Flüssigkeiten betrachtet werden.

Wie der Name sagt, bestehen zunächst alle Milchsäfte aus einer wässerigen, an und für sich klaren Flüssigkeit, in welcher zahlreiche ungelöste kleine Körper emulsionsartig suspendirt sind. In den meisten Fällen sind beide Theile, die Flüssigkeit und die Körperchen, farblos, die Milch weiss, seltener ist die Milch orangeroth (Chelidonium) oder schwefelgelb (Argemone-Arten), ohne dass in diesen Fällen der Antheil, welchen jeder der beiden Theile an der Färbung hat, genau bestimmbar wäre.

---

1) Milchsaftgefässe, Vasa lactifera, lactea, oder Lebenssaftgefässe, Vasa laticis der Autoren.

Die klare wässerige Flüssigkeit enthält, wie die Analysen technisch verwendbarer Milchsäfte lehren, sehr mannichfaltige Körper in Lösung, andere, wie die Gerinnungserscheinungen andeuten, in hochgradig gequollener Form. Allgemein kommen in diesen beiden Formen in den Milchsäften vor Gummiarten, Zucker, kleine Mengen Eiweiss, manchmal Pectinkörper (z. B. für Lactuca-Arten angegeben), sodann in vielen, besonders bei Aroideen, Musa, auch Cichoraeeen, Euphorbia Lathyris, Gerbstoff; die in Wasser löslichen eigenartigen Bestandtheile mancher im eingetrockneten Zustande officineller Milchsäfte, wie z. B. das an Meconsäure gebundene Morphin im Opium; endlich wohl der grösste Theil der bei den Analysen auftretenden Aschenrückstände. Bezüglich der Form des Vorkommens letzterer in der lebenden Pflanze verdient das überaus reichliche Vorkommen apfelsaurer Salze, zumal von Kalkmalat, im Milchsafte wenigstens mancher Euphorbien hervorgehoben zu werden. In dem officinellen Euphorbium (E. resinifera Berg) ist letzteres Salz reichlich gefunden; in dem Milchsafte jähriger Pflanzen von E. Lathyris kommt es im Herbste in so grosser Menge vor, dass es in einem ausfliessenden Tropfen Milchsaft an der Luft sofort in zahllosen Krystallen anschiesst. [1]).

Sobald ein Milchsaft mit der Luft in Berührung kommt, desgleichen und noch rascher bei Einwirkung von Wasser, Alkohol, Aether, Säuren, treten in der bisher anscheinend homogenen klaren Flüssigkeit selbst — und unabhängig von dem durch Mohl (Bot. Ztg. 1843, Nr. 33) hervorgehobenen Zusammenfliessen der ungelösten Körperchen — Gerinnsel auf, welche letztere zusammenballen und sich mit ihnen von der klaren Flüssigkeit absondern. Diese unter Einwirkung so verschiedenartiger Agentien eintretenden Gerinnungserscheinungen deuten ganz besonders auf eine complicirte Zusammensetzung der Flüssigkeit und verdienen genauere Untersuchung.

Die suspendirten Körper sind in der Flüssigkeit in verschiedener Menge, die Trübung letzterer in verschiedenem Grade vorhanden, je nach dem Alter des Pflanzentheils und je nach Species. Schwache Trübung zeigen z. B. Morus, Nerium, Stapelia; dichte weisse Milch die meisten Ficus- und Asclepiasarten. Abgesehen von den nachher zu beschreibenden Amylumkörnern der Euphorbien haben die Körperchen die Form runder Körner. Diese sind in den meisten Fällen — z. B. Euphorbia und alle Pflanzen mit netzförmigen Röhren — unmessbar klein, in den ausgetretenen Tropfen in lebhafter Brown'scher Molekularbewegung. Grössere Körner zeigt der Milchsaft von Artocarpeen und Moreen. Sie haben bei Ficus Carica durchschnittlich etwa 3 μ Durchmesser (1,4 μ — 5,6 μ) und lassen, wie Caruel [2]) fand, concentrische Schichtung erkennen. die grösseren drei, ungefähr gleichdicke Schichten um einen kleinen Kern, die kleinern nur 2 Schichten. Die äusserste Schicht ist durch verschiedene Lichtbrechung von den innern scharf abgesondert. Wesentlich die gleiche Structur haben die Körner des Milchsafts von Ficus elastica, Broussonetia papyrifera, Maclura aurantiaca, auch, wenngleich weniger scharf, die sehr ungleich grossen

---

1) Die chemische Bestimmung der Krystalle verdanke ich der Freundlichkeit von Prof. Flückiger.

2) Sur les granules particuliers du suc laiteux du figuier. Bulletin de la Soc. bot. de France XII (1865), p. 273.

von Morus nigra. Alle diese Körner sind weich und klebrig, sie kleben und ballen sich nach dem Austritt aus der Pflanze leicht zusammen.

Der schwach trübe Milchsaft, welcher aus jungen Blattstielen von Nerium Oleander austritt, enthält blasse, anscheinend homogene, öfters zu 2 oder mehreren zusammenhängende Kugeln von ungleicher Grösse, die grösseren die der Feige übertreffend. Bedeutend grössere Kugeln werden für Musa angegeben.

Ueber die chemische Beschaffenheit der Körner geben die vorhandenen Analysen die Auskunft, dass sie — abgesehen von relativ sehr kleinen Quantitäten für besondere Einzelfälle charakteristischer Stoffe, wie z. B. den in Wasser unlöslichen Opium-Alkaloiden — einerseits unter dem Namen Harze zusammengefasst werden können, andrerseits aus Kautschuk bestehen. Dazu kommen relativ kleine Mengen von Fett und wachsartigen Körpern, von welch letztern nur für Galactodendron eine grössere Quantität (Solly's Galactin) angegeben wird. Harze herrschen z. B. vor in den Euphorbien, im Opium. Kautschuk wird dagegen in den Milchsäften sehr zahlreicher, den verschiedensten Dicotyledonenfamilien angehörender Arten angegeben. Es bildet theils den ganz vorherrschenden der in Wasser unlöslichen Bestandtheile derselben, wie in den das Kautschuk des Handels liefernden Euphorbiaceen (Hevea-Arten), Artocarpeen (Ficus-Arten, Castillea), Apocyneen (Arten von Haucornia, Urceola, Landolphia, Vahea), zu welchen nach vorhandenen Angaben noch Asclepiadeen (Calotropis gigantea) und Lobelia Cautschuk hinzuzufügen wären[1]). Anderntheils soll es nach unsichern Angaben manchen Milchsäften, z. B. von Lactuca virosa, Papaver somniferum, in kleinen Quantitäten beigemengt sein. Unsicher bleibt, ob der als Kautschuk oder »Federharz« bezeichnete Bestandtheil überall derselbe chemisch bestimmte Körper ist. Unsicher ist ferner, ob der oder die mit diesem Namen benannten Körper für sich allein Milchsaftkörnchen bilden oder ob diese je aus einem Gemenge verschiedener Stoffe bestehen. Die erwähnte Sonderung der jedenfalls zum grössten Theil aus Kautschuk bestehenden Körner von Ficus in Schichten ungleicher Lichtbrechung macht die letztere Annahme für diesen Fall wahrscheinlich.

Zu den beschriebenen Körperchen kommen in dem Milchsaft der Euphorbien zahlreiche Amylumkörner[2]). Bei den krautigen (Tithymalus-) Formen sind diese meist von der Gestalt cylindrischer oder spindelförmiger Stäbchen, welche bei E. Lathyris bis 55 μ lang und 10 μ dick, bei E. Cyparissias bis 40 μ lang, 6 μ dick werden, seltner rundliche Form oder (zumal E. Myrsinites) etwas verbreiterte Enden haben. Bei den strauchigen und succulenten Arten heisser Zonen sind sie abgeplattet, stabförmig, von der schmalen Seite linear-spindelförmig, von der breiten mit mässig breitem Mittelstück und stark erweiterten, rundlich spatelförmigen, oft gelappten Enden[3]). Auch bei andern, aber keineswegs allen Euphorbiaceen kommen Amylumstäbchen im Milchsafte vor; spindel-

1) Vgl. über Kautschuk liefernde Pflanzen: Collins, Report of the Caoutschuk of commerce. London 1872. — Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreichs p. 153. —

2) Von Rafn (Pflanzenphysiol. p. 88) zuerst bemerkt, von T. Hartig 1835 zuerst als Amylum erkannt: Erdmann und Schweigger-Seidel, Journ. f. pract. Chemie, Bd. V, 4.

3) Vgl. Meyen, Physiol. l. c. Nägeli, Stärkekörner p. 428. Weiss u. Wiesner, Bot. Ztg. 1861, p. 41, 1862, p. 125. —

förmige z. B. in Excaecaria sebifera Müll., stabförmige in Hura crepitans[1]). In wie weit die blaue Färbung, welche Hartig[2]) durch Jodglycerin in dem Milchsaft von Chelidonium, Trécul[3]) in dem mit Kali gekochten von Nerium, Cerbera Manghas u. a. durch Jod eintreten sah, von vielleicht äusserst kleinen Amylumkörnchen herrührt, ist näher zu untersuchen.

Die in Vorstehendem nach den vorhandenen Daten gegebenen Andeutungen werden genügend darthun, wie wenig von der seit Mohl's Arbeit aus dem Jahre 1843 ganz vernachlässigten Anatomie der Milchsäfte sicher bekannt und wie mancherlei von erneuten Untersuchungen zu erwarten ist. Das Gleiche gilt von den chemischen Verhältnissen. Allerdings liegt betreffs dieser eine Anzahl Untersuchungen über technisch und medicinisch angewendete eingetrocknete Milchsäfte wie Opium, Euphorbium u. a. vor, ohne dass jedoch irgend ein Anhaltspunkt vorläge für die Beurtheilung der möglicherweise beim Eintrocknen an der Luft erfolgten chemischen Veränderungen. Bezüglich der erwähnten Untersuchungen sei auf die technische und besonders die pharmacognostische Literatur[4]) verwiesen. Hier seien nur einige Resultate von Analysen frischer oder unter Schutz vor Eintrocknung conservirter Milchsäfte, zur groben Orientirung, gegeben.

Faraday[5]) untersuchte den in verschlossenen Flaschen nach England gesendeten Milchsaft eines Kautschukbaums aus der Euphorbiaceenfamilie — »Hevea elastica, Siphonia elastica Pers.«, wohl H. guyanensis. Die Flüssigkeit enthielt auf 1000 Theile:

Wasser mit einer organ. Säure	563
Kautschuk	317
Eiweiss	19
Bittere, sehr stickstoffreiche Substanz, mit etwas Wachs	71,3
In Alkohol unlösliche, in Wasser lösliche Körper	29,1

Der conservirte Milchsaft von Galactodendron utile enthielt nach Heintz[6]) auf 100:

Wasser	57,3
Eiweiss	0,4
Wachs (C_{35} H_{66} O_3)	5,8
Harz (C_{35} H_{58} O_2)	34,4
Gummi und Zucker	4,7
Asche	0,4

Weiss und Wiesner[7]) untersuchten die frischen Milchsäfte einiger einheimischer Euphorbien. Für den schwach sauer reagirenden Milchsaft von E. Cyparissias fanden sie auf 100 Theile:

Wasser	72,13
Harz	15,72
Gummi	3,64
Zucker u. extract. Substanz	4,13
Eiweiss	0,14
Asche	0,98

Zum Vergleich hiermit sei die von Flückiger[8]) gefundene Zusammensetzung des Euphorbium, d. h. des festen Rückstandes vom Milchsafte der E. resinifera angegeben:

---

1) Vogl, in Pringsheim's Jahrb. V.
2) Bot. Ztg. 1862, p. 100.
3) Comptes rendus Tom. LXI (1865), p. 156.
4) Vgl. Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreichs. Flückiger, Pharmacognosie. Flückiger and Hanbury, Pharmacographia. Rochleder, Phytochemie, etc. Auch Meyen, Physiol. II, l. c.
5) Vgl. Berzelius, Jahresbericht für 1827 (deutsch v. Wöhler), p. 246.
6) Poggendorff's, Ann. 65 (1845), p. 240.
7) Bot. Ztg. l. c.
8) Nach Flückiger and Hanbury, Pharmacographia, p. 504.

Amorphes Harz (C_{20} H_{32} O_4)	38
Euphorbon (C_{26} H_{44} O_2)	22
Schleim[1])	18
Malate, vorzugsweise von Calcium u. Natrium[2])	12
Sonstige Aschenbestandtheile	10
	100

§ 46. Die Röhren selbst, in welchen der Milchsaft enthalten ist, stimmen sämmtlich in bestimmten Erscheinungen des Baues und der Anordnung überein, unterscheiden sich aber nach Gestaltung und Entwicklung in zwei Kategorien, gegliederte und ungegliederte Milchsaftröhren. Jede dieser Kategorien ist bestimmten Familien eigen, und zwar die gegliederten den Cichoriaceen, Campanulaceen, Lobeliaceen (und nach Trécul der Cynaree Gundelia Tournefortii), den Papayaceen, vielen Papavereen (Papaver Roemeria, Argemone, Chelidonium, nicht aber Glaucium, Macleya, Sanguinaria), manchen Aroideen und Musaceen; die ungegliederten den Euphorbiaceen, Urticaceen im weitern Sinne (inclusive Artocarpeen und Moreen), Apocyneen und Asclepiadeen.

Die allen gemeinsamen Eigenschaften bestehen erstlich darin, dass sie die fertigen Pflanzentheile als continuirliche, mit seltenen Ausnahmen (Musa, Chelidonium) reich verzweigte Röhren der ganzen Länge nach durchziehen, sowohl jedes einzelne Glied der Pflanze für sich, als auch von diesem in sämmtliche gleichnamige und ungleichnamige seitliche Ausgliederungen Zweige sendend.

Zweitens haben sämmtliche Milchröhren, wie schon oben bemerkt wurde, weiche, anscheinend sehr wasserreiche, glatte oder flach getüpfelte Cellulosewände, welche häufig die charakteristische Jodreaction der Collenchymwände zeigen (vgl. p. 127). Diese sind in manchen Fällen sehr zart und ohne erkennbare feinere Structur; so z. B. bei den Aroideen fast überall, bei Vinca, Asclepias curassavica; in den übrigen Fällen in den dünnen Verzweigungen höherer Ordnungen. An den stärkeren Stämmen und Zweigen der meisten Röhren ist die Membran verdickt, auf Durchschnitten wie gequollen aussehend, mit zarter Schichtung und, zumal bei den stark verdickten Röhren holziger Stämme (Euphorbia-Arten, Nerium), auch Streifung. Mit dem Alter nimmt die Verdickung zu. Auch die erheblich dicken Membranen lassen vielfach keine Sculptur der Oberfläche erkennen; manchmal dagegen zarte, quer ovale Tüpfel, z. B. die Röhren von Plumiera alba, die in der Stengelbasis von Campanula Medium (Trécul), in alten Stengeln von Lobelia syphilitica; in der Stengelbasis von Argemone-Arten dicht gestellte, nach innen vorspringende leisten- und knotenförmige Verdickungen. Die Wand der Röhren von Plumiera alba lässt sich nach Trécul in spiralige Bänder von 10 μ — 15 μ Breite spalten.

Uebrigens kommen Tüpfel auf den Seitenwänden weniger häufig vor, als es auf den ersten Blick, zumal bei gegliederten Milchröhren, den Anschein hat, weil die Seitenwand dieser, besonders im Alter, oft sehr zahlreiche und kurze (allerdings auch oft mit dünnerer Wand versehene) Aussackungen hat, welche in der Flächenansicht das Bild zart umschriebener Tüpfel geben.

Die Angaben, nach welchen die Tüpfel der Seitenwand den Bau von Siebplatten haben, konnte ich nirgends bestätigt finden.

1) Vermuthlich inclusive des Amylum oder seiner Umsetzungsproducte.

2) Vgl. das oben von E. Lathyris Angegebene.

Wie im XII. Capitel ausführlicher dargestellt werden wird, hier aber kurz angegeben werden muss, durchziehen die Milchröhren in den meisten Fällen continuirlich den ganzen Körper der Pflanze, aus dem Stamme dieser in alle seitlichen Ausgliederungen desselben Zweige sendend. Letztere drängen sich in vielen Fällen zwischen die Elemente aller Regionen und aller ungleichnamigen Gewebe ein. Für die Hauptverzweigungen oder die Stämme der Röhren gilt jedoch allgemein, dass sie als Begleiter oder zuweilen selbst Vertreter der Siebröhren längs der Gefässbündel, der Holz- und Bastkörper verlaufen. Auf diesem Wege treten sie oft Tracheen, zumal Gefässen räumlich unmittelbar nahe, und an dieses Verhalten und an das oben (p. 177) erwähnte Vorkommen von anscheinend coagulirtem Milchsaft im Innern der Gefässe von Milchröhren führenden Pflanzen knüpfen sich Controversen über die anatomischen Beziehungen zwischen beiderlei Organen. Thatsache ist, dass die Tracheen der letzten Gefässbündelenden in den Laubausbreitungen oft von Milchröhrenzweigen begleitet und mit diesen in unmittelbarer Berührung sind[1]; dass ferner in dem Holzkörper des Stammes der Papayaceen (vgl. Cap. XII) die Milchröhren den grossen Gefässen theils der Länge nach, theils mit einzelnen Enden ihrer Zweige direct und fest anliegen[2]; dass ferner ein ähnliches Verhältniss stattfindet zwischen den Milchröhren, welche die Gefässbündel mancher Aroideen begleiten, und den diesen angehörigen Tracheen[3]. Unbestreitbare Thatsache ist endlich, dass man an Schnitten durch milchröhrenführende Pflanzen sehr häufig zahlreiche Gefässe von geronnenen Massen erfüllt findet, welche dem coagulirten Milchsaft der betreffenden Pflanze gleich sehen, auch z. B. bei Chelidonium die für diesen charakteristische rothgelbe Farbe haben. Besonders in Wurzeln findet sich diese letztere Erscheinung oft sehr auffällig und unter Verhältnissen, welche den Gedanken an ein Einfliessen des Saftes von einer Schnittfläche aus nicht zulassen. Trécul ist auf Grund dieser von ihm für zahlreiche Fälle beobachteten Reihe von Thatsachen der Ansicht, dass in allen mit Milchröhren versehenen Pflanzen wenigstens einzelne Zweige der Röhren mit Tracheen in directe Berührung und durch Perforation einzelner Wandstücke an den Berührungsstellen in offene Communication treten[4]; er gibt selbst an, die Perforationsstellen direct beobachtet zu haben, z. B. bei Lobelia laxiflora. Andere Beobachter, denen ich mich nach meinen bisherigen Untersuchungen anschliessen muss, haben solche Berührungen und Communicationen der Milchröhren mit den Tracheen, ausser in den oben erwähnten Fällen der Aroideen und Papayaceen nicht finden können; vielmehr nur gesehen, dass da, wo Zweige der Milchröhren von der Rinde zum Marke verlaufen, ihr Weg in dem Holz- oder Gefässbündelring durch die Markstrahlen geht. Trécul's Angaben sind hiernach ferner zu prüfen; und zwar zunächst die über die allgemein verbreitete Contiguität von Milchröhren und Gefässen; sodann, für den Fall ihrer Bestätigung und für Papayaceen und Aroideen jedenfalls, die andere, die offenen Einmündungen der Milchröhren in die Gefässe betreffende. Nach allen vorliegenden Angaben finden sich diese

1) Vgl. z. B. Hanstein, Milchsaftgefässe, Taf. IX, Fig. 13 (Lactuca virosa).
2) Trécul, Ann. sc. nat. 4. Sér. VII, p. 289, pl. 12 (1857); Comptes rendus T. 45, p. 402.
3) Vgl. Hanstein, l. c. Van Tieghem, Structure des Aroidées, l. c. Taf. II, Fig. 1, 6—8.
4) Vgl. besonders Comptes rendus T. LX (1867), p. 78.

Einmündungen zum mindesten sehr selten, sie durch directe Beobachtung sicher wahrzunehmen und von nicht perforirten Tüpfelstellen zu unterscheiden, ist ungemein schwer. Sind dieselben, wenigstens bei Aroideen und Papayaceen, wirklich vorhanden, so ist damit noch nicht erwiesen, dass sie dem normalen Gewebe eigene und nicht vielleicht geradezu pathologische Erscheinungen sind, Risse in den dünnen Berührungsstellen der Röhren, durch den Druck des tur-

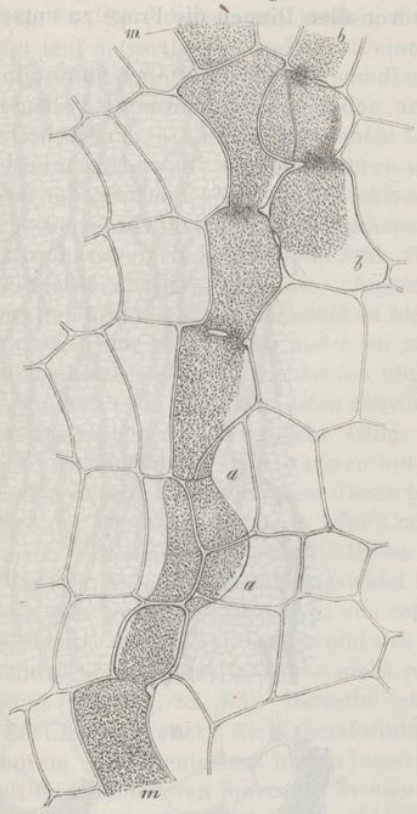


Fig. 80.

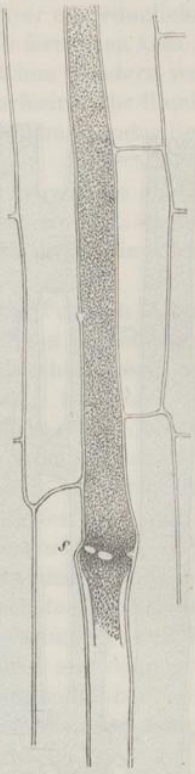


Fig. 81.

gescenten Parenchyms auf dieselbe Weise zu Stande kommend, wie der Ausfluss des Milchsafts auf Schnittflächen. — Das anscheinende Vorhandensein coagulirten Milchsaftes in Gefässen spricht auf den ersten Blick für das Vorhandensein offener Perforationsstellen; die Frage nach dem normalen Vorhandensein dieser wird dadurch aber um so weniger bejaht, als jenes Vorkommen, soweit die Beobachtungen reichen, ein ganz regelloses, unconstantes zu sein scheint und als milchige oder harzige Coagula auch bei solchen Pflanzen in den

Fig. 80. Chelidonium majus, Tangentialschnitt durch die secundäre Rinde einer alten Wurzel. *m—m* und *b—b* Milchröhrenstücke, zwischen den Zellen des Parenchyms. Bei *a—a* geht *m* unter den Parenchymzellen her (225).

Fig. 81. Chelidonium majus. Stengel, Rinde, Radialschnitt, Stück einer Milchröhre mit einer perforirten Querwand bei *s* (225).

Gefässen gefunden werden, welche keine Milchröhren, sondern geschlossene und mit Gefässen nirgends in offener Verbindung stehende Secretbehälter besitzen.

Findet eine Einmündung oder auch nur Contiguität der Milchröhren mit den Tracheen in den meisten Fällen nicht statt, was ich für das Wahrscheinlichste halte, so bleibt das Vorkommen anscheinender Milchsaftcoagula in letztern unerklärt, für die Erklärung aber vor allen Dingen die Frage zu entscheiden,

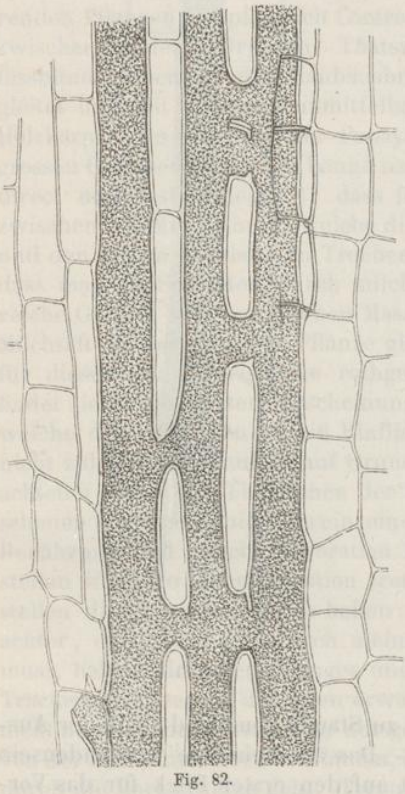


Fig. 82.

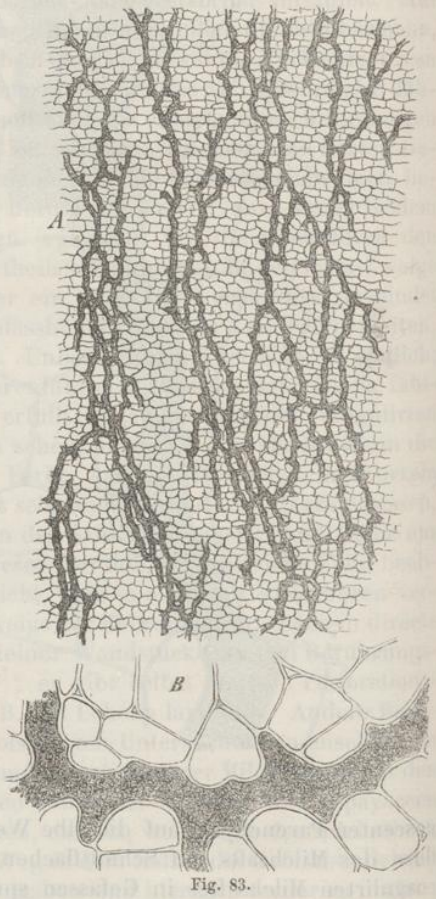


Fig. 83.

ob jene Coagula wirklich Milchsaft sind, welcher aus den Röhren als solcher kam, und nicht Gerinnungsproducte von Flüssigkeiten, welche durch die Gefässwände diffundirt waren.

Fig. 82. Tangentialschnitt aus der Rinde von Lactuca virosa mit drei netzförmig verbundenen Milchröhren (225).

Fig. 83. Scorzonera hispanica. *A* schwach vergrösserter tangentialer Längsschnitt durch den Bast der Wurzel. In dem Parenchym die netzförmig verbundenen Milchröhren. *B* Stück einer Milchröhre und ihrer Umgebung, stärker vergr. Aus Sachs, Lehrb.

§ 47. Die Unterschiede der beiden Kategorien von Milchröhren bestehen in bestimmten Erscheinungen ihrer Entwicklung und Gestaltung. Die gegliederten, als deren Typus die der Cichoriaceen, Papaveraceen, Papayaceen gelten können, entstehen aus Reihen langgestreckter Meristem- (resp. Cambium-) Zellen, welche durch Perforation ihrer Querwände zu continuirlichen Röhren verschmelzen. In dem einfachsten Falle, welcher bei Musa, Chelidonium (Fig. 80, 81), vorkommt, bleiben die Röhren einfach oder nur in sofern verzweigt und netzartig verbunden, als eine Reihe ihrer ursprünglichen Glieder sich von irgend einer Stelle aus in zwei divergirende fortsetzen kann, und umgekehrt. Die Querwände zwischen den ursprünglichen Gliedern werden hier nur in der Mitte durch ein oder wenige Löcher perforirt, ihr Rand ist persistent; selten finden sich, wo zwei Röhren unmittelbar aneinander liegen, auch einzelne grosse Oeffnungen in der Seitenwand.

In den meisten und eigentlich typischen Fällen schwinden die Querwände zwischen den Gliedern jeder Reihe früh vollständig, so dass an der fertigen Röhre keine Spur davon übrig ist. Ausnahmsweise können in solchen Fällen einzelne Querwände zeitlebens bestehen bleiben.

Seitlich treibt die Röhre, meist an zahlreichen Punkten Aussackungen, welche sich zwischen die benachbarten ungleichnamigen Gewebeelemente eindrängen und zu cylindrischen Aesten auswachsen, die theils kurz, nicht länger als breit bleiben, theils erhebliche Länge erreichen. Ein Theil dieser Aussackungen endigt blind. Andere treten mit gleichen, von benachbarten Röhren kommenden oder mit den Stämmen dieser in Verbindung und durch Schwinden der Wand der Berührungsstelle in offne Communication. Wo zwei Röhren der Länge nach nebeneinander laufen, treten dieselben ferner durch zahlreiche grosse Perforationen der Berührungswand in offene Verbindung. So entsteht ein meist sehr reichmaschiges Netz von communicirenden Röhren mit Maschen verschiedenster Gestalt und Grösse und mit blinden Aesten verschiedener Länge und Richtung, eingesetzt in die — meist parenchymatische — ungleichnamige Umgebung (vgl. Fig. 82, 83). Dasselbe ist, wie oben angedeutet, durch die ganze Pflanze verbreitet. Nicht netzförmige gegliederte Röhren, wie die von Chelidonium, sind wenigstens in den Insertionsstellen seitlicher Auszweigungen verästelt und senden von jenen aus Zweige in letztere. —

§ 48. Die ungegliederten Milchröhren zeigen in keinem sicher constatirten Falle Netzanastomosen, alle ihre oft sehr zahlreichen Verzweigungen endigen blind (Fig. 84). Anastomosen kommen höchstens zwischen ihren Aesten in den Knoten mancher Pflanzen (belaubte Euphorbien) vor, doch ist dies durchaus ungewiss. Jede Röhre entsteht nicht aus einer Reihe verschmelzender, sondern aus einer einzigen Meristemzelle, welche zum langen verzweigten Schlauche auswächst und ihre Zweige zwischen die ungleichnamigen Gewebeelemente einschiebt. Die Angaben über ihre erste Entwicklung gehen weit auseinander. Nach den unten ausführlicher mitzutheilenden Untersuchungen Schmalhausen's an Euphorbia-Arten und Asclepiadeen sind einige im Cotyledonarknoten des Embryo an der Aussenseite des Pleroms gelegene Meristemzellen die Anfänge der Milchröhren. Dieselben beginnen schon am jungen Embryo, bald nach Anlegung der Cotyledonen, sich zu cylindrischen Schläuchen zu strecken und mit ihren wachsenden Enden in die Cotyledonen und gegen

das Wurzelende hin zwischen die benachbarten Zellen einzudrängen; sie erhalten schon früh in dem Cotyledonarknoten einzelne Zweige. Alle Röhren in der primären Rinde, den Blättern und dem Marke der erwachsenen Pflanze sind Zweige dieser wenigen, schon im jungen Embryo vorhandenen Schläuche. Ihre Enden reichen, vom Embryostadium an, bis dicht (6—8 Zellen) unter die primären Vegetationspunkte und wachsen mit diesen weiter, Zweige, welche sich ebenso verhalten, in die seitlichen Knospen, Blätter, Wurzeln sendend, sobald diese oben angelegt sind; endlich in dem Meristem und dem sich differenzirenden Gewebe der jugendlichen Theile zur Bildung des definitiven Röhrensystems sich weiter verästelnd und streckend. Die ganze Pflanze, also z. B. ein mannshoher Strauch von Euphorbia, hat somit nur wenige, überaus reich verästelte Milchröhren, deren Zweigenden einestheils in alle Vegetationspunkte reichen und mit diesen unbegrenzt fortwachsen, anderntheils in den fertigen Geweben in der beschriebenen Weise verbreitet sind und blind aufhören. Man kann in der That aus macerirten Stammstücken zolllange Röhrenstücke mit hunderten von Aesten frei präpariren, ohne jemals eine Anastomose oder eine andere blinde Endigung als die der kleinen Seitenzweige anzutreffen (vgl. Fig. 84, *A*).

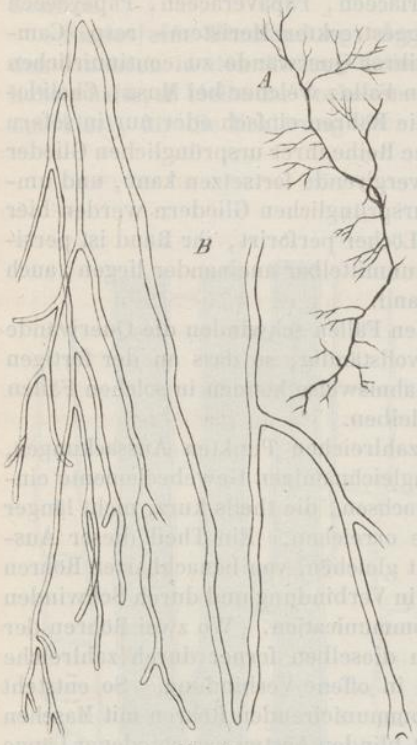


Fig. 84.

Nach den beobachteten Thatsachen kann die Möglichkeit zwar nicht bestritten werden, dass in späteren Entwicklungsstadien einer Pflanze, zumal in den Knoten, einzelne Meristemzellen sich zu neuen Milchröhren entwickeln und mit den aus der Embryoanlage stammenden, als deren Zweige, verschmelzen können. Jedenfalls ist aber das Vorkommen dieser Erscheinung, wenn es überhaupt stattfindet, ein sehr beschränktes und derzeit durch keine Beobachtung sicher erwiesenes. Selbst für die Milchröhren, welche in dem secundären Baste von Morus, Ficus, Maclura, Nerium überall reichlich enthalten sind, war ich nicht im Stande nachzuweisen, dass sie aus dem Cambium (Cap. XIV) jedesmal neu entstehen und nicht Zweige der ursprünglichen Röhren sind, welche

Fig. 84. *A* Stück eines Milchröhrenstammes, mit seinen stärkeren Aesten freipräparirt und ausgebreitet, in kaum mehr als natürlicher Grösse, aus dem Stamme von Euphorbia splendens. Alle Stamm- und Astenden sind abgerissen. *B* Aus dem Stengel von Ceropegia stapelioides; Endverzweigungen einer ungegliederten Milchröhre, freipräparirt, mit zahlreichen blindgeschlossenen Zweigenden (145). —

sich in die secundären Bastlagen einschieben. Ein positiver Nachweis dafür, dass letzteres der Fall sei, konnte freilich bis jetzt auch nicht erhalten werden. —

Die Besonderheiten von Gestalt und Bau der Milchsaftröhren nach den einzelnen Fällen ihres Vorkommens sollen, um unnöthige Wiederholungen zu vermeiden, bei Betrachtung ihrer Anordnung, im XII Capitel, mitgetheilt werden. —

Der aus den milchenden Pflanzen ausfliessende eigenartige Saft und besondere denselben innerhalb der Pflanze enthaltende Röhren waren zwar schon den Vätern der Pflanzenanatomie bekannt, ohne aber von den § 34 besprochenen, Harz und andere Secrete führenden Behältern und den vielfach vorkommenden intercellularen Gängen mit ähnlich aussehendem Inhalte scharf unterschieden zu werden. Vielmehr bezogen sich die üblichen Benennungen Succi proprii und Behälter solch eigener Säfte auf die verschiedenen soeben angegebenen Gewebeformen und Lücken resp. ihren Inhalt.[1]) Nach mancherlei mehr oder minder gelungenen Versuchen genauerer Unterscheidung und Sonderung (worüber die historische Darstellung bei Meyen und Treviranus nachgesehen werden möge) lenkte C. H. Schultz-Schultzenstein seit 1823[2]) die Aufmerksamkeit seiner Zeitgenossen auf die uns hier beschäftigenden Röhren, und erwarb sich wenigstens das Verdienst, in seinen späteren Arbeiten, besonders zwei grossen Schriften vom Jahre 1841[3]), die Röhrennetze der Cichoriaceen, Campanulaceen, die Röhren der Euphorbien u. a. m. durch Maceration zu isoliren und in den Hauptpunkten meist richtig abzubilden. Freilich wurden seine Arbeiten ungeniessbar durch seine ungeheuerlichen Ansichten von der Circulation oder, wie er es nennt, Cyclose des von ihm Lebenssaft (Latex) genannten Milchsafts in den »Vasa laticifera«, und das wirklich Gute in seinen Beobachtungen trat zurück gegen die Masse verkehrter Angaben und Darstellungen, zu welchen er sich verleiten liess durch die Einbildung, Lebenssaftgefässnetze müssten fast überall vorhanden sein. Missverstandene Siebröhren (die Structur dieser war vor 1837 gänzlich unbekannt), Pilzfäden (vgl. Cyclose Taf. IV) und mancherlei nach den Abbildungen nicht genau bestimmbare Dinge wurden mit wirklichen Milchröhren confundirt. Ohngefähr gleichzeitig mit den genannten grössern Schriften Schultz's und an diese anschliessend gab Meyen[4]) im Ganzen sehr gute Darstellungen des Baues einer Anzahl Milchsaftröhren; allerdings ohne gerade die ausgebildetsten Röhrennetze der Cichoriaceen und Verw. näher zu berücksichtigen. Weiterhin wurde dann die Kenntniss des Baues und der Vertheilung der Röhren gefördert durch Hanstein[5]), Dippel[6]) und die anderen zu nennenden Autoren, welche sich mit ihrer Entstehungsgeschichte beschäftigten,

---

1) Vgl. Treviranus, Physiol. I, p. 137 ff. Meyen, N. Syst. d. Pflanzenphysiol. II, 371 ff.

2) Ueber den Kreislauf des Saftes im Schöllkraut.

3) Die Cyclose des Lebenssaftes in den Pflanzen. Nov. Acta Acad. Leopoldino-Carolin. Vol. 18. Supplem. II. 336 S., 33 Taf. — Mémoire pour servir de réponse aux questions de l'Acad. des sc. pour l'année 1833. Mém. prés. à l'Acad. d. sc. Tom. VII. 104 S. 23 Taf.

4) Die Secretionsorgane der Pflanzen (1837). Physiol. II, 376—386.

5) Die Milchsaftgefässe etc. Berlin 1864.

6) Entstehung der Milchsaftgefässe. Verhandl. d. Bataafsch. Genootschap etc. te Rotterdam. T. XII, 3 (1865).

nachdem Hartig[1]) zuerst die ungegliederten von den gegliederten scharf unterschieden und Unger[2]) eine kurze, klare, wenn auch nicht ganz correcte Uebersicht der Hauptformen gegeben hatte. Ein hervorragendes Verdienst um die Kenntniss dieser Organe gebührt ferner vor allen Trécul, welcher seit 1862 in einer Reihe von Aufsätzen ein besonders reiches Beobachtungsmaterial veröffentlichte und hierdurch gerade für die neueren entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten Anregung gab. Allerdings neigt Trécul[3]) auch wieder zu den alten Circulationsgedanken hin und bringt die Milchröhren anderen Behältern von »sucs propres« jedenfalls näher als vom anatomischen Gesichtspunkte aus zulässig ist.

Endlich hat Vogl[4]) eine Anzahl werthvoller Beiträge und Bestätigungen geliefert.

Die zum klaren Verständniss des Baues unerlässliche Entstehungsgeschichte der Milchröhren blieb lange dunkel. Unger's Ansicht[5]), nach welcher dieselben (Beobachtungen an Ficus benghalensis zufolge) aus Reihen cylindrischer Zellen durch Verschmelzung entständen, fand keinen Anklang und die Meinungen blieben unbestimmt, bis 1846 der vielgenannte Ungenannte in der botanischen Zeitung als Resultat einer ausgedehnten Reihe von Untersuchungen die Meinung aussprach, jede Milchröhre sei in ihrem Ursprung ein der eigenen Wand entbehrender Intercellulargang, welcher erst nachher, von den angrenzenden Zellen aus, mit einer eigenen Membran versehen werde. Der Widerspruch, welcher gegen diese anfänglich nicht ungünstig aufgenommene Ansicht von Schacht[6]), dann gegen diesen wieder von Trécul erhoben wurde, rief nun die Reihe neuerer Arbeiten hervor, durch welche der Ungenannte widerlegt und wenigstens in vielen Punkten klarere Erkenntniss des wirklichen Sachverhalts gewonnen wurde. Unger formulirte 1855[7]) seine Ansicht von neuem in die

1) Bot. Ztg. 1862, p. 99.

2) Anatomie u. Physiologie, p. 157.

3) Aus der Reihe von Trécul's Aufsätzen, welche sich mit den sucs propres beschäftigen, sind für die Milchröhren hier zu nennen: Des vaisseaux propres en général et de ceux des Cynarées laiteuses en particulier. L' Institut, 1862, p. 266. — De la présence du latex dans les vaisseaux spiraux . . . et de la circulation dans les plantes. Comptes rendus, T. 45, p. 402 (1857). — Des laticifères dans les Papavéracées. Ibid. T. 60, p. 522 (1865). — Sur les laticifères des Euphorbes etc. Ibid. T. 60, p. 1349. — Laticifères et liber des Apocynées et des Asclépiadées, etc. Ibid. T. 61, p. 1349. L' Institut, 1862, p. 215. — Des laticifères dans les Chicoracées. Ibid. Tom. 61, p. 785 (1865). — Des laticifères dans les Campanulacées. Ibid. p. 929. — Des vaisseaux propres dans les Aroidées. Ibid. T. 61, p. 1163 (1865) et T. 62, p. 29 (1866). — Matière amylacée . . . . . dans les vaisseaux du latex de plusieurs Apocynées. Ibid. Tom. 61, p. 156 (1865). — Rapport des laticifères avec le système fibro-vasculaire. Ibid. T. 51, p. 871 (1860). — Rapports des vaisseaux du latex avec le système fibro-vasculaire. Ouvertures entre les laticifères et les fibres ligneuses ou les vaisseaux. Ibid. T. 60, p. 78 (1865). — Des vaisseaux propres et du tannin dans les Musacées. Ibid. T. 66, p. 462 (1868). — Die meisten dieser Arbeiten sind abgedruckt in d. Annales des sciences naturelles; alle in Baillon's Adansonia T. VII—IX.

4) Ueber die Intercellularsubstanz und die Milchsaftgefässe in der Wurzel des gemeinen Löwenzahns. Sitzungsber. d. Wiener Acad. Bd. 48. Beitr. z. Kenntniss der Milchsaftorgane d. Pfl., Pringsheim's Jahrb. V.

5) Annalen des Wiener Museums f. Naturgesch. Bd. II (1840), p. 11, wo ein freilich auch für damalige Zeit schwacher Nachweis zu führen gesucht wird. — Endlicher u. Unger, Grundzüge (1843), p. 40.

6) Bot. Ztg. 1851, p. 513.

7) Anatomie u. Physiologie p. 157.

Worte: die Milchröhren sind »kürzere oder längere cylindrische, unregelmässige oder verzweigte Zellen mit trübem, milchähnlichem oder dunkel gefärbtem Safte erfüllt, die in Reihen über einander gestellt oder in ihren Verzweigungen mit einander verschmelzen.« Er legt auf die Verschmelzung ursprünglich getrennter Zellen entschiedenes Gewicht, indem er alle Milchröhren unter seine »Zellfusionen« stellt und als solche, deren Zellen nicht zu Röhren verschmelzen, nur die von Chelidonium anführt, deren Querwandperforation er übersah, und die von Sanguinaria, welche überhaupt von den Milchröhren ausgeschlossen werden müssen. Der Ansicht Unger's traten zunächst alle Beobachter im Wesentlichen bei. Dippel und Hanstein lieferten eingehende Untersuchungen, welche sie für viele Fälle (gegliederter Röhren) klar erwiesen; Schacht hatte schon vorher[1]) eine vortreffliche Geschichte der Entwicklung der Röhren von Papaya aus verschmelzenden Meristemzellen publicirt und damit seine seit der citirten Arbeit von 1851 wiederholt proclamirte Ansicht gewaltig erschüttert, derzufolge die Milchröhren überhaupt keine besondere Gewebeform, sondern nur milchsafterfüllte »Bastzellen«, d. h. Bast-Sklerenchymfasern sein sollten.

Alle genannten neueren Autoren, welche sich über die Sache äusserten, dehnten die erwähnte Verschmelzungstheorie auf sämmtliche Milchröhren aus, gegliederte und ungegliederte. Die ersten Bedenken hiergegen finden sich im Grunde schon bei Hartig angedeutet, sind aber erst neuerdings von David[2]) schärfer hervorgehoben worden. Wie aus den oben vorangestellten Sätzen sich ergibt, sind beide Arten von Röhren bei der Kritik gesondert zu behandeln.

Für die gegliederten Röhren kann nach den vortrefflichen Entwicklungsdarstellungen Schacht's und ganz besonders Dippel's kein Zweifel an der oben beschriebenen Entstehung durch Zellverschmelzung bleiben. Letztere folgt, selbst ohne dass man die Entwicklung Schritt für Schritt verfolgt, bei den netzförmig verbundenen Röhren aus der Thatsache, dass im früheren Stadium an der Stelle des Röhrennetzes nur einfache Meristemzellen sind. Zumal in der secundären Rinde der Cichoriaceen ist die Sache aufs klarste zu constatiren. Bei den nicht netzförmig verbundenen Röhren von Chelidonium bleiben die Grenzen der ursprünglichen Zellen zeitlebens theilweise erhalten.

Weit grössere Schwierigkeiten bieten die ungegliederten Röhren dar. Die meisten Autoren nach 1846 haben auf ihre Entstehungsgeschichte die für die gegliederten gewonnenen Resultate einfach übertragen, nur Dippel und David suchen der Sache durch directe Beobachtung auf den Grund zu kommen. Dippel verfolgte bei Ficus Carica und Euphorbia splendens die Röhren bis in das jüngste Meristem des Vegetationspunktes und traf in der Nähe dieses hie und da in den Röhren Querwände; er fand solche auch bei einzelnen Präparaten älterer Röhren von Euph. Cyparissias, Asclepias curassavica, Nerium Oleander, Vinca minor, und schliesst aus diesen Befunden auf die Entstehung durch Verschmelzung.

Zu einem ganz verschiedenen Resultat gelangt David für die im Titel seiner Dissertation genannten Familien, von welchen er Euphorbia splendens, Caput Medusae, Lathyris, Ficus elastica, Carica, Nerium Oleander, Hoya carnosa vorzugsweise untersuchte. Nach ihm ist jede ungegliederte Milchröhre eine

1) Monatsber. d. Berliner Academie 1856, l. c. —

2) Ueber die Milchzellen der Euphorbiaceen, Moreen, Apocyneen u. Asclepiadeen. Dissert. Breslau 1872.

Zelle, »Milchzelle«, frühzeitig entstanden durch Streckung einer einzelnen Meristemzelle, welche sich verzweigt und zwischen die Elemente der umgebenden Gewebe einschiebt. Jede dieser Zellen endigt in allen ihren Zweigen blind und geschlossen, sie kann allerdings sehr lang werden, bei E. splendens z. B. über 12^{mm}, bei E. Lathyris der Länge eines Internodiums plus des dazugehörigen Blattes, also etwa 20^{cm} gleich. In dem Maasse als die Pflanze wächst, werden im Vegetationspunkt des Stammes neue Milchzellen gebildet; die Röhren der Blätter sind nur Aeste der im Stamme laufenden. Es ist einleuchtend, dass diese Ansicht von der Schacht'schen Bastzellentheorie fast nur dem Namen nach verschieden ist. — Den Nachweis für seine Darstellung glaubt David hauptsächlich dadurch geliefert zu haben, dass er Durchschnitte der Vegetationspunktmeristeme mit Kali macerirte und dann die jungen, erst kurz spindelförmigen, allmählich länger werdenden und verzweigten Milchzellen frei präparirte. Nicht macerirte Durchschnitte liessen die gewünschten Jugendzustände dann auch auffinden. Schon die Betrachtung der fertigen Zustände erweist, dass David's Ansicht unmöglich ist, denn man kann, wie oben gezeigt wurde, die Röhren z. B. der Euphorbien beliebige Strecken weit verfolgen, zahlreiche blinde peripherische Zweigenden in Blättern, Rinde und den Vegetationspunkten finden, niemals aber eine allseits blind geschlossene Röhre, welche nicht so lang ist wie die ganze Pflanze. Würden die Röhren als einzelne, allseits geschlossene Zellen im Vegetationspunkte successive angelegt, so müssten diese daher zur Bildung der fertigen Röhre mit einander verschmelzen.

Jene einzeln stehenden spindelförmigen Anfänge der Milchzellen sind aber in der That nicht vorhanden. Die Röhren verlaufen continuirlich bis in das äusserste Meristem des Vegetationspunktes, man kann ihre Enden bis 6—8 Zellen unter dem äussersten Scheitel verfolgen; ihr Verlauf ist sowohl in radialer als tangentialer Richtung mannichfach zwischen den in Bildung begriffenen Parenchymzellen hin und her gekrümmt, Längsschnittte müssen daher von ihnen Stücke abschneiden, welche rundlich oder spindelförmig oder cylindrisch sind und das Bild so gestalteter Zellen täuschend darstellen, zumal wenn der Schnitt recht dünn und klar oder gar noch die zarte, sehr quellbare Membran durch Maceration in Kali gequollen ist. David's jugendliche Milchzellen sind solche Abschnitte der Röhren; dieselben waren schon von Dippel dargestellt, aber richtig gedeutet worden.

Dippel's Ansicht beruht nicht, wie die David'sche, auf unschwer zu vermeidenden Beobachtungsfehlern; sie ist nach der Analogie mit den gegliederten Röhren von vorn herein höchst wahrscheinlich; es war mir aber dennoch, und obgleich ich mit dem günstigsten Vorurtheil wiederholt die Untersuchungen vornahm, nicht möglich, sie durch die Beobachtung bestätigt zu finden. Untersucht man im Längenwachsthum begriffene, noch keine secundären Verdickungen zeigende Stengelenden von Euphorbia-Arten, Stapelia, Ficus, so gehen die letzten Enden der Röhren und ihrer Zweige, wie oben mehrfach hervorgehoben wurde, immer bis in das äusserste Meristem des Vegetationspunktes und seiner jüngsten Blatt- und Zweiganlagen und es gelang mir nie, in ihrem Lumen Spuren von Querwänden oder irgend welcher Verschmelzung ursprünglich getrennter Zellen wahrzunehmen. Wo Querwände in den jungen Röhrenenden vorhanden zu sein schienen, und dies war nicht selten der Fall, liess die dau-

ernde, aufmerksame Untersuchung des Präparats immer erkennen, dass dieselben nicht im Innern der Röhre lagen, sondern darüber oder darunter befindlichen Zellen angehörten. Am klarsten tritt der geschilderte Sachverhalt an radialen Längsschnitten hervor, welche durch 1- bis mehrtägige Maceration in sehr verdünnter Kalilösung ohne erhebliche Quellung der Zellmembranen ganz durchsichtig geworden und dabei noch dick genug sind, um die Verfolgung der Röhren eine nicht zu kurze Strecke weit zu gestatten. Die Querwände, welche Dippel als in jungen Endenstücken von Milchröhren vorhanden darstellt, kann ich hiernach auch nur als ausserhalb derselben befindliche oder vielleicht auch als die aneinander stossenden Wände zweier schräg durchschnittener Röhren deuten. Die in älteren Röhren von ihm hie und da angegebenen habe ich allerdings auch gefunden und zwar in den Knoten (aber nur in diesen) bei Euphorb. Lathyris nicht selten: dicke, quere Celluloseplatten in den Hauptstämmen. Sie zeigen vielleicht, wie oben angegeben wurde, an, dass im Knoten neue Zweige und Fortsetzungen der von unten her kommenden Röhren aus mit ihnen verschmelzenden Meristemzellen entstehen. Möglicherweise sind sie auch nachträglich in dem anfangs ununterbrochenen Schlauche auftretende Bildungen.

Nachdem die Beobachtungen an der wachsenden Pflanze, vom Keimungsstadium an, immer nur ununterbrochene, bis in die äussersten Meristeme reichende Röhren ergeben hatten, war die Annahme begründet, dass diese in geringer Zahl im Embryo entstehen und, einmal angelegt, mit der Pflanze derart weiterwachsen, dass das ganze Röhrensystem des Stockes, zunächst mit Ausschluss der secundären Rindenschichten, aus ihrem Längenwachsthum und ihrer Verzweigung hervorgeht. Herr J. Schmalhausen hat im Strassburger Laboratorium zur Prüfung dieser Annahme eine Untersuchung der Gewebeentwicklung im Embryo von Euphorbia-Arten (E. Lathyris, Myrsinites, Lagascae) unternommen. Ich lasse die mir mitgetheilte Zusammenstellung seiner bis jetzt gewonnenen Resultate hier wörtlich folgen, mit dem Bemerken, dass mir das über Verschmelzung von Zweigen Gesagte, wie schon oben angedeutet, stets zweifelhaft geblieben ist.

»Die ersten Anfänge der Milchsaftröhren treten in einem sehr frühen Zustande der embryonalen Entwicklung der Euphorbiapflanze auf. In jenem Zeitpunkte, wo eben die Cotyledonen sich hervorzuwölben beginnen, sind es einzelne, nahezu in einem Querschnitt des Embryo liegende Zellen, welche zuerst durch ein besonderes Lichtbrechungsvermögen der Zellwände, welches dieselben aufgequollen erscheinen lässt, vor den umgebenden sich auszeichnen. Im Wurzelende ist zu dieser Zeit der Pleromcylinder deutlich vom dreischichtigen Periblem- und Dermatogenmantel durch eine im optischen Längsschnitt scharfe Trennungslinie abgesondert, während im oberen, den Cotyledonen entsprechenden Theil des Embryo noch keine Anordnung in Schichten wahrzunehmen ist. Dort, wo nach oben die Grenze zwischen Pleromcylinder und Rinde des Wurzelendes aufhört, also den Cotyledonaroctanten angehörend, werden die betreffenden Zellen kenntlich, und zwar so, dass die den Pleromcylinder von der Rinde trennende Linie mit ihrem oberen Ende auf das untere dieser Zellen führt. Diese Urzellen der Milchsaftröhren dehnen sich zuerst nach verschiedenen Richtungen bedeutend, so dass sie nun allein an ihrer auffallenden Grösse leicht zu erkennen sind. Bei dem weiter fortschreitenden Wachsthum des Embryo

strecken sich die Zellen in die Länge und treiben, sich mit ihrem oberen und unteren Ende zwischen die Zellen der Umgebung einschiebend, Fortsätze nach oben in die Cotyledonen, und nach unten ins Wurzelende hinein; ausserdem werden auch seitliche Fortsätze gebildet, welche im Knoten des Embryo um den Vegetationspunkt desselben herum ein Geflecht bilden. So werden die Schläuche des Embryo gebildet nicht durch Verschmelzung von Zellen, sondern durch Spitzenwachsthum der zwischen die Zellen des Embryo sich einschiebenden Fortsätze der Urzellen; wo zwei Fortsätze mit ihren Enden aufeinander treffen, wird manchmal die trennende Wand resorbirt, es erfolgt ein Verschmelzen der Schläuche mit einander, wie es auch im Knoten und zwischen den Aesten der Hauptstämme in den Blattanlagen (resp. Cotyledonen) der Fall ist; gelegentlich aber auch im Wurzelende vorkommt.

»Dass die Schläuche ein selbständiges Spitzenwachsthum haben und nicht durch Verschmelzung von Zellen entstehen, davon kann man sich am besten am Wurzelende überzeugen, wo sie einen geraden Verlauf haben: Die in das Wurzelende hineinwachsenden Fortsätze der Urzellen sind nahezu in zwei concentrische Schichten angeordnet; eine Anzahl derselben gehört dem Plerom-cylinder an — sie dringen in eine Zellschicht des Wurzelendes ein, welche sich später innerhalb der Endodermscheide befindet; andere befinden sich in der 2.—3. Zellschicht unter der Aussenfläche. Diese wie jene haben einen fast geraden Verlauf und sind nicht selten der ganzen Länge nach vom Knoten des Embryo bis zur Wurzelspitze zu verfolgen. Bevor sie letztere erreicht haben, endigen sie immer mit verschmälertem, kaum $^1/_2$ der umgebenden Zellen messendem Durchmesser. Hinter dem schmalen Ende sind die Seitenwandungen buchtig, mit Zacken zwischen die umgebenden Zellen eingreifend; weiter rückwärts nimmt der Durchmesser des Schlauches zu, die Zacken gleichen sich aus, seine Wandungen sind nur etwas wellig; und ganz oben, wo der Durchmesser des Schlauches dem der umgebenden Zellen nicht nachsteht oder denselben noch übertrifft, sind seine Wandungen glatt. Der Anblick solch eines Schlauches macht ganz den Eindruck, als wenn es ihm nur mit Mühe gelungen sei, zwischen den Zellen Platz zu finden, seine Spitze zwischen sie einzuschieben, und dass er bestrebt ist, durch Ausdehnung alle vorhandenen Interstitien auszufüllen. Die umgebenden Zellen mögen zu dieser Zeit schon festere Zellwandungen besitzen, während die der Röhren weich sind, — deshalb schmiegen sich die jungen Milchsaftröhren eng an die umgebenden Zellen an und treiben Zacken zwischen dieselben hinein. Später mögen die Wandungen der Röhre fester werden, die Unebenheiten gleichen sich aus, und indem es jener gelingt mehr Raum zu gewinnen, werden die Wandungen ganz gleichmässig. So fortwachsend dringen die Röhren im reifenden Embryo bis in die äusserste Wurzelspitze ein und erreichen den zukünftigen Wachsthumsherd derselben, die Grenze der Wurzelspitze gegen die Wurzelhaube.

»Beim auskeimenden Samen machen sich andere auffallende Erscheinungen bemerkbar. Während die Spitzen der Milchsaftröhren bisher zwischen den Zellen eines in träger Zelltheilung begriffenen, langsam wachsenden Gewebes fortwuchsen, befinden sie sich nun in einem lebhaft wachsenden Gewebe, im Wachsthumsherd der Wurzelspitze. Dem entsprechend dehnen sie sich hier auf den Durchmesser der umgebenden Zellen aus, ja übertreffen denselben zuweilen

noch und enden mit stumpfen abgerundeten, oft sogar angeschwollen erscheinendem Ende an der Grenze zwischen Wurzelspitze und Wurzelhaube. Der dicke Inhalt lässt die Enden der Röhren in der Wurzelspitze leicht erkennen, ihr stumpfes Ende — wie eine plastische Masse — ist leicht aufzufinden und tritt scharf hervor. Aber nirgends sind Spuren von im Auflösungszustande sich befindenden Scheidewänden zu erkennen, die, wenn die Röhren durch Verschwinden der die Zellen von einander trennenden Wandungen entstehen sollten, hier unbedingt aufzufinden wären. Bei Ansichten von Längsschnitten durch die Wurzelspitzen von Keimpflanzen muss man unbedingt zu dem Schluss kommen, dass die Milchsaftröhren der Euphorbiawurzel ein selbständiges Spitzenwachsthum haben und mit den übrigen Geweben der Wurzel an der Spitze fortwährend weiter wachsen.

»An den Stengelvegetationsspitzen ist das Verhalten der Milchsaftröhren weit schwieriger zu beobachten, weil sie hier einen sehr unregelmässigen, nicht geraden Verlauf haben und darum nicht auf weite Strecken zu verfolgen sind. Endigungen der Röhren sind zuweilen noch oberhalb der jüngsten Blattanlagen zu finden, ihr Zusammenhang mit weiter unten sich befindenden aber nie nachzuweisen [1]); in den Knoten bildet sich immer ein Geflecht, von dem aus Aeste dem Vegetationspunkte zustreben. Nichts spricht aber dagegen, dass die Schläuche hier ein wesentlich gleiches Wachsthum hätten als in der Wurzelspitze, nichts dafür, dass im Vegetationskegel fortwährend neue Milchzellen, die nachträglich zu Röhren auswüchsen, entständen.

»Es scheint, als ob sämmtliche Röhren der Euphorbiapflanze nur durch Verzweigung der im Embryo angelegten Urzellen entständen.

»Bei Asclepiadeen und Apocyneen (wahrscheinlich auch bei Ficus) scheint die Sache sich ähnlich zu verhalten, auch in der Wurzelspitze des keimenden Samens. Die Röhren sind weit dünner und schwer zu verfolgen; im Wurzelende sind sie auf die ganze Rinde vertheilt. Meine Beobachtungen an ihnen sind übrigens noch sehr unvollständig.«

Die Entstehung der oben erwähnten Milchröhren in dem aus dem Cambium entstandenen secundären Baste von Ficus, Morus, Broussonetia, Maclura, Nerium, ist durch die mitgetheilten Beobachtungen nicht erklärt und es ist mir weder nach vorhandenen Angaben noch nach eigenen Untersuchungen möglich, eine irgend sicher begründete Ansicht darüber auszusprechen, ob sie als Zweige von den in der primären Rinde vorhandenen entspringen und in den secundären Bast eindringen, oder ob sie von dem Cambium successive neu gebildet werden, ja vielleicht mit jenen primären in gar keinem directen Zusammenhang stehen. Zur weiteren Verfolgung dieser Frage dürfte besonders Maclura aurantiaca zu empfehlen sein.

So gross nach dem Gesagten der Unterschied in der Entwicklung zwischen den ungegliederten und gegliederten Röhren ist, so stellt doch die oft reiche Verästelung der einzelnen Glieder bei den letzteren und vielleicht die Verschmelzung der Aeste ersterer zu Anastomosen in den Knoten in dieser Hinsicht einen Uebergang zwischen den Extremen beider Hauptformen dar, und auch ohne diesen würde die sonstige Uebereinstimmung des Baues, der Ver-

1) Was mir bei E. splendens u. trigona öfters möglich war. de Bary.

theilung und der durch letztere angedeuteten Functionen die Vereinigung beider als einer Gewebeart hinreichend motiviren.

Auf die nahen Beziehungen dieser zu den Siebröhren wurde oben, in Uebereinstimmung besonders mit Dippel und Hanstein, schon kurz hingewiesen und wird hierauf im XII. Capitel zurückzukommen sein. Diese Beziehungen sind wesentlich physiologische und topographisch-anatomische. Was über nähere histiologische Beziehungen zwischen Milch- und Siebröhren behauptet wurde, ist, wie ich glaube, unrichtig oder wenigstens übertrieben. So zunächst Vogl's Behauptung, dass sowohl die nicht hierhergehörigen Harzschläuche der Convolvulaceen als auch wirkliche Milchröhren, z. B. die der Campanulaceen, sich aus Siebröhren entwickeln, oder wenigstens entwickeln können. Eine solche Entwicklung kommt nirgends vor. Sodann wird besonders von Dippel angegeben, dass sowohl die Querwände in gegliederten Röhren — z. B. bei Chelidonium, Papaver — nach Art von Siebplatten perforirt, als auch die Seitenwände öfters (z. B. Papaver, Cichoriaceen, Carica) mit Siebplatten versehen, in diesen Fällen also Intermediärformen zwischen Sieb- und gegliederten Milchröhren vorhanden seien. Diese Erscheinung konnte ich nie finden, auf den Seitenwänden vielmehr nur glatte, zartumschriebene Tüpfel oder weite, wenn auch manchmal gruppenweise genäherte Löcher. Schmalhausen's, auch auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen ergaben das gleiche Resultat. Uebrigens haben auch Dippel's betreffende Zeichnungen mit wirklichen Siebplatten dicotyler Gewächse wenig Aehnlichkeit. Die Querwände gleichen denselben allerdings öfters in sofern, als sie mit mehr als einem Loche durchbohrt sind; aber die Löcher sind grob, weit, unregelmässig und von der sonstigen charakteristischen Siebplattenstructur nichts vorhanden (vgl. Fig. 80, 81). Im Gegentheil tritt der scharfe Structurunterschied zwischen den Sieb- und Milchröhren einer und derselben Pflanze immer da ganz besonders scharf hervor, wo man Intermediärformen a priori am ersten erwarten sollte, nämlich wo beide, zumal im secundären Baste, unmittelbar nebeneinander stehen.

Die eine Zeit lang angenommenen nähern morphologischen Beziehungen zwischen Milchröhren und Sklerenchymfasern — »Bastzellen« — wurden schon oben zurückgewiesen. Wenn Mirbel zu Anfang dieses Jahrhunderts beiderlei Organe verwechselte und noch im Jahre 1835 zu dem Schlusse kam, alle Sklerenchymfasern des dicotyledonen Bastes seien »latexifères«, so waren dies in jener Zeit verzeihliche Irrthümer.[1]) Schacht's seit 1851 mehrfach geäussertes Vergnügen, die Milchsaftgefässe »los geworden« zu sein und als verzweigte »Bastzellen« erkannt zu haben, beruhte aber augenscheinlich auf einem zu seiner Zeit minder verzeihlichen Uebersehen der wirklichen, zarten Milchröhren bei Hoya und krautigen Euphorbien, der Meinung, es sei der Milchsaft dieser Gewächse in den dickwandigen Sklerenchymfasern enthalten, welche manchmal verzweigt sind, und auf hieran sich knüpfender, weiterer Confundirung letzterer mit den wohlunterschiedenen dickwandigen Milchröhren von Nerium und succulenten Euphorbien.

Unverkennbar ist endlich innerhalb der Papaveraceenfamilie, bei den Aroideen und Musaceen eine nähere Beziehung zwischen den Milchröhren und

1) Mirbel, Exposition de ma théorie etc. Paris 1809, p. 247 ff. — Idem Ann. sc. nat. 2. Ser. T. III, p. 143.

eigenthümlichen farbstoff- oder gerbstoffhaltigen Schläuchen. Bei Ersterer fehlen die Milchröhren im Rhizom von Sanguinaria, in Glaucium, Macleya und es treten dafür jene Farbstoffschläuche auf; die andern, oben genannten Gattungen entbehren dieser und haben Milchsaftröhren. Die untersuchten Aroideen und Musaceen enthalten ausnahmslos Gerbstoffschläuche in verschiedener Vertheilung, bei bestimmten Formen kommen dazu die überaus gerbstoffreichen Milchröhren, an deren Stelle bei manchen Aroideen nur Reihen von Gerbstoffschläuchen stehen (vgl. hierüber noch Cap. XII). Alle diese anatomischen Beziehungen bleiben unverständlich, so lange wir die physiologische Bedeutung der verschiedenen Inhaltsflüssigkeiten nicht genauer als gegenwärtig kennen. Es ist an dieser Stelle nur auf dieselben aufmerksam zu machen. Die mitgetheilten anatomischen Thatsachen legen jedoch den Gedanken nahe, dass unter dem Namen Milchröhren zur Zeit zweierlei ihrer Function nach nicht zusammengehörige Bildungen vereinigt sind, nämlich einerseits die vorwiegend Gerbstoff führenden der Aroideen und Musaceen, andrerseits die gerbstoffärmern oder gerbstofffreien und zu den Siebröhren in nächster Beziehung stehenden der übrigen milchenden Familien.

Capitel VII.

Anhang. Intercellularräume.

§ 49. Zwischen den Elementen erwachsener Gewebe sind an vielen Orten Lücken vorhanden, welche unter dem Namen Intercellularräume zusammengefasst werden.

Dieselben entstehen in den ursprünglich, mindestens im Meristemstadium immer lückenlosen Zellverbänden auf zweierlei Art. Erstlich durch Trennung bleibender Gewebeelemente in Folge nach verschiedenen Richtungen ungleichen Flächenwachsthums derselben, unter Spaltung der ursprünglich gemeinsamen Wände und — vielleicht immer — unter Auflösung einer ursprünglich vorhandenen gemeinsamen Grenzschicht derselben. Zweitens durch Desorganisation, Auflösung oder in manchen Fällen Zerreissung bestimmter, also vergänglicher Zellen oder Zellgruppen, welche von bleibenden umgeben sind. Den ersten Entstehungsmodus kann man den schizogenen nennen; den zweiten den lysigenen, und wenn man für die mechanische Zerreissung einen besondern Ausdruck haben will, den rhexigenen.

Nach dem Entwicklungsstadium, in welchem die Bildung der Intercellularräume erfolgt, kann man mit Frank[1]) unterscheiden protogene, d. h. solche, deren Bildung mit der ersten Gewebedifferenzirung eintritt, und hysterogene, welche in fertigen, alten Geweben nachträglich entstehen.

Ihrem Inhalt nach sondern sich die Intercellularräume in zwei Hauptkategorien. Die einen sind erfüllt von Körpern oder Gemengen der gleichen Art, wie die im III. Capitel betrachteten secretführenden Schläuche oder die secret-

1) Beitr. zur Pflanzenphysiologie p. 101.

führenden Räume der Epidermis, sie stehen zu diesen in naher anatomischer und physiologischer Beziehung, nicht selten selbst in dem Verhältniss wechselseitiger Vertretung. Sie sind als secretführende Intercellularräume oder intercellulare Secretbehälter zu bezeichnen; ihre Betrachtung hat vielfach auf jene anderen, nicht intercellularen Secretionsorgane Bezug zu nehmen.

Die anderen führen von Anbeginn nur Luft oder in seltenen Fällen Wasser. Sie bilden miteinander einen eigenartigen Durchlüftungsapparat der Gewebe. Die Spaltöffnungen der Epidermis (p. 36) sind ein Theil dieses Apparats, sie stellen einen speciellen Fall schizogener und protogener, meist Luft führender, in den angegebenen besondern Fällen auch wasserfördernder Räume dar.

Selten nehmen dieselben Intercellularräume an beiden Functionen Theil. So in dem Parenchym von Lysimachia Ephemerum, wo das unten noch näher zu beschreibende feste rothe Harzsecret die an den Luftraum grenzende Wand der Zellen stellenweise bedeckt, hier als dünne Schicht, dort als dicke, den Raum verstopfende Massen, an wieder andern Orten ganz fehlend.

Die nähere Betrachtung der Intercellularräume hat hier nach den durch ihren Inhalt bestimmten beiden Haupt-Kategorien zu geschehen.

Intercellulare Secretbehälter.

§ 50. Hysterogene Behälter dieser Kategorie gehen in alten Gewebemassen langlebiger Pflanzen aus nachträglicher Metamorphose hervor. Ihre Betrachtung mag daher, um Wiederholungen zu vermeiden, an diesem Orte übergangen und im Cap. XIV und XV nachgeholt werden. Hier sei nur von den protogenen die Rede.[1]

Dieselben sind nach ihrem Inhalt zu sondern und im Einzelnen zu benennen als solche, welche Harz und ätherisches Oel, resp. Gemenge beider, Balsam, führen, ferner als Gummi- oder Schleim- oder Gummiharzgemenge enthaltende.

Ihrer Form nach sind zu unterscheiden einerseits langgestreckte, röhrenförmige, die Gewebe auf weite Strecken durchziehende Canäle oder Gänge mit abgerundetem oder eckigem Querschnitt, und kurze, circumscripte, runde oder längliche, ringsum blind geschlossene Höhlungen oder Lücken, letztere auch mit dem vieldeutigen Namen Drüsen (vgl. p. 97) benannt, oder als innere Drüsen von den äusseren, der Epidermis angehörigen unterschieden.

Zwischen der allgemeinen Qualität des Secrets und der Form des Behälters besteht keine überall constante Beziehung, es gibt Balsamgänge, Schleimgänge und Balsamlücken, Schleimlücken u. s. w. Dagegen findet in beiderlei Beziehung der Regel nach ein sehr beständiges gleichartiges Verhalten der Behälter statt nach den Familien oder Genera oder Species, welchen sie zukommen, so dass sie für diese sehr constante anatomische Charaktere darstellen. Nur die Coniferen machen durch die Mannichfaltigkeit der Gestalt ihrer Harzbehälter nach den einzelnen Genera eine hervorragende Ausnahme. Unbedeutende Ausnahmefälle finden sich hie und da in anderen Familien: unter den

1) Vgl. Frank, l. c. — N. Müller, in Pringsheim's Jahrb. V, p. 387. — Van Tieghem, Ann. sc. nat. 5e. Sér. Tom. XVI.

Compositen zeigt z. B. Tagetes patula in den Blättern kurze Blindsäcke, statt der in den übrigen Theilen dieser und den Blättern verwandter Arten vorhandenen Gänge. Aehnliches gilt von dem Blatte der Mammea americana im Gegensatze zu den übrigen Theilen dieses Baumes und den Blättern anderer Clusiaceen. Einige weitere hierhergehörige Fälle werden bei den p. 216 folgenden Einzelbeschreibungen angegeben werden.

Wie schon angedeutet, kommen die in Rede stehenden Behälter nur bestimmten Classen, Familien, Genera zu und zwar vorwiegend solchen, denen anderweitige Productions- und Ablagerungsorte der betreffenden Secrete fehlen. Die Vergleichung der Angaben in dem I. und III. Capitel wird dies anschaulich machen, übrigens auch an das Fehlen jeglicher besonderer secretbildender Organe in dem vegetativen Körper vieler Pflanzen erinnern. Auch auf die schon oben angedeutete und im XII. Capitel nochmals zu berührende wechselseitige Vertretung und Beziehung der in Rede stehenden Behälter und der Milchröhren nach verschiedenen Genera und Species, z. B. bei Compositen, Aroideen, sei hier kurz hingewiesen.

Selten findet eine wechselseitige Vertretung zwischen das gleiche Secret führenden Schläuchen und Lücken nach verschiedenen Theilen der gleichen Pflanze statt. Doch kommt auch dieser Fall vor, am auffallendsten wohl bei Myrsine africana und manchen Lysimachia-Arten, wo das charakteristische rothe Harz-Secret in der Wurzel Schläuche, in den übrigen Theilen der Pflanze rundliche intercellulare Lücken erfüllt.

Die in Rede stehenden Behälter kommen, nach Form und Qualität des Secrets geordnet, folgenden Systemgruppen zu.

1) Schleim- und Gummigänge bei den Marattiaceen, manchen Lycopodien, den Cycadeen, den Canna-Arten, Opuntien, einigen Araliaceen. Schleimführende Lücken lysigener Entstehung finden sich in einzelnen, schon oben bei den Schläuchen (p. 151) erwähnten Fällen.

2) Harz, ätherisches Oel, Gummiharz-Emulsionen, je nach dem Einzelfall verschiedener Qualität und vielfach bezüglich der chemischen Verhältnisse wenig bekannt finden sich

a) in Gängen bei den Coniferen, Alismaceen, manchen Butomeen und Aroideen, den tubifloren Compositen, Umbelliferen, Araliaceen, Pittosporeen, manchen Mamillaria-Arten, Clusiaceen, Anacardiaceen, den Genera Ailantus und Brucea aus der Verwandtschaft der Simarubeen.

b) in kurzen Lücken bei der Rutaceen-Gruppe im Sinne von Bentham und Hooker (mit Ausschluss der Simarubeen und Zygophylleen), den Hypericum-, manchen Oxalis-Arten, Myrtaceen, Myoporeen, Lysimachia-, Ardisia-, Myrsine-Arten; vielleicht auch bei Gossypium.

Die Wand aller secretführenden Räume, welche aus den angrenzenden Zellen besteht, ist mit Ausnahme des oben angeführten besonderen Falles von Lysimachia Ephemerum überall lückenlos abgeschlossen dadurch, dass die zu der Oberfläche des Raumes senkrecht stehenden, seitlichen Wände der Zellen miteinander lückenlos verbunden sind. Wenn, wie dies im Blattstiel von Marattiaceen und Cycadeen vorkommt, die ursprünglich einen Gang begrenzenden Zellen mit fortschreitendem Wachsthum der umgebenden Gewebe in peripherischer

Richtung seitlich getrennt werden, so wird der lückenlose Abschluss durch die nächstäussere Parenchymschicht ergänzt. Je nach dem Einzelfall ist die Zahl der den Querschnitt eines Raumes begrenzenden Zellen verschieden. Die kleinen Harzgänge, welche in der secundären Rinde von Cussonia zwischen den grösseren longitudinalen quer verlaufen, sind, nach N. Müller, wenigstens anfänglich, spaltenförmige Lücken zwischen den theilweise auseinanderweichenden

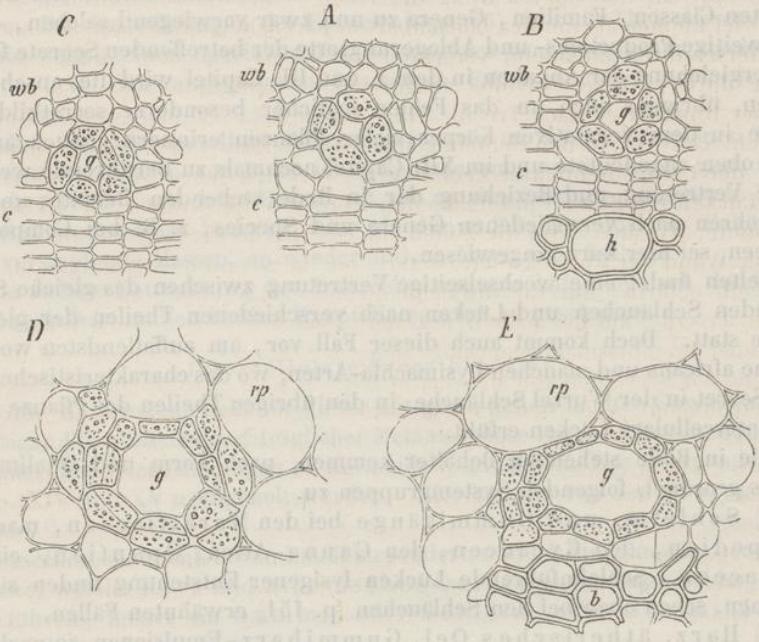


Fig. 85.

Wänden je zweier Zellreihen, werden also im Querschnitt von 2 Zellen begrenzt. Die meisten Räume zeigen im Querschnitt Begrenzung durch 3, 4 und viel mehr Zellen, deren Anzahl mit Erweiterung des Raumes durch mit Beziehung auf diesen radiale Theilungen zunehmen kann. Fig. 85.

Die Zellen, welche den Secretbehälter umgeben, haben im allgemeinen die Eigenschaften von Parenchymzellen: Ihrer Gestalt nach sind sie entweder, z. B. in den jungen Wurzeln der Compositen, in den Blättern von Ardisia crenulata, von den Zellen des benachbarten Parenchyms nicht oder nicht wesentlich verschieden; oder in den meisten Fällen auffallend ausgezeichnet, so dass man von einer eigenen Wandbekleidung, einem Epithelium des Intercellularraums reden kann. Je nachdem die eigenartige Beschaffenheit sich auf eine oder mehrere den Raum umgebende Zelllagen erstreckt, kann man ein ein-, zwei- und mehrschichtiges Epithel unterscheiden. Bemerkenswerth ist die Einschliessung des

Fig. 85. Hedera Helix, Querschnitte durch den jungen Stamm (800). *g* Harzgänge. Diese sind in *A*, *B*, *C* jung entstanden zwischen 4 und 5 Zellreihen, in der secundären Rinde *wb*, an der Grenze der Zuwachszone *c*. — *h* Holz. — In *D* und *E* ältere grösser gewordene Gänge. *b* Bast, *rp* Parenchym der Aussenrinde. Aus Sachs, Lehrb.

(mehrschichtigen) Epithels der Harzgänge in den Blättern von Pinus Strobus, silvestris, Laricio u. a., den Wurzeln der Philodendren in eine aus seitlich fest verbundenen Sklerenchymfasern bestehende Scheide, welche den homologen Gängen anderer, nahe verwandter Pflanzen fehlt. Die Zellen des Epithels sind bei gestreckten Gängen im allgemeinen prismatisch, ihr grösster Durchmesser liegt meist in der Längsrichtung des Ganges, nur bei den Cycadeenblättern (Kraus l. c.) in der Querrichtung desselben. Ihre queren Durchmesser sind meist viel kleiner als die des benachbarten Parenchyms, so dass sie von diesen auf Querschnitten auffallend verschieden erscheinen; selten sind sie von denselben durch grössere Weite ausgezeichnet (Compositen-Wurzeln; Zweige mancher Rhus-Arten nach Trécul). Ihre Innenfläche ist häufig nach dem Gang zu leicht convex; in den Schleimgängen der Marattien selbst lang conisch, in denen der Lycopodienblätter keulenförmig vorgetrieben. Wo bei isodiametrischen Lücken ein Epithel unterschieden werden kann (Lysimachia punctata und Verwandte, Myrsine), sind die Zellen zur Oberfläche der Lücken abgeplattet.

Die Wand der Epithelzellen ist zart, bei Harz- und Balsamgängen oft braun oder gelb gefärbt; nur für die Schleimgänge alter Blätter von Cycas revoluta gibt sie Trécul[1]) auf der nach dem Gang zu sehenden Seite stark verdickt an.

Ueber Protoplasmakörper und Inhalt der Zellen des Epithels und der Umgrenzung der Secretbehälter überhaupt fehlt es sehr an hinreichend zahlreichen Untersuchungen. Gewiss scheint für alle Fälle zu sein, dass sie nicht grössere Massen des Secrets enthalten, welche dann etwa durch die Membran in den Behälter grob durchfiltrirten. Die Zellen um die jungen Oelgänge in den Compositenwurzeln haben einen klaren Inhalt, in welchem bei Helianthus annuus[2]) durch Reagentien reichlicher Gerbstoffgehalt nachgewiesen wird, der auch dem Oele in den Gängen zukommt. Bei Tagetes patula[3]) tritt beim Uebergang von der Wurzel in das hypocotyle Glied in den die Gänge begrenzenden Zellen ein klarer violetter Zellsaft auf; weiter nach oben und durch den ganzen Stengel kommen dazu orangegelbe, durch Jod blau werdende Körnchen, angelagert an die dem Gang zugekehrte Wand der Zellen. In den Grenzzellen junger Gänge der Secundärrinde von Pittosporum Tobira gibt Müller zahlreiche Amylumkörner mit einem Ueberzug von gelbem Oel an. Die Epithelzellen der Behälter im Blatte von Ginkgo, in den Stengeln mancher Compositen, z. B. Solidago laevigata enthalten Chlorophyllkörner; diejenigen, welche die runden Harzbehälter im Blatte von Ardisia crenulata umgeben, sind, abgesehen von den nothwendigen Gestaltseigenthümlichkeiten, von denen des übrigen Chlorophyllparenchyms, dem sie angehören, nicht verschieden.

Bei zahlreichen harzabsondernden Pflanzen (Coniferen, Anacardiaceen, Umbelliferen, Araliaceen, Compositen) hat Müller durch Färbung mit Alkanna Harztröpfchen nicht nur in den an die Behälter grenzenden Zellen, sondern in weitem Umkreis um diese in den Geweben gefunden. Ohne die Richtigkeit dieser Beobachtungen im Geringsten bestreiten zu wollen, möchte ich doch fernere eingehende Untersuchungen über den Inhalt in Rede stehender Zellen um so weniger für überflüssig halten, als sehr dünne Querschnitte, welche

1) l' Institut, 1862, p. 315.
2) Sachs, Bot. Ztg. 1859, 183. 3) v. Tieghem, l. c. p. 113.

Müller fast ausschliesslich untersucht zu haben angibt, für das Studium von Protoplasma und Zellinhalt nicht die geeignetsten Präparate sind.

Der Inhalt der intercellularen Secretbehälter bildet in den meisten Fällen eine homogene flüssige Masse oder ein emulsionsartiges Gemenge ohne charakteristische Structureigenthümlichkeiten. Seine chemischen Eigenschaften sind durch die oben angeführten Namen ohngefähr, und soweit sie hierher gehören, bezeichnet. Abweichend von dieser Regel verhält sich das nach seiner Löslichkeit in Alkohol, vorbehaltlich genauerer Untersuchung, den Harzen anzuschliessende rothe Secret in den Lücken der Lysimachia-Arten und Myrsineen, in sofern es in fester Form und anscheinend krystallinischer Structur auftritt, wie unten beschrieben werden wird. Dasselbe scheint, nach unvollständiger Untersuchung zu urtheilen, bei manchen Oxalis-Arten der Fall zu sein.

Die grossen, bis $^1/_2{}^{mm}$ weiten Schleimgänge der Opuntien sind ausgezeichnet durch den Gehalt zahlreicher und grosser dem Schleim eingebetteter Drusen von Kalkoxalat. Bezüglich der stofflichen Beschaffenheit ist mir der unten näher zu beschreibende milchige Inhalt der Gänge von Mamillaria angularis und Verw. unklar geblieben.

Der Entwicklungsmodus der intercellularen Secretbehälter ist für die lysigenen im allgemeinen dieser, dass in einer durch bestimmte Meristemtheilungen entstandenen, dem künftigen Behälter in Form und Stellung entsprechenden Gruppe zarter Zellen auf Kosten ihres ursprünglichen Protoplasmakörpers das Secret auftritt und dass dann die Wände der Zellen aufgelöst werden und die einzelnen Secretmassen zusammenfliessen. Von gummi- und schleimführenden hierher gehörigen Behältern sind bis jetzt nur die Gänge der Blattstielperipherie der Marattiaceen genauer untersucht, und für sie festgestellt, dass die Elemente der einfachen, dem spätern Lumen des Ganges entsprechenden Zellreihe sich vor der Auflösung mit dem Secret anfüllen. Ueber die Form seines ersten Auftretens ist nichts bekannt. Bei den untersuchten Behältern von ätherischem Oel und Harz beginnt das Auftreten des Secrets mit dem Erscheinen kleiner Tröpfchen in dem Protoplasma der aufzulösenden Zellen. Dieselben nehmen dann rasch an Grösse und Zahl zu, und fliessen nach dem Schwinden der Wände zu grösseren Massen zusammen. Wo der ursprüngliche Zellkörper mehrschichtig ist, schreitet der Process der Auflösung und des Zusammenfliessens von seiner Mitte aus centrifugal fort (vgl. Figur 86 und oben, p. 73, Fig. 22).

Dieser Entwicklungsmodus gilt für die Gummigänge in der Peripherie der Marattiaceen-Blattstiele, für die übrigens noch näher zu untersuchenden Schleimgänge der Opuntien und vielleicht auch der Mamillarien. Sodann wohl für alle untersuchten secretführenden Lücken mit Ausnahme derer der Lysimachien, Myrsineen und Oxalis-Arten. Zweifelhafte Fälle werden unten genannt werden.

Die schizogenen Räume (vgl. Fig. 85, p. 212) entstehen theils zwischen Zellen, welche nach ihrer Anordnung und Entstehung den umgebenden, nicht an Secretbehälter grenzenden Elementen gleich sind; anderntheils werden sie durch eigenartige Theilungen besonderer, für sie initialer Meristemzellen angelegt. Ersteres gilt für die schon erwähnten Räume von Lysimachia Ephemerum, die gleichfalls schon erwähnten spaltenförmigen Quergänge von Cussonia. Auch

die grösseren longitudinalen Gänge in der Secundärrinde derselben Pflanze und anderer Holzgewächse entstehen zwischen der gemeinsamen Berührungskante von 4 Zellreihen, welche aus dem Cambium auf dieselbe Weise (Cap. XIV) wie dessen übrige Producte hervorgehen. Aehnliches gilt, mit allerdings vielen speciellen Modificationen, für die Bildung der Harzgänge im Secundärholze der Abietineen [1]). Die prismatischen längsverlaufenden Gänge an der Innengrenze der Primärrinde bei den Compositen-Wurzeln werden in dem häufigsten einfachsten Falle, abgesehen von dem Auftreten ihres charakteristischen Inhalts, an der Berührungskante von je 4 Zellreihen genau ebenso angelegt, wie die luftführenden in den weiter aussen befindlichen Schichten des Rindenparenchyms.

Eigenartige Meristemtheilungen legen dagegen die später (Cap. XIII.) zu beschreibenden primären Gänge im Pericambium der Umbelliferenwurzeln an. Die Gänge in der Primärrinde der Abietineen, den Blättern von Cycas, Alisma, lassen sich nach Frank und N. Müller auf je eine Reihe initialer Zellen zurückführen, die sich successive kreuzweise der Länge nach theilen, um dann durch Auseinanderweichen der 4 Tochterzellreihen in der Berührungskante den Gang zu bilden.

Mit dem Gesammtwachsthum der Pflanze findet, wie schon oben kurz erwähnt wurde, eine Erweiterung des Ganges und ein in Beziehung auf diesen tangentiales Wachsthum der ihn begrenzenden Zellreihen statt, und hiermit zunächst die Vermehrung der letzteren durch radiale Theilungen, z. B. von den ursprünglichen 4 bald auf 6—8 bei Pinus, Alisma (Frank), bei lange dauerndem Dickenwachsthum des Pflanzentheils und entsprechend starker Erweiterung der Gänge auf successive weit höhere Ziffern, z. B. Rinde von Coniferen, Rhus, Pittosporum u. a. Andrerseits können sich die den Raum umgebenden Zellen auch in tangentialer Richtung theilen, die ursprünglich einfache Begrenzungs- oder Epithelialschicht also doppelt oder mehrfach werden, z. B. bei den Gängen der Philodendron-Arten, der Rinde von Pittosporum, Hedera (Fig. 85), den Pinus-Blättern. Uebrigens ist diese Genesis mehrschichtiger Epithelien aus der ursprünglichen einfachen Begrenzungsschicht nicht für alle Fälle ihres Vorkommens nachgewiesen und eine andere Herkunft der äussern für viele leicht möglich.

Die Herkunft des in den schizogenen Räumen enthaltenen Secrets ist, auch von der rein histiologischen Seite betrachtet, und mit Beiseitelassung der chemischen Fragen, meines Erachtens unklar und bedarf genauerer Untersuchung. Es ist selbstverständlich, dass dasselbe, oder wenigstens das Material zu seiner Bildung aus den Zellen der unmittelbaren und mittelbaren Umgebung stammen muss. Wo es sich, wie z. B. die oben erwähnten harzigen Secrete in der Umgebung der Behälter, im Zellinhalt nachweisen lässt, liegt die Annahme am nächsten, dass es als solches aus den Zellen in den Behälter tritt, selbstverständlicher Weise nicht durch Filtration in groben Massen, sondern, wie Müller annimmt, in successiven kleinen Mengen durch die Membranen diffundirt. Hiermit stimmt auch überein, dass nach Müller bei Coniferen und nach Sachs und van Tieghem bei Compositenwurzeln die intercellularen Gänge zuerst vorhanden wären, ohne noch das charakteristische Secret zu enthalten, und dass dieses erst später in ihnen erscheine.

1) Sanio, in Pringsh. Jahrb. IX, p. 99.

Auf der anderen Seite finden sich, wie oben angegeben, Fälle, wo das Secret, auch harziges, in der Umgebung des Behälters als solches im Zellinhalt nicht nachgewiesen ist. Sanio sagt ferner neuerdings ausdrücklich, dass die Harzgänge von Pinus mit ihrer ersten Entstehung auch von dem Secret angefüllt sind.[1]) Soweit meine Beobachtungen reichen, ist in den Gängen der Compositenwurzeln das secretfreie Jugendstadium im besten Falle ein sehr schnell vorübergehendes, das Secret ist schon sehr früh vorhanden, kann aber in den engen, jungen Gängen leicht übersehen werden und zumal auf Querschnitten wirklich fehlen, weil es ausgeflossen ist.

Da nun in den Hautdrüsen der Epidermis Secrete, welche den hier in Rede stehenden durchaus ähnlich sind, vielfach zuerst als Bestandtheile der Zellwand anatomisch nachweisbar sind, und da ferner besonders die Zwischenwanddrüsen (p. 103), rein histiologisch betrachtet, geradezu einen der Epidermis angehörenden Specialfall schizogener Secretlücken darstellen, so entsteht die Frage, ob nicht allgemein die Secrete der schizogenen Behälter zunächst als Bestandtheile der Zellwand aufzufassen sind. Die für diese Ansicht sprechenden thatsächlichen Beobachtungen halten den für die andere geltend gemachten wenigstens das Gleichgewicht, und von letzteren schliesst keine die Richtigkeit jener Ansicht aus.

Schizogenen Ursprungs sind, mit Ausnahme der wenigen p. 214 genannten alle secretführenden Gänge, von welchen jedoch die schleimführenden bei Canna noch genauer untersucht werden müssen; und von Lücken, ausser den schon erwähnten bei Lysimachia, Myrsineen und Oxalis, die in vielen kurzen Coniferenblättern die Gänge vertetenden.

Weitere Einzelbeschreibungen der secretführenden Gänge müssen so vielfach auf ihre Anordnung Bezug nehmen, dass sie, um Wiederholungen zu vermeiden, zumeist in dem XIII. Capitel folgen sollen.

Hier sei nur von den bei Mamillaria-Arten vorkommenden die Rede. In der Literatur finde ich nur kurz erwähnt, dass diese Pflanzen Milchsaft enthalten (De Candolle) und zwar in Gängen (Unger). Die Untersuchung lehrt zunächst, dass die Mamillarien überhaupt der den verwandten Genera zukommenden Schleimschläuche (p. 151) entbehren. Auch von intercellularen Secretbehältern finde ich nichts bei kleinen Species wie M. glochidiata und ähnlichen und bei einer unbestimmten sehr robusten Art. M. angularis, Hystrix, Zuccariniana dagegen haben ein reiches System verzweigter Gänge. Diese werden begrenzt von einer im Querschnitt etwa 4—5zähligen, oder von zwei oder selbst drei concentrischen Lagen zum Gang tangential abgeplatteter zarter Zellen und sind etwa einer grossen Parenchymzelle an Weite gleich. Sie enthalten einen dicken, gleichmässig feinkörnigen farblosen Saft, welcher auf Schnitten in grossen weissen Tropfen vorquillt und an der Luft ohne Verfärbung rasch erhärtet. Derselbe muss ein sonderbares Gemenge sein; Wasser, Alkohol, Aether, Benzin, Alkalien lassen ihn im Ganzen unverändert, wenn auch jedes der Reagentien eine kleine Quantität lösen mag. Beim Verbrennen hinterlässt er einen sehr geringen Aschenrückstand. Ueber den Entstehungsmodus der Mamillariengänge konnte ich nicht ganz ins Klare kommen.

Die bis $^1/_2$mm weiten krystallführenden Gänge der Opuntien sind augenscheinlich lysigenen Ursprungs, in der Schleimmasse sind die Zellen, aus deren Desorganisation sie hervorgehen, noch theilweise erkennbar. —

Ueber die Secretlücken sind hier noch einige Details hinzuzufügen, und hierbei seien zugleich Angaben über ihr Verkommen und ihre Anordnung anticipirt.

a. Die **Myrtaceen** sind, nach dem Befunde an zahlreichen Eucalyptus-, Melaleuca-, Callistemon-, Eugenia-, Myrtus-Arten zu schliessen, allgemein mit Oellücken versehen.

1) l. c. p. 101.

Diese liegen in den horizontalen Blättern besonders zahlreich, jedoch nicht ausschliesslich an der Oberseite und grenzen mit ihrer Epithelschicht unmittelbar an die Epidermis, deren das Epithel berührende Zellen von den übrigen durch Gestalt und Grösse unterschieden sind. Bei Myrtus communis z. B. berühren an der Blattoberseite die Wand der Lücke zwei halbrunde Epidermiszellen, welche durch nicht undulirte Seitenwand von den übrigen ausgezeichnet und nur halb so hoch sind als diese. In der Aussenrinde der Zweige sind sie, nach Untersuchungen an Eucalyptus-Arten, durch einige Parenchymschichten von der Epidermis getrennt. Sie haben ohngefähr kugelige Form; die grösseren sind mit blossem Auge als helle Punkte unterscheidbar, andere kleiner, z. B. die in den Blättern von Eugenia australis. Die von dem Oel- und Harzgemenge erfüllte Höhlung wird von einer lückenlosen Epithelschicht aus tafelförmigen Zellen begrenzt. Nach Frank[1]) sind die Lücken im Blatte von Myrtus communis schizogen. Eine runde, zartwandige, unter der Epidermis liegende Zelle theilt sich successive in acht kugeloctantische, diese weichen dann von ihrem centralen Berührungspunkte aus zur Bildung eines sofort ölerfüllten Intercellularraums auseinander, und dieser erhält allmählich, unter tangentialer Dehnung, Abplattung und einzelnen Theilungen seiner ursprünglichen acht Epithelialzellen die Gestalt der kugeligen Höhle. Im Widerspruch mit dieser Beschreibung steht Martinet's kurze Angabe, der zufolge die Oellücken der Myrtaceen nach Art derer von Citrus, also lysigen entstehen, eine Ansicht, welche ich, allerdings ohne eigene Entwicklungsbeobachtungen, nach der Uebereinstimmung der fertigen Lücken mit denen der Rutaceen, für die richtige halten möchte.

b. Das Vorhandensein der Oellücken ist eine allgemeine und charakteristische Erscheinung bei den Angehörigen der **Rutaceen**-Gruppe im Sinne von Bentham und Hooker, d. h. den Familien oder Abtheilungen der Rutaceen, Diosmeen, Boronieen, Zanthoxyleen, Flindersieen, Toddalieen (Skimmia), Aurantiaceen, Amyrideen[2]). Ausgeschlossen von dieser Gruppe und von dem Besitz der Oellücken sind hierbei die Simarubeen und Zygophylleen.

Die Vertheilung der in Rede stehenden Organe und ihre Stellung zu Parenchym und Epidermis ist, soweit die Untersuchungen reichen, dieselbe wie bei den Myrtaceen. Im Stengel von Dictamnus, Correa alba liegen sie jedoch auch direct unter der Epidermis; in den Blättern von Agathosma-, Diosma-Arten vorzugsweise oder ausschliesslich an der Blattunterseite — Verhältnisse, welche sich auch bei Myrtaceen finden werden. Ebenfalls mit diesen übereinstimmend ist ihre durchschnittliche Gestalt und Grösse. Ihre Entstehung ist wohl in allen Fällen die lysigene. Auch Frank's Abbildung für Ptelea trifoliata spricht nicht hiergegen, wenn gleich seine Beschreibung des Entwicklungsvorgangs schizogene Entstehung angibt. Die genaueste Entwicklungsgeschichte gibt Rauter[3]) für die Oellücken an der Blattoberseite von Dictamnus Fig. 86. Die Anlage einer Lücke (*A*) geht aus von zwei Zellen, einer Epidermis- und einer darunter liegenden Blattparenchymzelle. Erstere theilt sich successive in vier in der Fläche kreuzweise gestellte Zellen, von denen jede weiter ge-

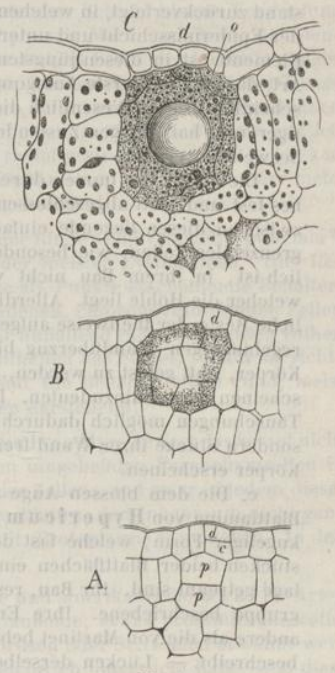


Fig. 86.

Fig. 86. Dictamnus Fraxinella, Oelbehälter der Blattoberseite, Querschnitt. *C* (220) erwachsen; *A* und *B* successive junge Entwicklungszustände (320). Weitere Erklärung im Text. — Nach Rauter, aus Sachs, Lehrb.

1) Beitr. p. 125.

2) Vgl. Engler, l. c.; bezüglich Amyris auch v. Tieghem, l. c. p. 173.

3) Trichomgebilde etc., l. c. p. 21.

theilt wird in eine dem Parenchym angrenzende (innere) und eine oberflächliche (*d*, *c*). Die oberflächlichen vermehren sich weiter zur Bildung des die Höhle bedeckenden einschichtigen Epidermisstückes (*B*, *c*, *d*). Die inneren (*B*, *c*, *c*) nehmen an der Lückenbildung direct Antheil. Die Hauptmasse der Lücke geht allerdings hervor aus den Theilungsproducten der primären Parenchymzelle (*A*, *p*, *p*), welche durch wechselnd horizontale und verticale Theilungen successive in zahlreiche Tochterzellen zerfällt, die mit den ihnen gleich gebauten Theilungsproducten der inneren Epidermiszelle zusammen alsbald einen lückenlos viel- und kleinzelligen runden Körper bilden. In dem anfangs dicht körnigen Protoplasma aller Zellen dieses Körpers treten, nachdem sie ihre Theilungen und Grössenzunahme beendigt, mehr und mehr zahlreiche Tropfen ätherischen Oels auf, dann werden die zarten Membranen aufgelöst und die Oeltröpfchen fliessen zu grossen Tropfen (*o*, in *C*) zusammen. Der Process beginnt in der Mitte des Körpers und schreitet centrifugal bis zu seiner Oberfläche fort. Die so gebildete ölerfüllte Höhlung wird, abgesehen von der Epidermis, begrenzt von Zellen des umgebenden Parenchyms, welche mehr oder minder zur Oberfläche der Höhlung abgeplattet sind und diese in lückenloser seitlicher Verbindung untereinander abschliessen. Die Höhlung in den haartragenden Hautwarzen des Diptam entsteht, wie p. 73 beschrieben, in derselben Weise.

Wesentlich die gleiche Entwicklung haben die Oellücken von Ruta. Die von Citrus weicht jedenfalls höchstens in wenigen nebensächlichen, hier nicht ausführlich zu schildernden Einzelheiten ab. Martinet, der sie beschreibt, hat die Anfänge bis zu einem Zustand zurückverfolgt, in welchem der Querschnitt drei kleine protoplasmareiche Zellchen in der Epidermisschicht und unter dieser drei innere Zelllagen zeigt. Die Anordnung dieser Elemente ist in diesen jüngsten und in etwas spätern Stadien (l. c. Fig. 234 und 235) der Art, dass für ihre erste Anlegung der von Rauter für Dictamnus beschriebene Modus wahrscheinlich ist. — Wesentlich die gleiche Entstehung kann endlich, nach Untersuchung fertiger und halbfertiger Zustände, für die übrigen Angehörigen der Rutaceengruppe nicht bezweifelt werden.

Die Lücke ist immer durch die dichte Verbindung der Zellen des umgebenden Gewebes fest und glatt abgeschlossen, derart dass man sie auf scharfen Durchschnitten für eine zwischen diesen liegende einfache grössere Zelle halten kann. Im übrigen sind die umgrenzenden Zellen, wie besonders in dem chlorophyllführenden Blattparenchym anschaulich ist, in ihrem Bau nicht wesentlich von denen der Gewebemasse verschieden, in welcher die Höhle liegt. Allerdings findet man innerhalb der Höhle nicht selten noch deutliche Reste der theilweise aufgelösten zarten Zellmembranen, einen mehr oder minder unregelmässigen Wandüberzug bildend. Möglich, dass in manchen Fällen die zartzelligen Körper, statt gelöst zu werden, ganz oder theilweise persistiren. Manche Bilder bei Engler scheinen darauf hinzudeuten. Doch sind hier, selbst bei leidlich guter Präparation, leicht Täuschungen möglich dadurch, dass die Schnitte oft nicht mitten durch die Höhle gehen, sondern Stücke ihrer Wand freilegen, die dann in der Flächenansicht als dichte, vielzellige Körper erscheinen.

c. Die dem blossen Auge als durchscheinende Punkte erkennbaren Fleckchen in der Blattlamina von **Hypericum** perforatum und Verwandten sind Oellücken von abgeplattet kugeliger Form, welche fast den ganzen Raum zwischen den sie deckenden Epidermisstücken beider Blattflächen einnehmen, von der untern höchstens durch eine Parenchymlage getrennt sind. Ihr Bau, resp. der ihrer Umgebung ist wesentlich der für die Rutaceengruppe beschriebene. Ihre Entstehung kann nach dem angegebenen Befund kaum eine andere als die von Martinet behauptete lysigene sein, wenn sie gleich Frank als schizogen beschreibt. — Lücken derselben Art finden sich in dem oberflächlichen Parenchym der Stengelrinde. Bei denen des Stengels von Hypericum balearicum fand Unger[1]) papillöse und haarähnliche Fortsätze von der Wand in die Höhle ragend. — Manche Hypericum-Arten wie H. calycinum, canariense, hircinum etc. lassen mit blossem Auge keine durchscheinenden Punkte erkennen; ob die Oellücken hier fehlen oder, wahrscheinlicher, nur kleiner als bei den punktirten, oder irgendwie verdeckt sind, ist unentschieden.

d. Auch die im Parenchym der Hypericum-Arten zerstreuten violetten Farbstoff führenden, von genannten Autoren als Drüsen beschriebenen Körper und die ähnlichen bei

1) Anatomie u. Physiol. p. 213.

Gossypium mögen hier genannt und fernerer Untersuchung empfohlen werden. In den Blättern einiger Hypericum-Arten bestehen sie aus kugeligen, lockern Aggregaten runder Zellen, der Farbstoff liegt anscheinend auch zwischen ihnen. In den Blättern von Gossypium sind es runde, wohl ohne Zweifel lysigene Höhlungen, welche von dem in Alkohol schwer löslichen violetten Farbstoff erfüllt werden.

e. Unter den **Myoporeen** haben die Arten von Myoporum zahlreiche runde Oellücken von ungleicher Grösse in den Blättern und der Aussenrinde der Zweige. Die Lücken liegen oberflächlich, nur durch eine oder zwei Zellenlagen von der Epidermis getrennt und diese nach aussen vorwölbend, z. B. M. parvifolium; bei M. tuberculatum nach Unger[1]) dagegen mitten im Chlorophyllparenchym des Blattes. Sie werden umgeben von 1—3 Lagen abgeplatteter Zellen. Ihre Entstehung ist, soweit die Untersuchungen reichen, lysigen.

f. In dem Parenchym der **Lysimachia**-Arten, der **Myrsine** africana und **Ardisia** crenulata findet sich in intercellularen Räumen ein »harziger«, in Alkohol ziemlich schwer, in Aether leicht löslicher Körper von lebhaft bräunlich rother Farbe, feste, manchmal fast spröde Massen bildend, bezüglich seiner chemischen Eigenschaften noch näher zu untersuchen. Die Art seiner Vertheilung ist nach Einzelfällen verschieden, unter den untersuchten am einfachsten bei Lysimachia Ephemerum. In der Wurzel dieser Pflanze liegt er in den meisten der gewöhnlichen prismatischen lufthaltigen Intercellulargänge, auf der Wand der angrenzenden Zellen einen feinkörnigen Ueberzug bildend, der hie und da unterbrochen ist und dessen Dicke von der einer unbedeutenden Schicht bis zur Verstopfung des Ganges wechselt. In dem stark lacunösen Parenchym von Mark und Rinde des Stengels hat er wesentlich dieselbe, nur wegen der unregelmässigen Form der Lücken weniger regelmässige Vertheilung und ist auch in benachbarten Lücken in sehr ungleicher Menge enthalten, in vielen gar nicht. Wo reichlich abgelagert, bildet er auf der Zellwand einen convexen, senkrecht zu seiner Oberfläche gestreiften Ueberzug. In den Blättern endlich liegt er als dicke, unregelmässig gestaltete, undeutlich radial gestreifte Klumpen in Lücken des Chlorophyllparenchyms, welche theils von den gewöhnlichen, theils von einer mehr oder minder distincten Schicht abgeplatteter Zellen umgeben sind.

Streng localisirt ist das Secret in den Blättern und der Rinde von Lysimachia punctata[2]) und von Myrsine, im Blatte der Ardisia und jedenfalls der meisten Lysimachien. Hier liegen in dem Parenchym runde, dem unbewaffneten Auge als Punkte erscheinende Behälter, umgrenzt von ohngefähr acht platten, lückenlos verbundenen, chlorophyllführenden Zellen und erfüllt von dem dichten, besonders bei Myrsine sehr auffallend radial gestreiften rothen Secretkörper. Die Behälter entstehen schizogen und enthalten das Secret, sobald sie sichtbar werden. In der Zweigrinde genannter Ardisia sind die Behälter selten rund, meist spindelförmig-gestreckt, bis über 1^{mm} lange Strichelchen darstellend.

In den Wurzeln von Lysimachia vulgaris, punctata und von Myrsine liegt das Secret nicht in Intercellularräumen, sondern in einzelnen, vor den umgebenden Parenchymzellen in Gestalt und Grösse nicht ausgezeichneten Schläuchen oder Zellen; und zwar in jedem dieser ein Körper von demselben Bau wie in den Behältern des Blattes, den Innenraum nicht ganz ausfüllend, in der Jugend von farblosem körnigem Inhalt (Protoplasma?) umgeben. In den Ardisia-Wurzeln fand ich das rothe Secret nicht.

g. Viele, wenn auch bei weitem nicht alle cap'sche und amerikanische **Oxalis**-Arten haben auf der Blattunterfläche gegen den Rand hin laufende, etwas prominirende röthliche Streifchen, welche in den Beschreibungen als Drüsen oder Schwielen erwähnt werden. Bei der — nicht näher bestimmten — Species, welche ich untersucht habe, sind diese Streifen denen von Lysimachia punctata und Ardisia, sowohl hinsichtlich der Farbe, Consistenz und strahligen Structur der Secretmasse als auch des Baues ihrer Umgebung ganz ähnliche Behälter. Sie liegen in dem Chlorophyllparenchym, durch nur eine Zellschicht dieses von der vorgetriebenen Epidermis der Blattunterfläche getrennt. Eingehendere Untersuchungen wurden nicht gemacht.

---

1) Anatomie u. Physiol. p. 213.

2) P. Moldenhawer, Beitr. p. 162. Meyen, Secretionsorg. p. 61.

Luft und Wasser führende Intercellularräume.

§ 51. Luft oder Wasser enthaltende intercellulare Räume treten auf, einestheils in manchen Gefässbündeln und diese werden im Cap. VIII besprochen werden; anderntheils sind sie ein charakteristischer Bestandtheil grösserer Complexe dünnwandigen, der Assimilation dienenden Parenchyms. Nur wo dieses bestimmte Scheiden bildet, ist es lückenlos.

Die in Rede stehenden Räume ziehen sich zwischen sämmtlichen Zellen hin, derart, dass wohl meist jede dieser an einen oder mehrere grenzt; sie bilden miteinander, worauf später zurückzukommen sein wird, ein zusammenhängendes System durch die ganze Pflanze, und dieses mündet in die Spaltöffnungen wo solche vorhanden sind. Der Inhalt der Räume ist in der Umgebung der Wasserporen zeitweise Wasser, im übrigen normaler Weise Luft, d. h. ein der atmosphärischen Luft ähnliches Gasgemenge, dessen relativer Sauerstoff- und Kohlensäure-Gehalt mit dem Gange des Assimilations- und Respirationsprocesses wechselt.[1])

Das Gesammtvolumen der Lufträume ist nach den Einzelfällen ein sehr verschiedenes, oft im Verhältniss zu dem nicht lufterfüllten Raume eines Pflanzentheils sehr grosses. Annähernde Bestimmungen, welche Unger[2]) an Blättern und Blattstielen von 41 Pflanzenarten machte, ergaben als Minimum 77 Volumtheile Luft auf 1000 Theile Blatt bei Camphora officinalis, als Maximum 713 auf 1000 bei Pistia texensis. Die Luft der Gefässe und die eventuell mit ausgepumpte, im Zellsaft diffundirte ist bei diesen Angaben nicht in Rechnung gebracht; der Augenschein lehrt aber, dass dies für das Gesammtergebniss von geringer Bedeutung ist und dass andrerseits die gefundenen Ziffern theils niedriger, theils noch erheblich höher ausfallen würden, wenn die einzelnen das Blatt aufbauenden Parenchymmassen getrennt von einander zur Untersuchung kämen.

Es ist eine alte Erfahrung, dass das Gesammtvolumen der Lufträume im Verhältniss zu dem der ganzen Pflanze am grössten ist bei Wasser und nasse Standorte bewohnenden Gewächsen aller Classen und Familien und andrerseits bei Bewohnern dürrer Orte, wie den zahlreichen Compositen, Umbelliferen, Labiaten, Gräsern u. s. w., mit hohlen Stengeln resp. Blattstielen.

Nach ihrer gradweise und ohne scharfe Grenzen verschiedenen relativen Weite kann man die Lufträume unterscheiden in Interstitien, Räume von geringerem Volumen als die angrenzenden Elemente, Lücken, Lacunen von annähernd gleichem oder wenig grösserem, Gänge, Kammern und Höhlen von erheblich grösserem relativem Volumen. Das von den Lufträumen durchzogene Gewebe kann hiernach lacunös, gekammert u. s. w., das nur enge Interstitien führende möge (relativ) dicht genannt werden.

Die Lufträume des dichten und lacunösen Parenchyms entstehen immer schizogen und mit dem ersten Beginn der Gewebedifferenzirung. Schon nahe hinter dem Vegetationspunkt treten sie an im durchfallenden Lichte gesehenen

---

1) Vgl. Sachs, Experimentalphysiologie p. 262.
2) Beitr. z. Physiol. d. Pflanzen, I. Sitzgsber. d. Wiener Acad. Bd. XII, 367.

Präparaten als in Folge des Luftinhalts schwarze Streifen zwischen den Zellen hervor. Vgl. z. B. Fig. 3, p. 11 die mit *m* und *r* bezeichneten Regionen.

Die Interstitien der dichten Gewebe laufen in der Regel zwischen den abgerundeten Kanten der mit dem grössten Theil ihrer Wände fest verbundenen Zellen, als enge kantige Kanäle, deren Seitenzahl der Zahl der sie begrenzenden Zellen gleich ist. So z. B. die häufigen, dreiseitig prismatischen Luftinterstitien bei regelmässig polyedrischen, in alternirenden Reihen stehenden Zellen, die vierkantigen zwischen den in nicht alternirende radiale und concentrische Reihen geordneten Zellen der innern primären Rinde vieler Wurzeln. (Fig. 50, p. 131.) Seltener bilden sie enge, reihenweise übereinander stehende und durch verbundene Wandstücke von einander getrennte Spalten zwischen den Grenzflächen zweier an einander stossender Zellen, wie in dem dichten Blattgewebe von Myrtaceen, Scirpus-Arten, den Parenchymlamellen der Rinde von Pilularia, Marsilia; ein Verhalten, welches sich an das der vielarmig lacunösen Gewebe anschliesst.

Bei dem lacunösen Parenchym können zwei allerdings wiederum nicht scharf trennbare Hauptformen unterschieden werden: vielarmiges und lamellöses. Ersteres, Fig. 87, entsteht, indem das Flächenwachsthum sämmtlicher aus dem Meristemzustand tretender Zellen derart ungleich stattfindet, dass sie an bestimmten Punkten Aussackungen treiben, welche zu langen Armen werden können, an andern nicht. Die Enden der Aussackungen benachbarter Zellen bleiben in Verbindung miteinander, zwischen den übrigen Theilen der Oberfläche wird der Intercellularraum gebildet. Je nachdem die Aussackungen kurz oder zu langen Armen ausgestreckt, in eine oder in mehrere Radialebenen gestellt sind, ist die Gestalt der Zellen sowohl wie der Räume verschieden. Fast alle denkbaren Einzelformen finden sich in dem lacunösen Theil der meisten zweiflächigen Blätter aus allen Klassen, zugleich mit mannichfachen Uebergängen zu lamellösem Parenchym. Ausserdem kommt solches aus »sternförmigen« Zellen bestehende Parenchym vielen monocotylen, zumal Sumpf- und Wasserpflanzen zu. Beispiele die unten noch zu besprechenden Diaphragmen der Luftgänge; vielarmig-lacunöse Stränge, auf welche gleichfalls unten noch zurückzukommen ist, durchziehen der Länge nach, mit den die Gefässbündel enthaltenden dichtern Parenchymmassen alternirend, die Blattstiele der Marantaceen (Arten von Canna, Maranta, Phrynium, Thalia), die Blätter mancher Bromeliaceen, z. B. Brom. Caratas; allseits sternförmig verzweigte Zellen mit langen Armen und kleinem Mittel-

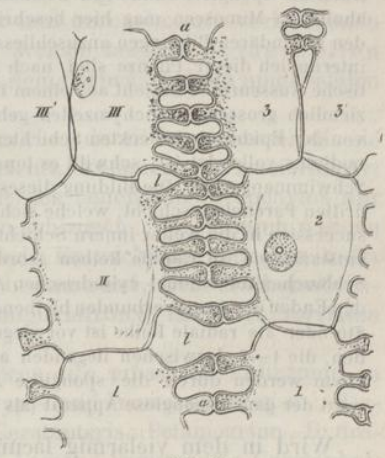


Fig. 87.

Fig. 87. Sagittaria sagittifolia, Wurzel, Querschnitt; *I—III* und 1—3 zwei radial verlaufende Reihen vielarmiger Zellen aus dem Rindenparenchym. *a* Arme, *l* Lücken (350). Aus Sachs, Lehrb.

stück bilden den innern Theil, das »Mark« der Halme bei vielen Juncus-Arten; ähnlich strahlige, aber mit dickem blasigen Mittelstück versehene Zellen setzen die mächtige lacunöse Innenrinde der Rhizome von Scirpus lacustris, Sparganium ramosum zusammen, u. s. f.

Bei dicotyledonen Wasserpflanzen ist vielarmiges lacunöses Parenchym, abgesehen von den Laubblättern, selten, doch bildet es nach Duval-Jouve die Diaphragmen der Luftgänge von Limnanthemum nymphoides, nach Planchon [1] und Trécul [2] die von Nelumbium, und die spongiöse Rindenmasse der Wurzeln von Jussiaea-Arten, der Stamminternodien von Mimoseen, welche diesen Pflanzen als Schwimmapparat dient.

Die schwammige luftführende Rinde der von den Knoten entspringenden Adventivwurzeln, welche den ins Wasser gehenden Trieben amphibischer Jussiaea-Arten (J. repens, J. grandiflora, J. natans; J. helminthorrhiza) als Schwimmapparat dienen,[3] besteht aus 3—6armigen Zellen. Dieselben sind in concentrische Schichten geordnet und jede treibt mindestens drei schmal-cylindrische Arme von einem nicht erweiterten Mittelstück aus. Von diesen ist der längste horizontal und radial nach der Peripherie gerichtet und sein Ende mit der zugekehrten Fläche einer Zelle der nächstäusseren Schicht verbunden. Zwei kürzere stehen im einfachsten Falle radial und tangential senkrecht und sind gleich lang, so dass die Radialansicht der Zelle die Form eines liegenden ⊢ erhält; das Ende eines jeden ist mit dem entsprechenden der nächstobern und nächstuntern Zelle derselben Schicht verbunden. Eine Verbindung der Zellen einer Schicht in tangentialer Richtung kommt endlich zu Stande, theils durch einzelne tangential gerichtete Arme, theils durch schräge Richtung der Hälften des T-Querbalken. Radial- und Querschnitte zeigen hiernach zwischen den schmalen Armen sehr grosse, viereckige, lufterfüllte Räume, die untereinander in Continuität stehen. Die Länge der Arme und Lufträume ist in jeder der concentrischen Schichten annähernd gleich und nimmt von innen nach aussen successive zu. Die radialen Arme der äussersten Schicht stossen direct an die frühzeitig zerreissende und collabirende Epidermis. Auch die spongiöse Rinde von Desmanthus natans W. und wahrscheinlich einigen anderen ähnlichen Mimoseen mag hier beschrieben sein, wenn sie gleich ihrer Entstehung nach den secundären Bildungen anzuschliessen ist. Die horizontal ins Wasser gehenden Stamminternodien dieser Pflanze sind, nach Rosanoff[4], zunächst cylindrisch, ihre parenchymatische Aussenrinde besteht aus einem innern Theil, welcher von 3—4 Schichten rundlicher, ziemlich grosser Parenchymzellen gebildet wird, und einem äussern aus 3 kleinzelligen, von der Epidermis bedeckten Schichten bestehenden. Wenn die Längsstreckung des Internodiums vollendet ist, schwillt es tonnenförmig an in Folge des Auftretens des spongiösen Schwimmapparats. Die Bildung dieses beginnt mit tangentialen Theilungen der von Aussen dritten Parenchymschicht, welche sich, sammt den auf sie folgenden Veränderungen, dann successive in die weiter innern Schichten fortsetzen. Die durch die tangentialen Theilungen entstandenen, in radiale Reihen geordneten Zellen wachsen zu unregelmässig vielarmigen Schläuchen mit schmal cylindrischen Armen und nicht verbreitertem Mittelstück aus, mit den Enden der Arme verbunden bleibend und weite, lufterfüllte Lacunen umschliessend. Jede 2te oder 3te radiale Reihe ist vorwiegend in tangentialer Richtung verzweigt und verbunden, die 1—2 dazwischen liegenden allseitig. Die Epidermis und das hypoderme Parenchym werden durch die spongiöse Anschwellung in schmale Fetzen zerrissen. Später wird der ganze spongiöse Apparat (als Borke) wieder abgeworfen.

Wird in dem vielarmig lacunösen Gewebe ein Arm einer Zelle von dem Mittelstück als besondere Zelle durch eine Querwand abgetrennt, wie es öfters,

---

1) Flore des serres, Tom. VI.

2) Ann. Sc. nat. 4. Sér. I, 168.

3) Ch. Martius, Sur les racines aérifères des espèces aquatiques des Jussiaea. Mém. Acad. de Montpellier, T. VI (1866). — Frank, Beitr. z. Pflanzenphysiologie p. 152, Fig. 24.

4) Bot. Ztg. 1871, p. 829, Taf. X.

z. B. bei Jussiaea vorkommt, und theilt sich diese Zelle dann weiter, so wird der Intercellularraum nicht mehr auf jeder Seite von Theilen vielarmiger Zellen begrenzt, sondern, je nach Zahl und Richtung der successiven Theilungen, von ganzen Zellen oder von Reihen oder ein- bis mehrfachen Schichten, Lamellen, solcher. Die ausgebildeteren Fälle dieser Anordnung kann man als lamellöses Lückenparenchym von dem vielarmigen unterscheiden, ohne dass jedoch die fast selbstverständlich oft vorkommenden Intermediärformen eine überall scharfe Sonderung gestatteten.

Bei der Bildung des lamellösen Parenchyms halten wohl in den meisten Fällen das ungleiche Flächenwachsthum und die Theilungen der aus dem Meristemzustande tretenden Zellen wenigstens anfänglich gleichen Schritt, so dass zugleich die Weite des Luftraums und die Zahl der seine Seiten begrenzenden Zellen zunimmt und erst in dem letzten Stadium die Dehnung der Zellen allein den Raum erweitert[1]). Ob der andere, bei der Bildung mancher Secretbehälter und in der secundären Rinde der Dicotyledonen beobachtete Fall, dass erst nach Vollendung der Theilungen in seiner Umgebung der intercellulare Luftraum entsteht, auch im primären Parenchym vorkommt, ist nicht sicher nachgewiesen.

Lamellöses Parenchym kommt in bestimmten Pflanzen an den gleichen Orten vor, wo vielarmiges bei anderen; z. B. lacunöse Schicht der bifacialen Blätter von Ilex aquifolium, Arbutus Unedo, Eugenia australis, Camellia; Blattstielbasis von Aspidium filix mas und Verwandten; Rinde des Rhizoms von Carex disticha; Stämme vieler Aroideen, wie Acorus Calamus, Calla, Monsterineen u. s. w.; Mark von Saurureen.

Als besondere, zwischen lamellösem und vielarmigem Parenchym intermediäre Erscheinung ist hier noch die aus locker und unregelmässig verbundenen Zellreihen bestehende Schicht zu nennen, welche bei den Selaginellen zwischen der festen Gefässbündelscheide und dem derben, dichten umgebenden Gewebe liegt (Vgl. Fig. 131, § 78).

Weite luftführende Kammern und Canäle, deren Durchmesser die sie begrenzenden Zellen um ein Vielfaches übertrifft, kommen auf zweierlei Art zu Stande. Die einen sind von den Lacunen des lamellösen Parenchyms nur durch ihre Weite ausgezeichnet, sie entstehen schizogen. Die anderen werden lysigen oder besser rhexigen gebildet; bei ihrer Entwicklung hört eine in der Richtung der späteren Lücke gelegene Gewebemasse auf, dem Flächenwachsthum der Umgebung zu folgen, und wird, indem letzteres andauert, zerrissen und mehr oder minder zerstört.

Der ersten schizogenen Kategorie gehören die grösseren Lufträume in Stamm, Wurzeln und Blättern zahlreicher Sumpf- und Wasserpflanzen an: Marsiliaceen, Salviniaceen, Blätter von Isoëtes, Ceratopteris; Potamogeton, Hydrocharideen, Alismaceen, Pontederia, Aroideen, Lemna; Papyrus (?); Ceratophyllum, Myriophyllum, Hippuris, Trapa, Hottonia, Elatine, Utricularia, Menyantheen, Nymphaeaceen, Nelumbium, Mark von Desmanthus natans etc. Vgl. Fig. 88, 112, 122 und 124, Cap. VIII.

In die lysigene Kategorie gehören die Luftgänge der Equiseten, die der

1) Vgl. z. B. Frank, l. c. Vöchting, Myriophyllum, N. Acta Acad. Leop. Vol. 36. —

Blätter, Stämme, auch Wurzeln der meisten Cyperaceen, Gramina, der Blätter von Sparganium, Typha, Iris pseudacorus und Verwandten, Pandanus, der Marantaceen, Musa (?); theilweise die der Stengel von Callitriche, die der Blätter der schmalblättrigen Eryngien, von Lobelia Dortmanna, Nelumbium (?) u. a. m.; endlich die axile Röhre der zahlreichen hohlen Stengel von Equiseten, Gräsern, Umbelliferen, Labiaten, Compositen, u. v. a., von hohlen Blättern und Blattstielen (Allium, Asphodelus, Umbelliferen u. v. a.), auch die axile Höhlung der Internodien von Nelumbium [1]).

Für viele Fälle ist die Entstehung der Kammern noch nicht näher untersucht, sie kann jedoch nach dem zu beschreibenden Bau ihrer fertigen Wände ziemlich sicher erkannt werden, wie in den oben mit (?) bezeichneten Beispielen. Näheres Eingehen auf diese Frage hat jedoch nur ein sehr geringes Interesse. Denn einerseits sind allerdings beide Entstehungsmodi in den Extremen wesentlich verschieden, beiden entsprechen auch meist gewisse Differenzen im Bau der Kammerwände, beide sind endlich in der Regel nach den verschiedenen Gruppen des Systems vertheilt. Andrerseits werden aber auch hier durch allerlei intermediäre Fälle alle scharfen Grenzen verwischt und können nach Entstehung und Bau verschiedene Formen bei nächstverwandten Pflanzen am gleichen Orte einander wechselsweise vertreten. Dem Bau und der Entstehung nach intermediär sind z. B. die peripherischen, mit den Gefässbündeln alternirenden Luftgänge in dem Stengel der Equiseten; sie beginnen schizogen, zuletzt werden einige der auseinanderweichenden Zellen zerrissen und ihre Membranen bleiben der Wand des Ganges anhängen. [2]) Aehnliches gilt für die grösseren, vor den 2 kürzern Seiten des vierkantigen Querschnitts liegenden Luftgänge im Stengel der Eucallitrichen, während die kleineren daneben und bei Pseudocallitriche alle nur schizogen sind [3]). In den Blattstielen der Marantaceen werden die Arme der sehr locker vielarmig-lacunösen Stränge zuletzt vielfach durch die Dehnung der Umgebung auseinandergerissen zur Bildung continuirlicher Luftgänge, ihre abgerissenen, oft spitzen und dickwandigen Enden ragen frei in den Raum hinein. In den Halmen von Scirpus lacustris [4]) differenzirt sich das Meristem zuerst in prismatische Stränge vielarmig lacunös werdenden Gewebes und diese trennende, meist einschichtige, auf dem Querschnitt ein Netz mit eckigen Maschen darstellende Platten dichten Parenchyms. Dem starken Flächenwachsthum der letztern folgen die vielarmigen Zellen unter beträchtlicher Streckung der Arme, um aber schliesslich grösstentheils zerrissen zu werden und nur vertrocknete Reste in dem prismatischen Raume zurückzulassen. Weitere Beispiele s. unten.

Für die wechselseitige Vertretung beider Hauptformen am gleichnamigen Orte verwandter Pflanzen kann wohl der obenerwähnte Halm von Scirpus lacustris und der von Papyrus genannt werden, welch letzterer sehr ähnlich vertheilte aber dem Anschein nach rein schizogene Luftgänge hat, über deren Entwicklung mir jedoch keine directen Beobachtungen vorliegen. — Carex arenaria

1) Trécul, l. c. p. 166.
2) Vgl. Frank, l. c.
3) Vgl. Hegelmaier, Monogr. v. Callitriche, p. 24, Taf. 1.
4) Frank, l. c. p. 147.

hat in der inneren Rinde des Rhizoms einen Kreis grosser, durch mehrschichtige radiale Parenchymlamellen getrennter Luftgänge, welche, wie bei Cyperaceen Regel ist, lysigen sind; C. disticha hat an demselben Orte 7—10 Kreise enger, durch einfache Zellschichten getrennter schizogener Gänge.

Hinsichtlich der Gestalt der grösseren Lufträume wurde schon angedeutet, dass sie entweder kurze polyedrische Kammern sind, z. B. in den Blättern von Pistia, den Blattstielanschwellungen von Trapa, den Lemnen, oder, und dies vorwiegend in längsgestreckten Theilen wie Stengeln, Blattstielen, schmalen Laubblättern, längsgestreckte prismatische Kanäle oder Gänge. Letztere durchziehen übrigens den gestreckten Theil auch nur selten ohne Unterbrechung — z. B. den Blattstiel von Nuphar luteum nach Frank —; meistens sind sie durch zahlreiche Querplatten, die nachher zu beschreibenden Diaphragmen, in Kammern getheilt, oder, in Stengeln, wenigstens in den Knoten durch Parenchymplatten unterbrochen.

Der Bau der Wände grösserer Lufträume zeigt manche bemerkenswerthe Erscheinungen. Stamm, Blätter, auch Wurzeln vieler Wasser- und Sumpfpflanzen werden von zahlreichen Gängen oder Kammern durchzogen, und diese, zumal die schizogenen, von einander an den meisten Orten nur durch einschichtige Parenchymlamellen getrennt; mehr- bis vielschichtig sind diese Zwischenwände nur, wo Gefäss- oder Faserbündel in ihnen verlaufen. Meyen[1]) hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Zellen der einschichtigen seitlichen Zwischenwände vielfach auf weite Strecken vollkommen lückenlos verbunden seien, ein Verhalten, welches in der That häufig zuzutreffen scheint, z. B. in den Stengeln der Potamogeton-, Myriophyllum-Arten, den Stengeln und Blättern von Papyrus, Scirpus lacustris, den Blattstielen von Nymphaeaceen, Pontederia crassipes. Mit voller Bestimmtheit möchte ich jedoch, nach den vorhandenen Untersuchungen, diese Aussage nicht machen, einestheils wegen der grossen Schwierigkeit, die Abwesenheit sehr kleiner Interstitien vollkommen zweifellos zu constatiren, anderntheils weil die Gänge in den Blattstielen von Ceratopteris, Villarsia parnassifolia durch sehr enge, in den Internodien von Marsilia-Arten sogar durch ziemlich grosse Interstitien seitlich miteinander communiciren. Eine mittelbare Communication der Gänge findet übrigens auch bei jenem lückenlosen seitlichen Abschluss statt, nämlich durch die Interstitien in der Blattlamina, den Stengelknoten und in bestimmten Fällen durch besondere unten zu beschreibende Diaphragmen.

Schizogene Räume werden begrenzt durch die glatten Membranen der Zellen, welche ihre Wand bilden. In manchen grössern Gängen, z. B. Nuphar[2]), oder auch Lücken, z. B. Rhizom von Aspidium Filix mas, wird diese von einer zarten Cuticula überzogen. In wieweit diese Erscheinung allgemeiner verbreitet ist, bedarf noch näherer Untersuchung.

Die Wand der lysigenen Räume ist in der Regel mehr oder minder bedeckt von den Resten der zerstörten Zellen, auf deren Kosten der Raum zu Stande kam, oder dieser ist selbst streckenweise von Zellresten locker ausgefüllt. Es kommen in dieser Beziehung mannichfaltige Specialformen vor, je nachdem die

1) Physiol. I, 295.

2) Frank, l. c. p. 155.

transitorischen Zellen mechanisch zerrissen, oder aufgelöst werden, oder vertrocknen, oder diese Erscheinungen combinirt sind.

In dem Marke der meisten hohl werdenden, d. h. von einem grossen axilen lysigenen Luftgang durchzogenen Stengelinternodien (Gräser, Umbelliferen, Compositen, Equiseten etc.) beginnt das Hohlwerden damit, dass die dem Wachsthum ihrer Umgebung nicht folgenden vergänglichen rundlichen oder polyedrischen Zellen zuerst von einander getrennt werden, zur Bildung successive wachsender schizogener Lücken. Die Zellen des somit zerklüfteten Gewebes verlieren dann allmählich das Protoplasma, vertrocknen und collabiren mit einander zu flockigen oder häutigen Massen, welche der Wand der Höhlung anhaften. Der ganze Process beginnt in einem Internodium, entweder gleichzeitig an vielen Stellen des Marks (z. B. Phragmites), oder in der Mittellinie, um von dieser aus centrifugal fortzuschreiten (z. B. Cicuta virosa, Blüthenstengel von Taraxacum[1]).

Wesentlich derselbe Vorgang in kleinem Maassstabe findet bei den kleinen, mit den Gefässbündeln alternirenden Luftgängen der Equisetum-Internodien statt; nach Frank auch bei den in der Blattscheide vieler Gräser, der Blattscheide und Lamina der Carex-Arten, Luzula albida und maxima mit den Bündeln alternirenden. In den letztgenannten Fällen scheint jedoch noch ein etwas anderes Verhalten hinzuzukommen, welches bei den Gängen in Blättern von Liliaceen und Amaryllideen, Pandanus und wahrscheinlich an vielen andern Orten zu beobachten ist: die Zellgruppe, an deren Stelle der Gang tritt, verliert zuerst das Protoplasma, ihre Membranen werden augenscheinlich dünner, zum Theil aufgelöst, endlich in Folge der Dehnung der Umgebung zerrissen. Dünne, sehr unscheinbare Fetzen des zerrissenen Gewebes bekleiden die Wand des erwachsenen Ganges.

Die beschriebenen Erscheinungen werden in den Halmen von Cyperaceen (Scirpus lacustris, Heleocharis-, Eriophorum-Arten), Juncus effusus u. Verw., in den Blättern von Iris pseudacorus, Sparganium, Typha[2]) u. a. dadurch modificirt, dass die den Raum der Luftgänge ursprünglich einnehmenden Gewebestränge zuerst vielarmig-lacunös werden, dem Wachsthum in ihrer Umgebung mit starker Streckung ihrer Zellenarme eine Zeit lang folgen, zuletzt aber vertrocknen und theilweise zerreissen. Eine theilweise Auflösung der Membranen wird auch hier durch deren schliessliche ausserordentliche Zartheit angedeutet. In Folge der beschriebenen Vorgänge findet man an den Wänden dieser Lufträume Gruppen verzerrter, mehr oder minder collabirter »sternförmiger« Zellen, oder selbst, wie in den Juncus-Halmen, den ganzen Raum locker von solchen ausgefüllt. Es ist einleuchtend, dass diese Fälle sich einerseits unmittelbar an jene für Marantaceen oben beschriebenen anschliessen, wo vielarmig lacunöse Stränge theilweise zerrissen werden, ohne dass ihre Zellen absterben; und andrerseits das vertrocknende lacunöse Mark von Juncus an die zahlreichen Fälle, wo das Mark frühzeitig zu einem lufterfüllten Cylinder eintrocknet ohne Bildung grösserer Lücken oder Gänge.

Bei einer Anzahl Cyperaceen endlich behalten die Zellen, auf deren Kosten der Luftraum gebildet wird, wenigstens zum Theil derbe Wände und diese werden einander durch den von der Umgebung ausgeübten Zug bis zum Verschwinden des Lumens genähert. Diese collabirten Wände sind dann in dem Luftraum ausgespannt in Form dünner Platten oder Fäden, welche, wie Schwendener sagt, ganz das Bild einer vor der Lampe ausgezogenen Glasröhre gewähren. Schwendener[3]) gibt solches für die vielarmigen Zellen im Halm von Scirpus maritimus an. Aehnliches kommt vor an den cylindrisch-prismatischen Zellen der Wurzelrinde von Carex-Arten, Cyperus alternifolius; auch, wenngleich wenig entwickelt, in den Luftgängen des Rhizoms von Carex arenaria. In der Wurzel-Innenrinde von Carex folliculata z. B. bleiben während der tangentialen Dehnung der Aussenrinde zahlreiche 1—3reihige Radialstreifen aus cylindrisch-prismatischen, Stärke führenden Parenchymzellen aufgebaut; mit ihnen alternirende, meist 2—4reihige Streifen werden zu Lücken erweitert, in welchen die Membranen der querverzogenen Zellen als fast solide dünne Platten in tangentialer Richtung ausgespannt sind.

Wie schon angedeutet wurde und in späteren Capiteln weiter darzustellen ist, nehmen

1) Frank, l. c. p. 145.
2) Frank, l. c. p. 148.
3) Mechan. Princip p. 92, Taf. X, 10.

an der Wandbildung der hier in Rede stehenden Luftgänge — abgesehen von den in bestimmten Fällen haarähnlich von der Wand entspringenden Einzelfasern — nur Parenchymschichten Theil. Die einzige bekannte Ausnahme hiervon findet sich im Blattstiele von Thalia dealbata [1]), indem hier jeder Luftgang seiner ganzen Länge nach durchzogen wird von zahlreichen dünnen Sklerenchymfaserbündelchen, welche grösstentheils ganz frei in dem Gange stehen und nur da wo sie, ganz gerade, durch die nachher zu beschreibenden zweierlei Diaphragmen laufen, mit anderen Elementen seitlich verbunden sind. Man erkennt auch an der erwachsenen Pflanze leicht, dass die Freilegung der Bündelchen eine Folge der Zerklüftung des den Gang ursprünglich erfüllenden lacunösen Parenchymstrangs ist, welcher in seinem Wachsthum der Streckung aller übrigen Theile nicht gleichmässig folgt.

§ 52. Bei der Bildung längsverlaufender Luftgänge, mag dieselbe einfach schizogen oder mit Zerstörung von Zellen geschehen, bleiben meistens an bestimmten Orten, der Dehnung folgende Querzonen im Zusammenhang, als Diaphragmen, welche die Continuität des Gangs unterbrechen.

Erstlich in den Knoten wohl aller hohlen Stengel, und zwar hier hohe vielschichtige Scheiben dichten Parenchyms, durch welche Gefässbündel, Milchröhren, Secretgänge verlaufen und austreten, wie in späteren Capiteln beschrieben werden wird. In den Internodien ist die grosse einfache axile Höhlung der hohlen Stengel jedenfalls in den allermeisten Fällen ununterbrochen, und das Gleiche gilt für die zahlreichen peripherischen Gänge in den Internodien vieler Wasserpflanzen, wie Ceratophyllum, Myriophyllum, Hippuris, Elatine Alsinastrum, Jussiaea spec., Limnanthemum nymphoides, Zostera, Posidonia Caulini, Nelumbium; auch, mit einer nachher zu erwähnenden Einschränkung, für Blatt- und Blüthenstiele der einheimischen Nymphaeaceen; endlich wohl für alle, in dieser Hinsicht jedoch noch genauer zu beachtenden, mit grossen Luftgängen versehenen Wurzeln. Dagegen sind die Luftgänge in den Internodien, den Blattstielen und Blättern der meisten Monocotylen, den Blattstielen von Limnanthemum nymphoides, den Internodien und Blattstielen resp. conischen Blättern der Marsiliaceen, den Blättern der Isoëten u. s. w., durch Diaphragmen gekammert.

Diese stehen in kurzen, meist 1 bis einige Millimeter, selten über 1 Ctm. betragenden Höhenabständen von einander, horizontal oder schräg, die aneinandergrenzenden Gänge entweder in ungleicher Höhe, also alternirend, oder aber in nahezu gleicher, so dass ein und dasselbe Diaphragma sich gleichsam über mehrere bis viele Gänge erstreckt.

Die Diaphragmen bestehen aus einer, seltner aus einigen Schichten parenchymatischer, oft chlorophyllreicher Zellen, zwischen welchen immer lufthaltige Interstitien von einer Kammer in die andere führen; und zwar theils aus dichtem Parenchym mit engen Interstitien, wie z. B. in den Blättern von Luzula maxima mit zweischichtigen Diaphragmen, Carex-Arten, Cladium Mariscus, Scirpus silvaticus, maritimus, Cyperus fuscus, Veratrum album, Iris Pseudacorus, Posidonia Caulini, Zostera, Caladium, Colocasia und Verwandten u. s. w.; andere aus vielarmigen, mit den Enden der Arme verbundenen, also eine weit-lacunöse Platte bildenden Zellen, wie in Blättern und Stengeln vieler Wasserpflanzen: Isoëtes, Potamogeton, Aponogeton, Typha-, Sparganium-, Pontederia-, Butomus-, Sagittaria-, Alisma-Arten, Nelumbium, Blattstielen von Limnan-

1) Duval-Jouve, Diaphragmes vasculifères des Monocotylédones. Mém. Acad. Montpellier, 1873; p. 168.

themum, Strelitzia, Halmen von Papyrus, Heleocharis palustris, Eriophorum, Blättern von Pandanus u. a. m. In dem weiten Mitteltheil der Halme von Juncus effusus, glaucus und Verwandten bleiben Querzonen von einigen Lagen vielarmig sternförmiger Zellen relativ derbwandig und persistiren als Diaphragmen, während das zwischen ihnen liegende, zarte, ebenfalls vielarmig lacunöse Gewebe collabirt. —

Intermediäre Formen, welche die scharfe Trennung der lacunösen Diaphragmen von den dichten unmöglich machen, sind nicht selten; so die aus kurzarmigen, enge Lücken freilassenden Zellen gebildeten bei Scirpus lacustris, in den Blattscheiden und Blättern von Glyceria aquatica, Oryza sativa (Duval-Jouve), an welche sich manche der schon genannten anschliessen; die englacunösen Diaphragmen der Marsiliaceen, welche in ihrem Bau den Seitenwänden der Luftgänge ziemlich gleich sind, etc.

Zweierlei Diaphragmen wurden schon oben für die Luftgänge des Blattstiels von Thalia dealbata erwähnt. Die einen sind meist einschichtige, vielarmig-lacunöse Platten, augenscheinlich hervorgegangen aus querer Zerklüftung eines den Gang ursprünglich ausfüllenden, vielarmig lacunösen Stranges. Die anderen bestehen aus einer Schicht relativ kleinzelligen, dichten Parenchyms, welcher auf jeder Fläche eine vielarmig lacunöse aufliegt. Aehnliche Verhältnisse, deren ähnlicher Ursprung von vornherein nicht zweifelhaft sein kann, kommen in den Blattstielen der Musa-Arten vor.

In den angeführten Monocotyledonen-Blättern und -Blattstielen und den ihnen im Bau ähnlichen Halm-Internodien (Scirpus, Juncus, Papyrus etc.), ferner den Blattstielen von Nelumbium, sind die longitudinalen Gefässbündel durch mehr oder minder zahlreiche dünne Querästchen verbunden (§ 66, 91). Diese verlaufen, zumal wo die Seitenwände der Luftgänge einschichtig sind, durch die Diaphragmen, sei es quer durch ihre Fläche, sei es durch ihren mit der Seitenwand zusammenstossenden Rand. Sind die Diaphragmen einschichtig, so stellt das Gefässbündelchen gleichsam eine mehrschichtige Anschwellung derselben dar, welche entweder nach beiden Flächen (z. B. Sagittaria) oder auch der untern allein (z. B. Scirpus lacustris) vorspringt. Entweder enthalten alle Diaphragmen ein transversales Bündel (z. B. Papyrus) oder nur einzelne, andere nicht (z. B. Pontederia, Butomus); von den zweierlei bei Thalia, Musa nur die dichten. Wo nicht alle Längskanten zwischen den Luftgängen longitudinale Bündel enthalten, wie bei Papyrus, Sagittaria, im Blatt von Acorus Calamus müssen sich die Querbündel führenden Diaphragmen quer durch mehrere Gänge erstrecken, die Anordnung derselben ist also einigermassen von der der Gefässbündel abhängig.

Die Gestalt der Zellen vielarmig lacunöser Diaphragmen, welche von Einigen mit Vorliebe behandelt wurde [1], ist besonders mannichfaltig und oft zierlich bei den einschichtigen, bei welchen die sämmtlichen Arme der Zellen in einer Ebene liegen. Für die Details sei auf die citirten Schriften verwiesen und hier nur ein Paar Hauptformen aus Stengeln und Blattstielen erwähnt.

---

1) Meyen, Phytotomie, p. 85, 193. — Harlemer Preisschr. 138 ff. — N. Syst. d. Pflanzenphysiologie I, 294 ff. — Duval-Jouve, l. c.

1) Ziemlich regelmässig sternförmige Zellen mit langen Armen, weite Lacunen zwischen diesen lassend, letztere gewöhnlich den ursprünglichen Berührungskanten von drei oder mehr Zellen entsprechend, z. B. Isoetes, Villarsia, Nelumbium, Potamogeton natans, Thalia, Pandanus, Pontederia, Eriophorum, Heleocharis palustris u. a. Bei den beiden Letzteren sind die Lacunen durch die Arme dreier Zellen begrenzt, im Umriss gerundet dreieckig und in der Mitte eingeengt durch die wulstig vorspringenden Ränder der Berührungsflächen des eine jede Seite bildenden Armpaares; sie haben daher die Form eines gothischen Dreiblatts, das ganze Diaphragma hierdurch und durch die zierliche Tüpfelung seiner dicken Zellmembranen ein eigenthümliches Aussehen.

2) Kurzarmige Zellen, a) mit gerundeten, den ursprünglichen Kanten entsprechenden Lacunen (z. B. Blatt von Sagittaria sagittifolia, Butomus),

b) mit einer Reihe kleiner runder, oder spaltenförmiger Lacunen längs der ursprünglichen Grenzfläche zweier Zellen: Scirpus lacustris.

c) mit Lacunen an beiden Orten, die den Kanten entsprechenden grösser als die längs der Seiten (z. B. Sagittaria indica, lancifolia), oder beide annähernd gleich gross (z. B. Marsilia).

In den Diaphragmen von Scirpus lacustris kommt, zumal am Rande, auch das unter c) genannte Verhältniss vor, mit manchmal selbst relativ sehr grossen Kantenlücken. (Vgl. Meyen, Physiol. I, Taf. II, Fig. 3 u. 4). Der grössere Theil der Fläche dieser Diaphragmen hat dagegen gewöhnlich folgenden Bau. Die Fläche erscheint in polygonale Felder getheilt und jedes dieser durch einige parallele Wände (sie seien die innern genannt) in durchschnittlich 4 Zellen, von denen die mittleren schmal viereckig, die äusseren unregelmässig und schmal 3—5eckig sind. Die inneren Wände eines Feldes sind denen der benachbarten Felder gewöhnlich nicht parallel. Die Wände, welche die Felder begrenzen und augenscheinlich denen der später durch die innern getheilten Mutterzellen entsprechen, sind unregelmässig undulirt und mit den angrenzenden lückenlos verbunden. Längs der parallelen innern Wände dagegen haben alle Zellen je eine Reihe von durchschnittlich 5—7 kurzen Armen, und zwischen diesen liegen rundlich viereckige Lacunen.

Die mehrschichtigen lacunösen Diaphragmen verhalten sich selbstverständlich den oben besprochenen vielarmigen lacunösen Parenchymmassen im Wesentlichen gleich. Eine besondere Erwähnung verdienen nur die den Halm von Papyrus schräg und gekrümmt durch viele Luftgänge quer durchziehenden; einestheils wegen der höchst unregelmässigen Gestalt und Anordnung der Arme ihrer Zellen; anderntheils weil sich ihr lacunöses Gewebe auch quer durch die Seitenwände der Luftgänge von einem zum andern und von den äussersten bis in das peripherische Chlorophyllparenchym fortsetzt. Da sich alle Diaphragmen, oder doch die meisten quer durch mehrere oder viele Luftgänge erstrecken, so communiciren durch diese Vorrichtung alle Gänge indirect mit einander, mit den lufthaltigen Interstitien des Chlorophyllparenchyms und durch diese mit den Spaltöffnungen, obgleich in den Seitenwänden der Gänge selbst keine Interstitien zu finden sind.

Bei solchen Pflanzen, welche reichlich Kalkoxalat abscheiden, wird dieses nicht nur öfters in Form kleiner Krystalle reichlich in den Zellen, welche die Luftgänge begrenzen, abgelagert, wie z. B. in den Diaphragmen von Musa, Sagittaria, sondern der Bau der Wände, sowohl seitlicher als der Diaphragmen, erfährt auch bei manchen dadurch eine Complication, dass krystallführende Schläuche in die wandbekleidende Schicht eingeschaltet sind, oder ihr aufsitzen wie Papillen oder kleine Härchen. Soweit die Erfahrungen reichen, kommt dieses nur bei schizogenen Räumen vor, nicht bei den lysigenen; ob Nelumbium mit zahlreichen in die Luftgänge ragenden Drusen vielleicht eine Ausnahme macht, muss durch die Entwicklungsbeobachtung noch entschieden werden. Von den § 32 beschriebenen Formen der Krystallschläuche kommen hier vorwiegend längliche oder spindelförmige Rhaphidenschläuche und kugelige, je eine sternförmige Druse umschliessende in Betracht.

Soweit dieselben in die Wandschicht eingeschaltet sind, bedürfen sie hier

keiner weiteren Besprechung. Die ins Innere vorspringenden Drusenschläuche sitzen immer der Wand als kleine runde Blasen mit breiter Basis an, einzeln oder (Trapa) gruppenweise. Ihre immer zarte Membran wird in manchen Fällen im Alter äusserst zart, undeutlich — ob sie ganz schwindet, mag dahingestellt bleiben — so dass die Drusen frei ins Innere des Raumes ragen oder zu ragen scheinen.

Die prominirenden, länglichen oder spindelförmigen Rhaphidenzellen sitzen theils an den Seitenwänden, alsdann diesen entweder mit ihrem einen Ende eingeschaltet oder mit ihrer Mitte in einer schmalen Fläche einer Wandzelle angesetzt und mit beiden Enden auf- und abwärts frei in den Raum ragend. Für die einschichtigen Diaphragmen und die ebenfalls einschichtigen Kammerwände im Blatt von Pistia gilt theils dasselbe, theils sind die Rhaphidenzellen hier mit ihrer Mitte in die Zellplatte eingeschaltet und ragen mit den Enden über diese hinaus, mit dem einen nach oben, mit dem andern nach unten.

Beispiele aller dieser Verhältnisse liefern für Drusenschläuche Myriophyllum, Trapa, Nelumbium; für Rhaphidenschläuche Pontederia[1], Scitamineen, Philydrum[2], Colocasia odora, für beiderlei Formen zusammen viele Aroideen, wie Colocasia antiquorum, Caladium nymphaeifolium[3], Pistia.

In den Diaphragmen der Pontederia-Blattstiele (P. cordata und crassipes) kommen zu den Rhaphidenschläuchen andere, welche spindelförmig, mit ihrer Längsachse rechtwinklig zum Diaphragma gestellt, mit ihrer Mitte diesem eingeschaltet sind, so dass die Enden nach oben und unten in den Raum ragen, und welche einen einzigen spiessförmigen, beiderseits scharf gespitzten Krystall enthalten. Dieser wird mitsammt dem ihn enthaltenden Schlauche, zumal bei P. cordata, mehr als dreimal länger wie der Dickendurchmesser des Diaphragma. Zuletzt wird die Membran des Schlauches über den Spitzen des Krystalls undeutlich, so dass diese frei in den Luftraum zu sehen scheinen.[4]

§ 53. Die Wände mancher grosser Lacunen und Luftgänge sind durch vorragende Zellen oder Zellabschnitte ausgezeichnet, welche ihrer Form nach als Haare bezeichnet werden können. Dieselben sondern sich in zwei Kategorien, nämlich Drüsenhaare und nicht drüsige, meistens derben Sklerenchymfasern ähnliche. Der ersten Kategorie gehören allein die Drüsenhaare an, welche wohl zuerst von Mettenius[5] kurz erwähnt, später von Schacht[6] beschrieben worden sind für die Luftlücken des Rhizoms und der Blattstielbasis von Aspidium Filix mas. In die grösseren Lücken ragen hier ein bis wenige kurze, einzellige Kopfhaare, welche einzeln den angrenzenden stärkereichen Parenchymzellen ansitzen, als deren Tochterzellen resp. Ausstülpungen sie ursprünglich entstehen. Der dünne, kleine cylindrische Stiel verbreitert sich in einen grossen etwa birnförmigen Kopf und dieser sondert auf seiner Oberfläche, bis an die Stielgrenze, eine feste, grünlich glänzende dicke Harzschicht ab. Der Modus dieser Absonderung und der Bau der ganzen Haare sind dieselben, welche oben (p. 94) für die Drüsenhaare beschrieben wurden; auch kommen Drüsen-

1) Meyen, Phytotomie, Taf. V.
2) S. F. Hoffmann, Linnaea, XII, p. 683. 3) Meyen, l. c. Tab. XII.
4) Vgl. Meyen, Phytotomie, Taf. V. — Duval-Jouve, l. c. p. 166.
5) Fil. horti Lips. p. 92.
6) Pringsheim's Jahrb. III, 352.

haare, welche den intercellularen ganz gleich sind, hie und da auf der Oberfläche der Blattstielbasen des Wurmfarns, als Zähnchen der Basis der Paleae vor. In der Blattstielbasis von Asp. spinulosum — und vermuthlich noch anderer verwandter Arten — kommen ebensolche intercellulare, innere Drüsenhaare vor, wenn auch minder zahlreich als bei Filix mas. —

Die zweite Kategorie der intercellularen Haare findet sich in den Luftgängen vorzugsweise solcher Pflanzen, welche keine Diaphragmen haben: Pilularia, Nymphaeaceen, Aroideen, Rhizophora, aber auch Limnanthemum, und dient, ihrer Structur und Anordnung nach, gleich den Diaphragmen zur Festigung. Russow [1]) fand in den Luftgängen der Wurzel von Pilularia globulifera uhrfederartig aufgerollte Haare mit dünner, aussen fein warziger Membran in folgender Anordnung. Die Innenrinde enthält 12 durch radiale einschichtige Seitenwände getrennte Luftgänge, 6 breitere mit ebensoviel schmälern alternirend. Einzelne der Aussenrinde angrenzende Zellen der Seitenwände sind zu jenen Haaren verlängert, welche als stumpfe Schläuche mit $1^1/_2$ engen Windungen in die kleinen Gänge hineinragen, die Breite des Gangs ausfüllend, alle nach derselben Richtung sehend. Die verticale Entfernung zwischen 2 Haaren ist nie kleiner als der grösste Querdurchmesser der schmälern Gänge.

In den Luftgängen der Blatt-, Blätter- und Blüthenstiele der Nymphaeaceen, bei Nymphaea-Arten (nicht aber Nuphar), nach S. Hoffmann auch in Wurzeln und Rhizom, sind seit Guettard [2]) verzweigte »Sternhaare« bekannt mit spitzigen Armen und derber Wand, welche zahlreiche nach aussen vorspringende, Kalkoxalat enthaltende [3]), stumpf warzenförmige Verdickungen zeigt. In den Blatt- und Blüthenstielen entspringen die Haare von den einfachen senkrechten Zellreihen, welche die Kanten der im Querschnitt polygonalen Luftgänge bilden, in ungleichen Höhenabständen über einander, in einer Kante oft nur durch wenige Zellen getrennt, in benachbarten auf ungleicher Höhe, so dass auf jedem grössern Quer- und Längsschnitt mehrere zugleich sichtbar sind (Fig. 88). Eine von oben nach unten abgeplattete Zelle der

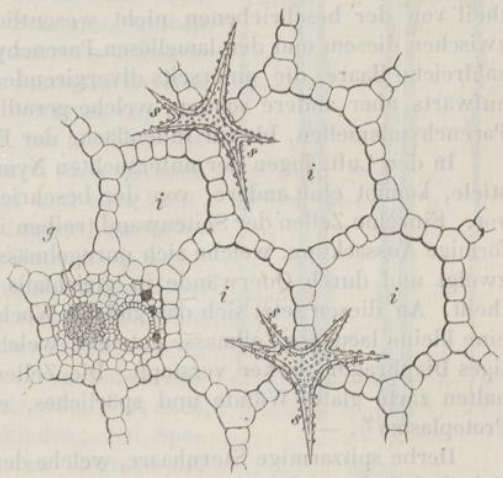


Fig. 88.

Fig. 88. Nuphar advena, Querschnitt durch den Blattstiel. *g* Gefässbündel, *i* Luftgänge, *s* sternförmige Haare. Aus Sachs, Lehrb.

1) Vergl. Unters. p. 22.

2) Vgl. Meyen, Physiologie I, 311. Phytotomie p. 200, Taf. IV. — Trécul, Ann. sc. nat. 4. Sér. Tom. IV.

3) Nach einer Notiz H. v. Mohl's, welche mir mitgetheilt wurde.

Kantenreihe treibt nach jedem der gewöhnlich 3, seltener 4 angrenzenden Luftgänge einen Arm, welcher sich sofort bei seinem Eintritt in den Gang in die divergirenden spitzen Zweige des immer einzellig bleibenden Haares spaltet. In dem einfachen regelmässigen Fall, wie er z. B. im Blattstiel von Nuphar pumilum häufig ist, gabelt sich jeder Arm einmal und zwar in 2 ohngefähr gleiche Aeste, deren einer aufwärts, der andere abwärts sieht. Bei N. luteum folgt häufig auf diese verticale Gabelung sofort eine zweite in zu ihr rechtwinkliger Richtung, so dass im regelmässigsten Falle jeder Arm in 4 spitze Aeste ausläuft, 2 schräg aufwärts und 2 schräg abwärts divergirende. Durch Ausbleiben der einen oder ungleiche Entwicklung der Aeste dieser zweiten Gabelung kommen aber sowohl bei dieser, als bei anderen Species oft unregelmässigere Gesammtformen zu Stande; auch mag reichere Verästelung vorkommen können. In den grösseren Luftgängen sind die Aeste kürzer, als der Querdurchmesser dieser, sie divergiren ohngefähr rechtwinklig und die meisten stehen mit der Wand der Gänge nicht in Berührung. In den engen Gängen, wie denen der Peripherie der Blattstiele genannter Arten, und nach Meyen in allen bei Nymphaea odorata und caerulea, sind die Haare nicht oder nicht viel kleiner als in den weiten, sie stossen daher vielfach an die Seitenwände. Der Divergenzwinkel ihrer vertical stehenden Zweige wird oft viel grösser als bei den obigen, nicht selten bis 180°, so dass das Haar im Profil die Form eines H zeigt.

In den Lacunen der Blattlamina ist die Form der Haare im Unterflächentheil von der beschriebenen nicht wesentlich verschieden. An der Grenze zwischen diesem und der lamellösen Parenchymschicht der obern Fläche stehen zahlreiche Haare, die einerseits divergirende Arme abwärts, in die Lacunen, aufwärts aber andere senden, welche geradlinig und senkrecht, zwischen den Parenchymlamellen, bis zur Innenfläche der Epidermis gehen.[1])

In den Luftgängen der untersuchten Nymphaeaceen, wenigstens der Blattstiele, kommt eine andere, von der beschriebenen verschiedene Haarbildung vor. Einzelne Zellen der Seitenwand treiben in den Gang hinein eine schlauchförmige Aussackung, welche sich unregelmässig vielarmig, aber sehr reich verzweigt und durch Querwände in gleichfalls unregelmässig vielarmige Zellen theilt. An diesen setzt sich das gleiche Wachsthum eine Zeit lang fort, so dass eine kleine lacunöse Zellmasse entsteht, welche den Gang wie ein mehrschichtiges Diaphragma locker verstopft. Die Zellen dieser Pseudo-Diaphragmen behalten zarte glatte Wände und spärliches, einige Stärkekörnchen führendes Protoplasma[2]). —

Derbe spitzarmige Sternhaare, welche denen der Nymphaeaceen sehr ähnlich sind, finden sich in den Luftgängen von Limnanthemum nymphoides und den übrigen untersuchten Arten derselben Gattung, sowohl in Stengeln und Rhizomen als Blattstielen.[3]) Von denen der Nymphaeaceen sind sie immer durch ganz glatte Membranen ausgezeichnet, manche ragen nur in einen Luftgang. Weder bei den ächten Villarsien, noch den übrigen Menyantheen, noch anderen habituell ähnlichen Wasserpflanzen sind die Sternhaare bis jetzt gefunden.

1) Meyen, Haarlemer Preisschr. Taf. V. Physiol. l. c. 312. — Trécul, l. c. Pl. 12, Fig. 25.
2) Trécul, l. c. Fig. 12. — Frank, l. c. p. 153.
3) Grisebach u. Hoffmann, Linnaea Bd. XII, 681. — S. F. Hoffmann, ibid. XIII, 291 (1839).

Bei bestimmten Aroideen, nämlich der Gruppe der Monsterineen (Monstera, Tornelia, Heteropsis, etc.), Pothos Rumphii und Spathiphyllum[1]) sind in den Lücken und Gängen des lamellösen Parenchyms zahlreiche hierher gehörige Haare enthalten. Dieselben kommen meist in allen Theilen der Pflanze vor, oder sie fehlen in bestimmten einzelnen derselben, z. B. dem Rhizom und den Wurzeln von Spathiphyllum. Sie entstehen durch frühzeitiges Auswachsen einer relativ eng bleibenden Zelle der (meist einschichtigen) Lückenwände in lange schmale spitzige Arme. In den longitudinal gestreckten Lücken der Internodien, Blattstiele, Wurzeln herrschen die einfacheren Formen vor: jede Haarzelle wächst entweder nach einem oder nach zwei, selten drei der angrenzenden Gänge zu aus in je 2 gleich oder ungleich lange, sehr allmählich verjüngte spitze Arme, welche von ihrer Ursprungsstelle an genau um 180° divergiren; das Haar erhält daher die Form eines spindelförmigen, mit kurzem stumpfem querem Anhang in der Seitenwand einer Lücke befestigten Körpers oder eines H mit kurzem in der Seitenwand zwischen zwei Lücken sitzendem Querstück Fig. 89. Von den vielerlei an diesem Typus vorkommenden Unregelmässigkeiten sei hier nur diese erwähnt, dass ein Arm einzelne Seitenäste treiben kann, welche hakenförmig in benachbarte Lacunen eintreten. In den kurzen, allseits communicirenden Lacunen der Blattlamina ist die Verzweigung der Haare reicher und unregelmässig, sie treiben hier strahlig nach verschiedenen Seiten divergirende Arme, die sich wiederum verästeln und viele Lacunen durchziehen können. Jede Lacune, zumal in den Stengeln und Blattstielen, wird auf diese Weise von zahlreichen Haaren durchzogen, man findet diese auf jedem Querschnitt entweder einzeln, oder zu mehreren — bis 10 und 20 — in einer Lücke, in letzterem Falle immer, ohne sich zu berühren, neben einander. Die Grösse und Derbheit der Haare ist nach Einzelfällen einigermassen verschieden; bei Spathiphyllum lancaefolium fand sie van Tieghem um so länger, schmäler und dünnwandiger, je zahlreicher sie nebeneinander vorkommen. Ihre Länge ist immer sehr beträchtlich, sie steigt bei letztgenannter Pflanze auf 5—7^{mm} bei 0,01^{mm} durchschnittlicher grösster Breite.

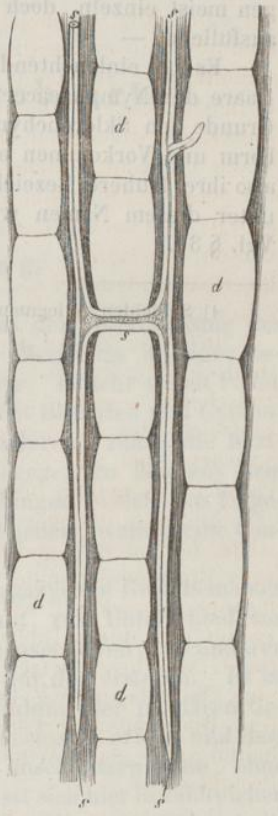


Fig. 89.

Die Membran dieser Haare ist immer farblos, ganz glatt, mehr oder minder

Fig. 89. Monstera deliciosa. Längsschnitt durch den Blattstiel. *d*, *d* Parenchym. *s—s* ein Haar von der Form eines H, die Hauptarme senkrecht durch die Lufträume verlaufend; rechts oben mit einem kleinen krummen Aste. Aus Sachs, Lehrb.

1) van Tieghem, Structure des Aroidées l. c. p. 137 ff.

verdickt, geschichtet, die inneren Schichten bei starker Verdickung seicht getüpfelt; ihr Lumen meist ununterbrochen, selten durch einige dünne Querwände gekammert; der Inhalt meist wasserklar, mit einzelnen Körnchen und zuweilen kleinen Kalkoxalat-Krystallen. Sie haben mit Sklerenchymfasern vollkommene Aehnlichkeit und sind daher als »Bastzellen« zuerst beschrieben worden. [1]

Merkwürdig genug ist das Vorkommen denen der Aroideen ganz ähnlicher intercellularer Haare in Mark und Rinde der Rhizophora-Arten. Sie sind hier meist von H-Form, im Ganzen derber als bei den Aroideen, und ihre Arme liegen meist einzeln, doch auch zu 2—4 im Intercellulargang, denselben locker ausfüllend. —

Es ist einleuchtend, dass die beschriebenen vielarmigen derbwandigen Haare der Nymphaeaceen, Limnanthema, Aroideen und Rhizophoren sich im Grunde den Sklerenchymfasern in jeder Beziehung anschliessen und nur durch Form und Vorkommen ausgezeichnete Specialfälle derselben darstellen, dass also ihre frühere Bezeichnung als »Bastfasern« nicht unberechtigt war, wenn unter diesem Namen wesentlich die Sklerenchymfasern verstanden wurden. Vgl. § 30.

1) Schleiden, Wiegman's Archiv 1839, Bd. I, 211. — Beiträge p. 42.

Zweiter Theil.

Die Anordnung der Gewebearten.

Erste Abtheilung.

Primäre Anordnung.

§ 54. Die verschiedenen Gewebearten gehen aus der Differenzirung des primären, in den Vegetationspunkten vorhandenen Meristems in einer bestimmten gegenseitigen Stellung und Anordnung hervor. In sehr vielen Fällen bleibt es hierbei; so in den Blättern, den meisten nicht Dicotylen und Gymnospermen angehörigen Stämmen und Wurzeln. In anderen, zumal die letztgenannten Gewächse betreffenden Fällen treten dagegen zu den aus dem Urmeristem hervorgegangenen Geweben theils Neubildungen, welche aus Folgemeristemen (p. 5) entstehen, theils Veränderungen in jenen, welche eine Consequenz der Neubildungen sind.

Die aus dem primären Meristem direct hervorgegangenen Gewebemassen und ihre Anordnung werden die primären genannt, zum Unterschied von den später, secundär hinzutretenden und den consecutiven, secundären Veränderungen. Die Betrachtung gilt hier zunächst nur den ersteren. Es ist nun allerdings a priori zu erwarten, dass die Ausbildung der primären Gewebemassen nicht plötzlich, sondern in bestimmter Succession erfolgt und dass die secundäre Veränderung sich an sie unmittelbar anschliessen kann, ohne scharfe Abgrenzung beider Processe. Immerhin aber lässt sich hier in zahlreichen typischen Fällen eine bestimmte Grenze finden und von diesen ausgehend allgemein durchführen.

Der Gang der Darstellung in dem gegenwärtigen Abschnitt ist im allgemeinen durch die im ersten Theile getroffenen Unterscheidungen vorgezeichnet. Von den dort unterschiedenen Gewebearten ist die Epidermis selbstverständlich hier nicht weiter zu betrachten. Ihre Anordnung ergibt sich aus dem Capitel I, I; auch die streng genommen hier zu reproducirende Anordnung einzelner Theile derselben musste dort schon dargestellt, und mag nöthigenfalls daselbst nachgelesen werden. Einzelheiten, welche auf die von ihr bedeckten Gewebe Bezug haben, werden bei der Betrachtung dieser anzuführen sein.

Bezüglich der anderen, in diesem Abschnitte zu behandelnden Gewebearten seien zuerst die für alle Gewebe gültigen p. 6 genannten Gruppirungsformen in Erinnerung gebracht. Hinzugefügt möge hier werden, dass eine direct an die Epidermis grenzende Gewebegruppe in Beziehung auf diese ihre Stellung als hypoderm, distincte hypoderme Schichten mit dem Substantiv Hypoderma bezeichnet werden. [1]

Die Darstellung der primären Gewebeanordnung beginnt am besten mit den Tracheen und Siebröhren, weil dieselben fast bei allen hier zu betrachtenden Pflanzen strangweise verbunden sind zu den Gefässbündeln, und diese ein scharf hervortretendes, allseits vergleichbares Gerüst bilden, an und um welches sich die ungleichnamigen Gewebe ordnen.

Capitel VIII.

Tracheen und Siebröhren.

1. Ausserhalb der Gefässbündel stehende Tracheen und Siebröhren.

§ 55. Die beiderlei genannten Organe sind, wie schon angedeutet, vorwiegend zu den Gefässbündeln vereinigt. Sie kommen aber, in manchen besondern Fällen, ausser und neben diesen auch an anderen Orten und in anderer Vertheilung vor.

Ausserhalb der Gefässbündel, in ungleichnamigem Gewebe zerstreute Tracheiden finden sich in den Stengeln und Schuppenblättern der Salicornia-Arten, den Nepenthes-Arten, der Blattbasis der Isoëten.

In dem mehrschichtigen chlorophyllreichen Parenchym der Stengelrinde der untersuchten Salicornia-Arten fand Duval-Jouve [2], je nach den Arten, cylindrische oder spindelförmige Röhren, welche durchaus den Bau lufthaltiger Tracheiden haben. Sie sind nahezu so lang, als die chlorophyllhaltige Rindenschicht dick ist, und mit ihrer Längsachse senkrecht zur Epidermis gestellt, erreichen diese jedoch nicht, sondern endigen eine Zellschicht weiter innen, nahe bei einer der sehr zahlreichen Spaltöffnungs-Lufthöhlen. Ihr anderes Ende ist dem chlorophyllfreien innern Parenchym der Rinde angesetzt, ohne ein Gefässbündel zu erreichen. Bei S. sarmentosa, patula (= S. herbacea der meisten Autoren), fruticosa sind die Tracheiden ziemlich regelmässig spindelförmig-cylindrisch, ihre völlig farblose Wand an der Seite dicht- und fein spiralfaserig verdickt, an den stumpfen Enden glatt. Bei S. Emerici fand Duval die Tracheiden spärlich und kümmerlich ausgebildet. Bei S. macrostachya sind sie unregelmässig spindelförmig, mit seitlichen, kurzen, spitzen Aussackungen und oft hakigen Enden und mit überall stark verdickter, glatter oder kaum getüpfelter Membran, an die stabförmigen Sklerenchymzellen in Proteaceen-Blättern (vgl. p. 137 und Cap. X) einigermassen erinnernd.

---

1) Pfitzer, Pringsheim's Jahrb. Bd. VIII.

2) Des Salicornia de l'Hérault. Bulletin de la Société bot. de France, Tom. XV, p. 140, pl. 1.

Die ebenfalls lufterfüllten Tracheiden der Nepenthes-Arten[1]) sind ohngefähr cylindrisch, an den Enden meist wenig verschmälert, von verschiedener, jedoch wohl kaum 10—20 Parenchymzellen übertreffender Länge. Ihre farblose Wand ist dicht- und zart-spiralfaserig verdickt. Sie finden sich im Stamme, in allen Theilen zerstreut, in grosser Menge innerhalb des Parenchyms, desgleichen in Blattstiel und Lamina, in den Kannen 2—3 Zellschichten unter der Aussenfläche. Mit den Gefässbündeln stehen sie nirgends in Continuität. Im Stamme sind sie sämmtlich der Längsachse dieses parallel gestellt, im Blatte, wenigstens in der Wand des kannenförmigen Abschnitts, unregelmässig nach verschiedenen Seiten gerichtet.

In der Blattbasis der Isoëten[2]) finden sich Reihen kurzer Spiralfaser-Tracheiden, von der Form derjenigen des Holzkörpers im Stamme derselben Pflanzen, an dem von Braun Glossopodium genannten dichten Parenchymkörper der Insertionsstelle der häutigen Lingula. Sie gehen von dem obern und untern Rande dieses Körpers ziemlich horizontal nach der Innenfläche der Blattbasis; die der obern Seite gegen die hintere Wand, die der untern gegen den häutigen lippenförmigen untern Rand der Grube, in welcher die Lingula sitzt. Mit dem Gefässbündel des Blattes stehen sie nicht in Zusammenhang.

§ 56. Eine zusammenhängende Schicht von luftführenden Tracheiden bedeckt, als Hülle, Velamen, die Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen, welchen sich in dieser Beziehung die einiger anderer Pflanzen, zumal Aroideen anschliessen.

Die Tracheidenhülle der Orchideenwurzeln geht hervor aus der Dermatogenschicht, welche sich nach Treub[3]) bei Vanilla und Stanhopea dicht hinter dem Vegetationspunkt aus einer gemeinsamen Initialgruppe für Haube und Wurzelkörper differenzirt; ein Verhalten, welches ich bei Vanda furva fand, während bei Oncidium spec. (Fig. 90, 91), die Dermatogenschicht distinct zwischen Periblem und Calyptrogen um den Vegetationspunkt herumgeht. Die an das Dermatogen innen angrenzende einfache Zellenlage des Periblem wird

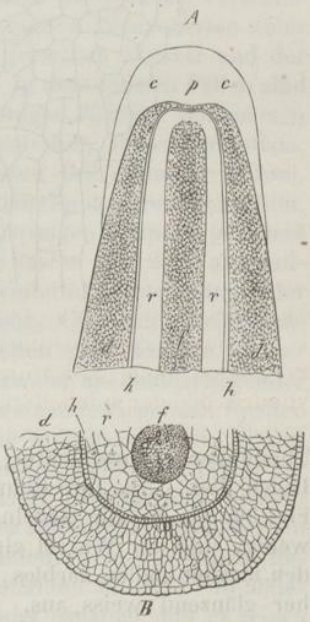


Fig. 90.

Fig. 90. Oncidium spec. Luftwurzel, schwach vergr. *A* axiler Längsschnitt durch die Spitze. *c*—*c* Haube, *p* eingesenkte Mitte des Vegetationspunktes, *d* Tracheiden-Hülle, *h* Endodermis, *f* Gefässbündel, *r* Rindenparenchym. — *B* Querschnitt durch ein erwachsenes Stück. Buchstabenbedeutung wie in *A*.

1) Korthals, Verhandelingen over de Naturl. Geschied. d. Nederl. overzee. bezittingen; Botanie, p. 1. — Vgl. auch Unger, Grundlinien, p. 11. —

2) Mettenius, Linnaea 1847, p. 272. — Hofmeister, Beitr. p. 151. — A. Braun, Isoëten d. Ins. Sardinien. Berliner Acad. Monatsber. 1863, p. 571.

3) l. c., vgl. S. 10.

zur Endodermis (*h*), welche aus Längsreihen von abwechselnden gestreckten und kurzen Zellen besteht (Vgl. p. 129).

Die anfänglich, d. h. da wo die Wurzel aus der Wurzelhaube vortritt, vorhandene, allerdings sehr zarte Cuticula fehlt über der fertigen Aussenfläche, oder ist wenigstens nicht als zusammenhängende Haut nachweisbar.

Die Tracheidenhülle bleibt selten einschichtig (Vanilla planifolia, aphylla, Sarcopodium Lobbii, Cirrhopetalum Wallichii); in den meisten Fällen wird sie durch die entsprechenden, hinter dem Vegetationspunkt beginnenden

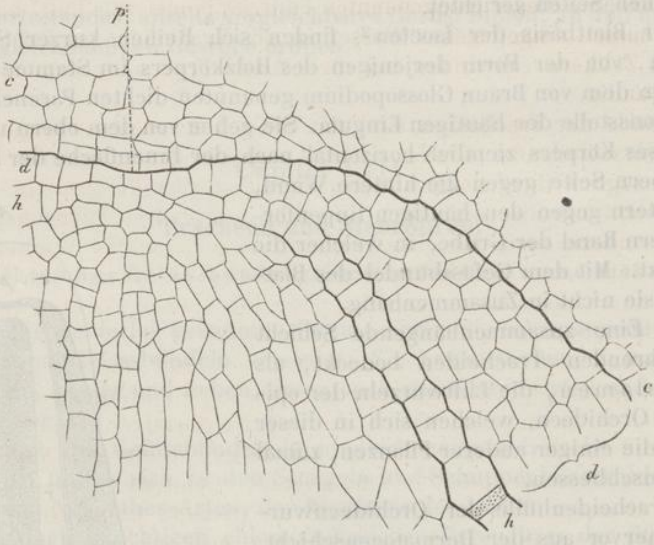


Fig. 91.

Theilungen mehrschichtig, je nach Species 2, 3, 6, 18 (Cyrtopodium spec.) Lagen dick. Alle ihre Elemente sind untereinander lückenlos verbunden (vgl. Fig. 90, 91, *d*). Die einzelnen Tracheiden sind ohngefähr isodiametrisch oder wenig, und der Wurzel gleichsinnig längsgestreckt. Ihre Membranen sind in den meisten Fällen farblos, die Oberfläche der lufthaltigen Schicht sieht daher glänzend weiss aus. In Wasser, welches sie rasch einsaugt, wird die Schicht durchsichtig, lässt daher das grüne Rindenparenchym durchscheinen. Eine andere Ursache grüner Färbung ist bei alten Wurzeln (Vanda furva, Anselia africana, nach Leitgeb) zuweilen der Eintritt kleiner grüner Algenzellen ins Innere der Tracheiden. Im Alter wird ferner bei manchen Arten (Angraecum subulatum, Cymbidium ensifolium, Zygopetalum Mackai nach Leitgeb, auch Vanda furva), die lufthaltige Schicht ganz oder bis auf ihre innerste Lage abgeworfen, was gleichfalls ein deutlicheres Sichtbarwerden der grünen Farbe des Rindenparenchyms zur Folge hat.

Fig. 91. Medianer Längsschnitt durch die Spitze einer jungen Wurzel desselben Oncidium wie Fig. 90. Buchstabenbedeutung wie in dieser (375).

Braune Färbung der Luftwurzeln in Folge von Bräunung der Tracheidenmembranen findet sich bei Eria stellata; bei Trichotosia ferox sind die Tracheiden der vierschichtigen Hülle mit einer rothbraunen Masse erfüllt, welche der Wurzel eine rothbraune Farbe gibt; theilweise gilt das Gleiche von Cymbidium marginatum. Grössere oder kleinere Klumpen einer locker zusammenhängenden schwarzbraunen Substanz fand Leitgeb in vielen Fällen zumal in der innersten Zellschicht; in besonders grosser Menge bei Renanthera coccinea. Eine circumscripte Bräunung zeigen nach Leitgeb immer diejenigen Wände, welche die kurzen, zartwandigen Endodermzellen bedecken.

Mit Ausnahme dieser letztgenannten Fälle ist immer nur Luft, beziehungsweise von aussen eingetretenes Wasser in den Tracheiden enthalten; Protoplasma und Zellkern schwinden bei ihrer Ausbildung nahe dem Vegetationspunkt vollständig.

Die Wände der Tracheiden sind mit ihrer Differenzirung in je nach dem Einzelfall verschiedenem Grade verholzt, gleich denen anderer trachealer Organe. Bezüglich ihrer Verdickungsform zeigen sich die grössten Verschiedenheiten nicht nur der einzelnen, oft nahe verwandten Pflanzenarten unter einander, sondern auch der einzelnen Schichten derselben Wurzel und der einzelnen Wände einer und derselben Tracheide. In den meisten Fällen sind die Wände durch Spiralfasern verdickt, die bei einigen Pflanzen vollkommen parallel laufen (Sarcanthus rostratus, Gongora Jaenischii, Brassia maculata, Cattleya Mossiae), oder zwischen sich Spalten frei lassen (Oncidium pulvinatum, flexuosum, sanguineum), oder grössere Maschen bilden (Epidendron elongatum, Brassia caudata), in anderen Fällen aber zu bandförmigen Gruppen geordnet sind (Cyrtochilum bictoniense). Je nachdem diese Fasern sehr enge aneinanderliegen (Oncidium flexuosum, sanguineum, Cymbidium ensifolium) oder weiter von einander entfernt sind (Maxillaria tricolor, Camaridium ochroleucum), werden auch die durch sie gebildeten Spalten und Maschen kleiner oder grösser. Da ferner in vielen Fällen die Fasern zweier aneinanderliegender Wände sich kreuzen, so erscheinen auch die übereinanderliegenden Spalten und Maschen gekreuzt. Nicht selten verlaufen die Spiralfasern, die in den meisten Fällen schief über die Wand, öfters aber (an Querschnitten) radiär gestellt erscheinen, ohne alle Regelmässigkeit, sind dann aber spärlich vertheilt und verzweigen sich mehrfach, um dann entweder selbständig ihren Verlauf fortzusetzen oder sich später wieder zu breiteren Bändern zu vereinigen (Renanthera matutina, Phalaenopsis grandiflora, Saccolabium Blumei). In anderen Fällen verschwindet die spiralfaserige Verdickung gänzlich und es zeigen sich nur gesondert stehende Spalten, die dann noch in Spirallinien gelagert sind (Angraecum subulatum, äusserste Schicht); aber auch diese spiralige Anordnung verschwindet nicht selten und wir finden eine rein netzmaschige Verdickung (Dendrocolla teres, Sobralia decora, Vanda furva). In einigen, wiewohl seltneren Fällen sind die Wände wieder ganz gleichmässig verdickt und lassen nur mehr oder minder zahlreiche Tüpfel wahrnehmen (Angraecum subulatum, zweite Schicht), öfters sind die Verdickungsschichten nur an den Kanten ausgebildet (Sarcopodium Lobbii, Cirrhopetalum Wallichii) oder es entbehren die Wände jeglicher Verdickung und sind vollkommen dünnwandig (Trichotosia ferox; Angraecum subulatum, dritte Schicht. Leitgeb).

Diese Beispiele mögen unter Hinweisung auf die weiteren Einzelbeschreibungen und Abbildungen bei Oudemans und Leitgeb die in den Details herrschende Mannichfaltigkeit zeigen. Das von der dreischichtigen Hülle von Angraecum subulatum Gesagte zeigt zugleich die öfters vorkommende Verschiedenheit der Verdickungsform in successiven Schichten. Innerhalb der auch hier zahlreichen differenten Verhältnisse gilt die Regel, dass sowohl bei ein- als bei mehrschichtigen Formen mindestens die Aussenfläche und die Innenfläche durch besondere Membranverdickung ausgezeichnet sind.

An denjenigen Stellen, wo die Spiral- oder Netzfasern spaltenförmig weit auseinander weichen, sind die faserfreien Wandflächen nicht selten durchlöchert[1]), und zwar sowohl an der freien Aussenfläche als im Innern der Hülle; in letzterem Falle also die Tracheiden, streng genommen, zu Gefässen vereinigt. Bei mehrschichtiger Hülle sind die Elemente der äussersten Schicht öfters zu Papillen oder schlauchförmigen Haaren ausgewachsen, eine Erscheinung, welche auch bei einschichtiger Hülle vorkommt. Die Haarbildung betrifft in den bekannten Fällen nicht alle Elemente der Oberfläche. Sie kommt vor, theils an frei in die Luft ragenden Wurzeln, was Leitgeb bei 17 Arten aus verschiedenen Genera fand (bei Eria stellata fehlt der sonst dichte Haarfilz gänzlich, wenn die Wurzeln in Moos oder Erde wachsen); theils tritt die Haarbildung nur ein, wo die wachsende Wurzel einen festen (feuchten) Körper berührt: Epidendron elongatum, Stanhopea-Arten, Oncidium sphacelatum, flexuosum, Maxillaria Harrisoniae. Die Haare legen sich dem berührenden Körper fest an, nicht selten unter erheblicher Verbreiterung, selbst handförmiger Verzweigung ihres freien Endes. Membran und Inhalt der Haare sind denen der übrigen Wurzelhülle der Species gleich. Die Membran trennt sich leicht in spiralige Bänder; sie wird bei manchen Arten (z. B. Vanda furva, Sobralia decora) leicht zerstört und hierdurch entsteht ein Theil der Löcher in der Aussenfläche.

Die Tracheiden der innersten Schicht sind ihrer Hauptmasse nach immer mehr längsgestreckt als die übrigen; dabei entweder ringsum im Wesentlichen von gleicher Gestalt und Structur, oder durch Besonderheiten da ausgezeichnet, wo sie die dünnwandigen Endodermiszellen bedecken. Was die Besonderheiten der Gestalt betrifft, so stellen sie an den bezeichneten Orten in die übrige Hülle gleichsam eingesetzte, ein-, zwei- bis dreischichtige Gruppen kleinerer, flacherer Elemente dar. Was die Structur betrifft, so ist häufig die specielle Form ihrer Wandverdickung von der Umgebung verschieden, jedoch innerhalb der für dieselbe oben angegebenen Regeln; die nach Leitgeb constante, von mir jedoch bei Vanda furva, Oncidium sphegiferum, Acropera Loddigesii vermisste Braunfärbung der Grenzwände wurde schon erwähnt. Eigenartige Verdickungen finden sich an den bezeichneten Stellen in einzelnen Fällen; bei Trigonidium Egertonianum eine starke, geschichtete, wenig ins Innere der Zelle vorspringende Anschwellung jeder an die dünnwandige Endodermzelle grenzenden Wandpartie; bei den Sobralien ebendaselbst eine stark vorspringende, fast kugelige, geschichtete Anschwellung von dunkelbrauner Farbe. Die Zellen der innersten Hüllenschicht sind bei letztgenannten Pflanzen überall im Wesentlichen gleich gestaltet, über einer dünnwandigen Endodermzelle liegt ihrer

1) v. Mohl, Verm. Schriften p. 322. (Epidendron elongatum).

eine oder stossen zwei oder drei zusammen; da jede der angrenzenden Zellen eine Wandanschwellung hat, so liegen 1—3 der letzteren über einer dünnwandigen Zelle.

Eine aus dem Dermatogen hervorgegangene Tracheidenhülle, welche derjenigen der Orchideen in allen wesentlichen Punkten gleich ist, haben die Luftwurzeln mancher epiphytischer Aroideen. Bei Anthurium acaule, egregium, crassinervium, intermedium sind die Tracheiden mit Spiral- oder Netzfasern versehen, die Hülle 4—5 Schichten stark. Bei anderen Anthurium-Arten sind 2 bis mehrere, bei Homalonema caerulescens sogar 6 Schichten vorhanden, die Wände der Tracheiden aber glatt und zart. Eine einschichtige Hülle aus zart- und glattwandigen Elementen findet sich bei Anth. violaceum, Philodendron pedatum und anderen Aroideen und ferner bei den Luftwurzeln von Hartwegia comosa Nees (Chlorophytum Sternbergianum Steud.) und Hoya carnosa. Man kann in den letzteren Fällen die (oft zu Haaren oder Papillen auswachsenden) lufthaltigen Elemente allerdings ebensogut oder vielleicht besser vertrocknete Zellen als Tracheiden nennen; sie sind jedoch hier, als unvollkommene Formen, den Tracheidenhüllen um so mehr anzuschliessen, als bei den Wurzeln, an welchen sie vorkommen, gleichwie bei sämmtlichen anderen hier angeführten eine wie bei den Orchideen gebaute Endodermis an der Innenseite der lufthaltigen Hülle liegt.

Die gegebene Darstellung der lufthaltigen Wurzelhüllen gründet sich ausser den schon citirten Arbeiten auf die Untersuchungen von Oudemans: Ueber den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen, Abhandl. d. K. Acad. z. Amsterdam, Math. phys. Klasse IX, 1861, und besonders Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen, Denkschr. d. Wiener Acad. Math. naturw. Classe Bd. 24, p. 179 (1864); — Ueber kugelförmige Zellverdickungen in der Wurzelhülle einiger Orchideen, Sitzgsber. d. Wiener Acad. Bd. 49; — Ueber Hartwegia comosa etc., ibid. Bd. 49, p. 138; — und Nicolai, das Wachsthum der Wurzel, Schr. d. Physik. Gesellsch. z. Königsberg VII (1865), p. 66. Die auffallende weisse, »pergamentartige« Haut der Orchideen war seit Link (Elem. philosoph. bot. Ed. I (1824), p. 395) bekannt, durch Meyen (Phytotomie, p. 163. Physiologie p. 47), Mohl, Unger (Anatomie u. Physiol. p. 194) für Orchideen, von Schleiden (Grundzüge, Ed. 3. p. 284) für diese und Aroideen vielfach untersucht, eine klare Einsicht in den Sachverhalt aber darum nicht vorhanden, weil nach Meyen und Schleiden die Endodermis für die Epidermis (ihre kurzen Zellen von Schleiden für Spaltöffnungen) gehalten wurden. Schacht (Lehrb. I, 258) und Oudemans hielten nur die einfache, resp. äusserste lufthaltige Schicht für die Epidermis, die inneren Lagen für ein hypodermes »intermediäres« Gewebe. Die Angaben von Chatin, Anatomie des plantes aëriennes de l' ordre des Orchidées. Mém. Soc. de Cherbourg, Vol. IV, 1856, und von Fockens, Ueber die Luftwurzeln etc. Diss. Göttingen 1857, sind, soweit sie von Mitgetheiltem abweichen, durch Leitgeb und Oudemans berichtigt.

§ 57. Siebröhren kommen ausserhalb der Gefässbündel in verhältnissmässig zahlreichen Dicotyledonen- und einigen Monocotyledonen-Stengeln vor, kleine Gruppen, resp. Bündel bildend, welche die Theile der Länge nach durchziehen und in den Knoten sowohl miteinander als mit den Siebröhren der Gefässbündel anastomosiren. Die Röhren sind immer begleitet von denselben zarten, längsgestreckten Zellen wie in den Gefässbündeln — bei deren Betrachtung sie beschrieben werden sollen, — manchmal auch von Sklerenchymfasern oder Milchröhren.

Viele Dicotyledonen haben Siebröhrenbündel in der Peripherie des Markes, nahe dem Gefässbündelring, manche Melastomaceen auch im Marke

zerstreut. Jene sind bei vielen Pflanzen — Myrtaceen, Daphne, Strychnos, Apocyneen und Asclepiadeen, Convolvulaceen, häufig auch bei den sogleich zu nennenden Familien dem innern Rande der Gefässbündel so sehr genähert, dass sie besser als Theile dieser betrachtet werden, und in allen Fällen stehen die markständigen Bündel zu dem Gefässbündelsystem in so naher und vielseitiger Beziehung, dass bei Betrachtung dieses auf dieselben zurückzukommen und daher hier auf § 62 und 103 zu verweisen ist. Es seien daher an dieser Stelle nur erwähnt die in der Peripherie des Markes gesondert verlaufenden Siebröhrenbündel der Stengel von Solanum- (S. tuberosum, Dulcamara) Nicotiana-, Datura-, Cestrum-Arten; von manchen Campanulaceen, wie Campanula cervicaria, lamiifolia, glomerata, pyramidalis, nicht aber C. Medium, rapunculoides. Sodann die an demselben Orte vorhandenen, von Milchröhren begleiteten Bündel bei der Cynaree Gundelia Tournefortii und die bei manchen Cichoriaceen aus den Genera Lactuca, Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Hieracium, nicht aber Chondrilla, Taraxacum, Apargia vorkommenden. Bei Cichorium fehlen die Siebröhrenbündel im Stengel, treten aber im Blattstiel nahe bei den Gefässbündeln auf. [1])

In dem ausserhalb des Gefässbündelringes befindlichen Rindenparenchym sind Siebröhren eine constante Erscheinung bei dicken Cucurbitaceen-Stengeln[2]) (Cucurbita, Lagenaria, Cucumis, Ecbalium). Sie liegen hier dicht an der Innenseite des intracorticalen Sklerenchymringes, einzeln oder zu 2—3 beisammen, in den Internodien longitudinal verlaufend, in den Knoten vielfach mit den Gefässbündel-Siebröhren anastomosirend. Trécul gibt für Gundelia Tournefortii in der peripherischen Rinde zerstreute, von Milchsaftröhren begleitete Siebröhrenbündelchen an. Auch die von Sanio l. c. für Plantago und Trientalis angegebenen Bündelchen der Rinde gehören vielleicht hierher.

Bei manchen Potamogeton-Arten (P. natans, lucens, pectinatus) ist in viele, aber nicht in alle der das Rindenparenchym durchziehenden Sklerenchymfaserbündel ein kleiner, wenig Röhren zählender Siebröhrenstrang wie in eine Scheide eingeschlossen, (vgl. Fig. 171). An dieses Vorkommen mögen hier zweifelhaft angereiht werden die allerdings schwerlich Siebröhren führenden Bündelchen, welche Sanio[3]) in der Rinde von Elodea fand. Nahe der Epidermis stehen im Internodium 6 mit den 6 Blattzeilen alternirende Bündel von wenigen (meist 5) zartwandigen, gestreckt-prismatischen Zellen. Sie laufen senkrecht durch das Internodium und jedes gibt in jedem Knoten jederseits einen horizontalen Ast ab, welcher mit einem in ein Blatt austretenden Gefässbündelrudiment anastomosirt.

2. Gefässbündel.

§ 58. Gefässbündel, Fasciculi vasorum, werden von Alters her die Stränge genannt, welche wesentlich aus bestimmt geordneten Gruppen von Tracheen und Siebröhren bestehen und welche den Pflanzenkörper durchziehen als ein überall zusammenhängendes, nur in den Vegetationspunkten und mit

1) Hanstein, Die Milchsaftgefässe, p. 57, 68 ff. Trécul, Comptes rend. 27. Novbr. 1865.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, p. 227.
3) Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 186, 191.

peripherischen Zweigen blind endigendes System. In sofern die Gefässbündel nicht selten von Sklerenchymfasern begleitet werden, hat man für sie in neuerer Zeit vielfach den Namen Faser-Gefässbündel oder -Stränge, — Fibrovasalstränge — eingeführt. [1])

Die gesammte Anordnung der Tracheen und Siebröhren, welche zu den Strängen vereinigt sind, wird bestimmt theils durch ihre Anordnung in dem einzelnen Strange, theils durch die Anordnung, den Verlauf der Stränge in der Pflanze. Erstere, der Bau des Einzelstranges also, kann erfahrungsgemäss nach den verschiedenen Orten seines Verlaufes wechseln. Eine übersichtliche Beschreibung des Baues der Einzelstränge muss daher den Verlauf als bekannt voraussetzen, die Gesammtdarstellung mit diesem beginnen.

A. Anordnung der Gefässbündel.

a. Bündelverlauf in der Wurzel.

§ 59. In der einzelnen Wurzel verläuft ein am Vegetationspunkt endender und mit diesem wachsender Strang meist genau in der Längsachse, bei Isoëtes [2]) im Querschnitt stark excentrisch gestellt und zwar der gegen die Stammfurche gewendeten Seite der Wurzel genähert. In den dicken Wurzeln der Pandaneen und der Palmengattung Iriartea findet sich eine Mehrzahl paralleler, im Vegetationspunkt convergirender Stränge, von denen, wie im § 108 auszuführen ist, zweifelhaft sein kann, ob man sie Theile eines sehr grossen zerklüfteten Stranges oder ebensoviele Einzelstränge nennen soll. In den Knollen-Nebenwurzeln der Ophrydeen, der Dioscorea Batatas und von Sedum Telephium [3]) verlaufen dagegen zahlreiche getrennte, gegen die Spitze hin convergirende und schliesslich in ein kurzes Endstück vereinigte Bündel. In den ungetheilten Ophrydeenknollen divergiren sie von der Insertionsstelle bis zu der breitesten Querzone, um von da gegen die Spitze bogig zu convergiren und sich bei dieser in ein einziges kurzes, blind endigendes Spitzchen zu vereinigen. In ihrem Verlauf sind die Bündel, zumal die peripherischen, hie und da durch spitzwinklig angesetzte Anastomosen verbunden. Aehnlich, jedoch mit Fehlen der Anastomosen und länger gestreckter terminaler Spitze, scheinen sich die noch näher zu untersuchenden Nebenwurzeln von genannten Sedum-Arten zu verhalten. Die dickcylindrischen, entwickelungsgeschichtlich ebenfalls näherer Untersuchung bedürftigen Adventivwurzeln von Dioscorea Batatas werden der Länge nach von sehr zahlreichen, auf dem ganzen Querschnitt unregelmässig zerstreuten, wellig geschlängelten und nach allen Seiten durch Anastomosen verbundenen Bündeln durchzogen.

b. Bündelverlauf in dem einzelnen beblätterten Stamm. [4])

§ 60. Die Bündel, welche im Stamme verlaufen, sondern sich nach diesem

1) Nägeli, Beitr. I.

2) Vgl. v. Mohl, Linnaea, 1840. Verm. Schriften p. 122 ff. — Hofmeister, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IV, p. 147.

3) Irmisch, Bot. Ztg. 1855, p. 253. Henry, Verhandl. Naturwiss. Vereins f. Rheinl. u. Westf. 1860.

4) v. Mohl, Palmarum structura, Monachii. 1831. — Hanstein, in Pringsheim's Jahrb. I, 233. — Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 129. — Beitr. z. wissensch. Bot. I.

ihrem Verlaufe in solche, welche immer in dem Stamme bleiben und mit diesem acropetal fortwachsen, sei es, dass sie mit den Bündeln der Blätter in keinem direkten Zusammenhang stehen oder dass sich diese seitlich an sie ansetzen: stammeigene, nur dem Stamm angehörende Bündel; und in andere, Blatt und Stamm gemeinsame, welche eine Strecke weit im Stamme verlaufen und dann in ein Blatt austreten, also ein Stück weit dem Stamme, ein anderes dem Blatte angehören.

Ein Stengel kann nur stammeigene oder nur gemeinsame oder beiderlei Stränge enthalten.

Die räumliche Richtung des Strangverlaufs folgt im Allgemeinen der Längsachse des Stengels; in geradezu querer Richtung findet derselbe nur in Knoten und bei einzelnen unbedeutenden Verbindungsästchen statt. Innerhalb dieser im allgemeinen longitudinalen Bahn ist die Richtung in der Ebene der gerade gedachten Oberfläche und der des radialen senkrechten Längsschnitts eine verschiedene, ein Strang kann in Beziehung zu beiden senkrecht oder schief, also radial-senkrecht und radial-schief, tangential-senkrecht und tangential-schief verlaufen. Durch Combination dieser Verhältnisse kann bogige, S-förmige, schraubenlinige Richtung zu Stande kommen.

Ein Strang kann, nachdem er eine Strecke durchzogen hat, mit einem andern sich zu einem verbinden. Man unterscheidet hiernach getrennt läufige, resp. eigenläufige, und vereint läufige Stränge.

Gemeinsame Stränge steigen eine Strecke weit in acropetaler Richtung durch den Stengel und biegen dann in einem Knoten aus, um in ein an diesem inserirtes Blatt zu treten. Ihr Verlauf in dem Stengel tritt am klarsten hervor, wenn man sie von ihrer Austrittsstelle an in basipetaler Richtung, also nach abwärts verfolgt. Die Bezeichnung des Verlaufes nach dieser Richtung ist auch in sofern die den Thatsachen am besten entsprechende, als wenigstens in den meisten Fällen die Ausbildung der gemeinsamen Stränge an der Austrittsstelle beginnt und einerseits blattwärts, andrerseits im Stengel abwärts fortschreitet.

Von der Austrittsstelle im Knoten an abwärts läuft der gemeinsame Strang durch eine Anzahl von Internodien, um sich dann an einen anderen, meist an einen tiefer unten austretenden gemeinsamen Strang anzusetzen und mit diesem zu vereinigen. Der Ansatz erfolgt in den meisten Fällen wiederum in oder dicht bei einem Knoten.

Die gemeinsamen Stränge stellen hiernach innerhalb des Stengels die anatomisch nachweisbare Spur der zugehörigen Blätter dar, sie heissen daher Blattspurstränge, die Gesammtheit der zu einem Blatte gehörigen bilden die Spur, oder die innere Spur dieses. [1])

Die Zahl der Stränge einer Blattspur ist für jede Stengelregion jeder Species innerhalb enger Schwankungsgrenzen beständig; je nach Region und Art dagegen sehr verschieden, zwischen 1 und zum Theil sehr hohen Ziffern wechselnd; die Blattspur also im Allgemeinen einsträngig bis vielsträngig.

Eine mehrsträngige Blattspur kann über einen verschieden grossen Theil

1) Hanstein, l. c.

des Querschnitts, resp. des Umfanges des Stengels vertheilt sein, oder, wie Nägeli dieses Verhältniss nennt, verschiedene Weite haben. Letztere beträgt z. B. $^1/_{10}$, $^1/_2$, $^1/_1$ des Stengelumfangs. Einsträngige oder enge mehrsträngige Spuren werden in der Regel in basipetaler Richtung schmäler, resp. enger; weite mehrsträngige nehmen häufig in derselben Richtung an Weite zu, so dass eine untere von der senkrecht obern umfasst wird.

Die Zahl der Internodien, welche ein Spurstrang und eine ganze Spur bis zu der Ansatzstelle durchzieht, ist für jeden nach Species und Region bestimmten Einzelfall innerhalb enger Schwankungsgrenzen beständig, nach den verschiedenen Einzelfällen wiederum nicht minder mannichfaltig als die oben genannten Verhältnisse.

Der einzelne Spurstrang bleibt während seines Abwärtslaufes ungetheilt oder kann sich in 2 bis mehrere Schenkel spalten. Die Stränge einer mehrsträngigen Spur sowohl wie successiver Spuren können nebeneinander, nebenläufig absteigen, oder sie werden von einander getrennt durch andere, zwischen sie tretende, sich mit ihnen verschränkende Stränge, mit diesen also verschränktläufig.

Nach dem Gesagten ist einleuchtend, dass, wo Blattspurstränge vorhanden sind, eine bestimmte Beziehung besteht zwischen der Anordnung der Blätter in der Peripherie und der Spurstränge im Innern des Stengels. Wären alle Blattspuren getrennt, nebenläufig und senkrecht gestellt, so würde die Anordnung derselben im Querschnitt eines Internodiums genau der Horizontalprojection der Anordnung derjenigen Blätter entsprechen, deren Spuren durch das Internodium absteigen[1]). Dies kann zutreffen; in den meisten Fällen wird jedoch die directe Beziehung zwischen beiderlei Anordnung durch die schiefen Richtungen, Verschränkungen, Spaltungen und Vereintläufigkeiten verwischt oder aufgehoben.

Die innerhalb der angegebenen allgemeinen Regeln überaus mannichfaltigen speciellen Erscheinungen der Bündelvertheilung im Stamme sind zum kleinern Theile als directe Consequenzen von Anpassungen zu erkennen. Die meisten treten auf als anatomische Charaktere (p. 27) der im System unterschiedenen Gruppen verschiedener Ordnung, innerhalb derjenigen höherer Ordnungen im Einzelnen ebenso reichlich variirt wie die äussere Gliederung der einzelnen Arten; ihre Differenzen mit denen der letzteren, wie a priori zu erwarten, häufig in naher Correlation stehend, aber auch hiervon nicht selten unerwartete Abweichungen zeigend.

Auf Grund dieser derzeit vorliegenden Erfahrungen wird die nachstehende Uebersicht der Einzelerscheinungen am besten in erster Linie nach den Haupt-Abtheilungen des Systems getroffen und innerhalb dieser nach den Erscheinungen des Bündelverlaufes selbst. In wieweit sich innerhalb erstgenannter Haupt-Typen für einzelne Familien, Genera oder für bestimmte Anpassungskategorien allgemeinere Regeln aufstellen lassen, wird theils aus der Darstellung der Einzelfälle ersichtlich, theils muss die Entscheidung darüber ferneren Untersuchungen vorbehalten bleiben, weil für viele Familen, zumal der Phane-

1) Vgl. Karsten, Veget. Org d. Palmen, Abhandl. d. Berlin. Acad. 1847, p. 208.

rogamen, der Bündelverlauf erst an einzelnen Beispielen oder noch gar nicht näher untersucht ist.

I. Dicotyledonen-Typus.

§ 61. Mit diesem Namen wird der Bündelverlauf bezeichnet, welcher für den Stamm der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Dicotyledonen charakteristisch ist; ferner für die untersuchten Coniferen, die Gnetaceen mit Ausnahme von Welwitschia. Von Monocotyledonen schliessen sich manche Dioscoreen, von Farngewächsen die Equiseten und Osmundaceen hier an, sie sollen jedoch erst in den betreffenden späteren Abschnitten betrachtet werden.

Alle primären Bündel dieses Typus sind gemeinsame Blattspurstränge. Sie treten im Knoten bogig in den Stamm ein und laufen von jenem aus radial senkrecht in diesem abwärts, alle annähernd gleichweit von der Mitte und der Oberfläche des Stammes entfernt bleibend. Einsträngige Blattspuren laufen immer, mehrsträngige meistens durch mehr als ein Internodium abwärts. Die Anlegung der Stränge an tiefer austretende findet der Regel nach in den Knoten oder in deren nächster Nähe statt und zwar derart, dass sie sich hier einseitig-sympodial (Fig. 92) oder mittelst an beiderseits benachbarte tretender Schenkel netzförmig verbinden (z. B. Fig. 108).

Aus diesem Verlaufe der Bündel folgt der charakteristische, gröbere, primäre Bau des typischen Stammes der hierher gehörigen Pflanzen. Die Bündel sind im Querschnitt in eine unterbrochene Ringreihe geordnet, den Gefässbündel-Ring oder -Kreis. Das ungleichnamige, — grösstentheils parenchymatische — Gewebe, in welches sie eingesetzt sind, sondert sich in einen axilen, den Ring ausfüllenden cylindrischen oder prismatischen Körper: Mark, medulla, einen den Ring aussen umgebenden, von der Epidermis bedeckten Mantel: Aussenrinde, und die von dieser zum Marke gehenden, im Querschnitt radial verlaufenden, zwischen den Bündeln liegenden Streifen: primäre Markverbindungen oder primäre Markstrahlen. Die Gestalt und Zahl der letztern bestimmt sich für jeden Einzelfall in erster Linie nach den oben besprochenen allgemeinen Regeln der Strangzahl und des Verlaufes der Blattspuren; die Gestalt ferner nach der relativen Breite der Gefässbündel.

In Nachstehendem seien, grösstentheils nach Nägeli's grundlegenden Untersuchungen, die hauptsächlichsten bekannten Specialfälle angegeben und die vorangestellten allgemeinen Regeln an einigen Beispielen ausführlicher erläutert.

a. Dicotyledonen.

I. Hypocotyles Glied. Bei den meisten darauf untersuchten Arten treten in das hypocotyle Glied von jedem Cotyledon her zwei Spurstränge ein, welche sich meist schon am Grunde des Cotyledon zu dessen Mittelnerv vereinigen (z. B. Plantago, Urtica, Mercurialis, Antirrhinum, Impatiens, Tropaeolum, Vitis, Lupinus, Lathyrus etc.[1]). Bei Phaseolus sind beide Stränge bald getrennt, bald in einen verschmolzen. Bei manchen Pflanzen ist

1) Nägeli, l. c. p. 61. Lestiboudois, Phyllotaxie anatomique. Ann. sc. nat. 3e Série Tom. X, p. 19.

die Blattspur der Cotyledonen nur einsträngig (z. B. Papaver orientale, Lepidium sativum, Spergula arvensis, Silene[1]), Portulaca oleracea u. a. m.), möglicher Weise jedoch auch hier manchmal aus je 2 sehr früh verschmelzenden Strängen entstanden. Bei Cucumis sativus und Melo treten 4, bei Mirabilis Jalapa 5 Stränge in den Cotyledon, bei Ricinus communis 4 oder 5. Von dem Cotyledonarknoten aus laufen die Stränge senkrecht abwärts, um sich am Grunde des hypocotylen Gliedes zum Wurzelstrang zu vereinigen. Die einsträngigen Blattspuren der Cotyledonen bleiben in diesem Verlaufe getrennt und ungetheilt. Die doppelsträngigen verhalten sich ungleich. Entweder nähern sich beide Stränge einer Spur und vereinigen sich schliesslich zu einem einzigen. Oder es verschmelzen die ungleichnamigen Stränge beider Spuren, der rechte der einen mit dem linken der andern. Der Querschnitt zeigt im erstern Fall 2 Stränge, deren Stellung der der Cotyledonen entspricht (Lupinus luteus, Lathyrus Aphaca, Urtica Dodartii); im zweiten Falle 2 mit den Cotyledonen alternirende Stränge (z. B. Antirrhinum majus, Tropaeolum majus, Impatiens Balsamina, Vitis vinifera). Die 4strängigen Spuren der Cotyledonen bei Cucumis sind an ihrem Rande vereintläufig, indem die ungleichnamigen seitlichen Stränge mit einander verschmelzen — der Querschnitt des hypocotylen Gliedes zeigt daher 6 Stränge, 4 eigenläufige und 2 vereintläufige; die beiden letzteren trennen sich gegen die Basis zu wieder in 2 Schenkel und vereinigen sich mit den 4 ersteren. Die 8, 9 oder 10 Stränge, welche in die Cotyledonen eintreten, vereinigen sich bei Ricinus in 4, bei Mirabilis in 2.

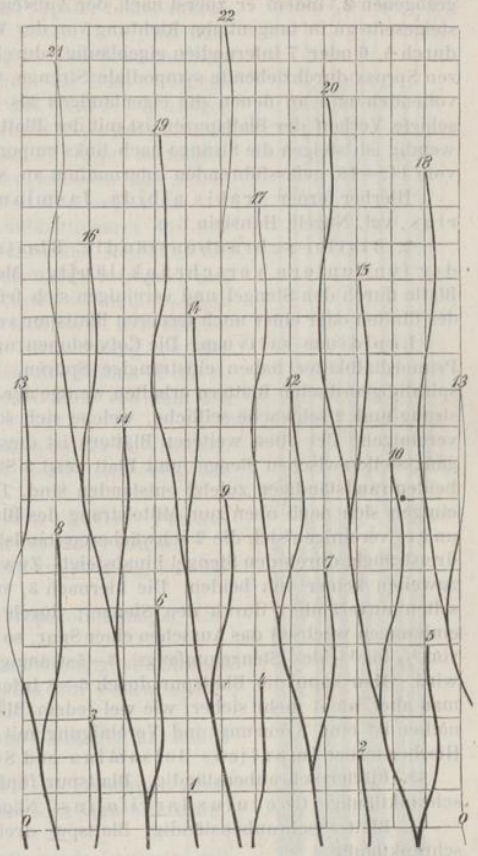


Fig. 92.



Fig. 93.

Die von nächstoberen Blättern herabkommenden Stränge setzen sich im Cotyledonarknoten denen der Cotyledonen an oder laufen in das hypocotyle Glied hinab um sich erst hier mit jenen zu vereinigen; letzteres z. B. bei Lupinus, Phaseolus (s. unten, sub 4).

II. Laubregion.

1. Blätter schraubenständig. Blattspur einsträngig. »Die Blattstränge steigen durch zahlreiche Internodien nach unten und vereinigen sich gewöhnlich mit denen bestimmter unterer Blätter, so dass der Querschnitt

Fig. 92, 93. Iberis amara, nach Nägeli. Fig. 92 Schema des Strangverlaufes in dem jungen Laubspross; der Bündelring in die Verticalebene ausgebreitet. Die Ziffern bezeichnen

1) Rohrbach, Monogr. d. Gattung Silene, p. 22.

die Spuren in gewisser spiraliger Folge zeigt, die mit der Blattspirale nicht identisch, aber doch verwandt ist.«

Iberis amara (Fig. 92, 93), Laubsprosse. Die Blattstellung in der Terminalknospe ist $^5/_{13}$. Jeder Strang geht durch 10 oder 11, seltener 12 Internodien nach unten und legt sich daselbst an den des fünftunteren Blattes an. Dabei beschreibt er die Form eines langgezogenen **2**, indem er zuerst nach der Aufsteigeseite der Blattspirale, dann nach der Absteigeseite zu in tangentialer Richtung von der Verticalen abweicht. Die Stränge sind also durch 5, 6 oder 7 Internodien eigenläufig; durch ihre Vereinigungen entstehen 5 den ganzen Spross durchziehende sympodiale Stränge, welche durch 65 Internodien einen Umlauf vollenden und an denen die eigenläufigen als einseitige Abzweigungen erscheinen. Der schiefe Verlauf der Blattspuren ist mit der Blattspirale antidrom, d. h. wenn diese rechtswendig ist, steigen die Stränge nach links empor. Zwischen den Blattspuren treten später, vom 14.—18. gefässführenden Internodium an, schiefe Verbindungsstränge auf.

Hierher ferner Arabis albida, Jasminum fruticans, Sarothamnus scoparius, vgl. Nägeli, Hanstein l. c.

2. Blätter schraubenständig. Blattspur mehrsträngig, höchstens mit der fünftuntern verschränktläufig. Mehrere (3 oder 5) Stränge gehen von einem Blatte durch den Stengel und vereinigen sich früher oder später miteinander. Sie sind mit der fünften oder einer noch ferneren Blattspur verschränktläufig.

Lepidium sativum. Die Cotyledonen und die darauf folgenden, fast opponirten 2 Primordialblätter haben einsträngige Spuren. Von den folgenden, sammt und sonders spiralig geordneten Blättern erhalten wenige der nächsten 3 Stränge, einen starken Medianstrang und 2 schwache seitliche, welche sich sogleich nach ihrem Eintritt in den Stengel vereinigen. Bei allen weiteren Blättern ist dieser Medianstrang in 3 getheilt. Die Uebergangsstelle zwischen Stengel und Blatt zeigt 5 Stränge, von denen der mediane zuerst, die beiden randständigen zuletzt entstanden sind. Die 3 mittleren sind etwas stärker und vereinigen sich nach oben zum Mittelstrang des Blattes. Nach unten treten sie aus einander und es vereinigen sich die 2 schwächeren Randstränge mit ihnen, so dass die Blattspur nun dreisträngig durch den Stengel hinabsteigt. Zuweilen verschmilzt nur der eine Randstrang, zuweilen keiner von beiden. Die hiernach 3, oder 4 oder 5 Stränge einer Spur verlaufen selten unverändert durch den Stengel; durch stellenweise Spaltungen und Wiedervereinigungen wechselt das Aussehen einer Spur, so jedoch, dass sie zunächst (bei einer Weite von $^1/_8$ bis $^1/_9$ des Stengelumfangs) 3—5strängig bleibt, bis sie zuletzt 2- und 1strängig wird. Man kann die Blattspur durch 6—8 Internodien verfolgen, weiter abwärts erkennt man aber nicht mehr sicher, wie viel jedem Blatt angehört. Innerhalb der ersten 5 Internodien ist eine Kreuzung und Vereinigung mit unteren Blattspuren nicht beobachtet. — Hierher ferner Impatiens Balsamina und Scopolina atropoides (Nägeli).

3. Blätter schraubenständig. Blattspur fünfsträngig, mit der dritten und fünften verschränktläufig. Cocculus laurifolius. Nägeli.

4. Blätter schraubenständig. Blattspur dreisträngig, mit der zweiten und dritten verschränktläufig.

Lupinus Lehmanni Hort. und L. luteus L. (Fig. 94, 95). An dem Keimpflänzchen alternirt mit den beiden Cotyledonen ein Paar opponirte Primordial- oder erste Laubblätter. Mit diesen alternirend und somit vor den Cotyledonen steht das 2te Paar von Laubblättern, von denen das eine etwas tiefer inserirt ist und sich früher entwickelt als das andere. Die beiden Blätter des 3ten Paares befinden sich nicht blos in ungleicher Höhe, sondern zeigen auch deutlich eine horizontale Abweichung von der opponirten Stellung. Das 4te Paar hält die Mitte zwischen opponirter und spiraliger Anordnung; alle folgenden Blätter sind schraubenständig.

Jeder Cotyledon hat eine 2strängige Blattspur (*a*, *b*), die im untern Theile des hypocotylen Gliedes 1strängig wird. Zuweilen befindet sich zwischen den 2 Strängen eines Cotyledons ein dritter schwächerer. Alle folgenden Blätter erhalten 3 Stränge. Diejenigen der III und IV zu nennenden Primordialblätter (*c d e*, *f g h*) sind den Cotyledonarspuren neben-

die successiven Blattspurstränge an ihrer Austrittsstelle aus dem Ring ins Blatt. — Fig. 93 (15). Querschnitt durch das Internodium über der Austrittsstelle von Strang 5. Zifferbedeutung wie in Fig. 92.

läufig, so dass der Querschnitt im oberen Theil des hypocotylen Gliedes 10 Stränge zeigt, je 3 und je 2 kreuzweise gegenüber. Die Medianstränge (*i*, *m*) des 2ten Laubblattpaares (Blatt V, VI) gehen durch 2 Internodien nach unten; mitten über der Spur des Cotyledonen angelangt, biegen sie convergirend aus, der eine links, der andere rechts, um sich sogleich an die seitlichen Stränge der Spur III anzusetzen. Später bildet sich an jedem noch ein 2ter etwas schwächerer Schenkel (*v*, *x*), der über der Cotyledonarspur nach der entgegengesetzten Seite ausbiegt und sich an den zugekehrten Lateralstrang von Blatt IV anlegt. Die seitlichen Stränge des Blattpaars V und VI (*l k*, *o n*) steigen durch ein Internodium nach unten, kreuzen sich im nächsten Knoten mit den Lateralsträngen von III und IV, liegen im folgenden Internodium an der inneren Seite der letzteren und setzen sich im Cotyledonarknoten oder etwas tiefer an dieselben an.

Die Medianbündel (*p*, *q*) des 3ten Laubblattpaares VII und VIII gehen durch 2 Internodien, und verschränken sich dann mit den Spuren von III und IV; *p* liegt zwischen dem medianen und anodisch lateralen Bündel von IV, *q* zwischen dem medianen und kathodisch lateralen von III. Sie setzen sich im 3. Internodium an die genannten Lateralbündel an. Der Medianstrang von Blatt IX (*r*) kommt an die Aufsteigeseite von dem des Blattes VI (*m*) zu liegen, der von Blatt X (*s*) an die anodische Seite von dem des Blattes V (*i*).

u über *a* und *b* sind aus den Axillarknospen der Cotyledonen eintretende, an die Lateralstränge von III und IV sich anlegende Bündel. —

Hierher ferner: Erythrina crista galli, Prunus avium, Ribes rubrum, Menispermum dauricum.

5. Blätter schraubenständig. Blattspur dreisträngig, mit der 1. und 2. verschränktläufig.

Passiflora Vespertilio, Viola elatior, Tropaeolum majus, Cucumis sativus.

6. Blätter schraubenständig. Blattspur 7strängig, alle Stränge mit denen der nächsten Spur sich verschränkend. Saururus cernuus.

7. Blätter schraubenständig. Blattspur 8 strängig, am Rande vereintläufig. Liriodendron tulipifera L.

8. Blätter alternirend-zweizeilig. Blattspur dreisträngig, mit den Spuren nur der gleichen Zeile verschränktläufig. Hertia crassifolia. Näg. l. c.

9. Blätter alternirend zweizeilig. Blattspur dreisträngig, mit den Spuren beider Zeilen verschränktläufig: Laubsprosse von Aristolochia Clematitis. A. Gigas, Sipho (Nägeli l. c.).

Bei A. Clematitis (Fig. 96, 97) treten 3 Stränge aus dem Blatt in den Stengel. Der Medianstrang theilt sich sofort in zwei, welche durch das erste Internodium neben einander herziehen, um im nächsten Knoten wieder mit einander zu verschmelzen und vereintläufig durch das folgende Internodium zu gehen. Die beiden seitlichen verlaufen ungetheilt durch 2 Stengelglieder; an der Ausbiegungsstelle in die Blattbasis sind sie mit den beiden Schenkeln des Medianstrangs durch eine Anastomose verbunden. Rechts und links neben den beiden Schenkeln des medianen liegt ein Strang, welcher an dem nämlichen Knoten austritt und die axil-

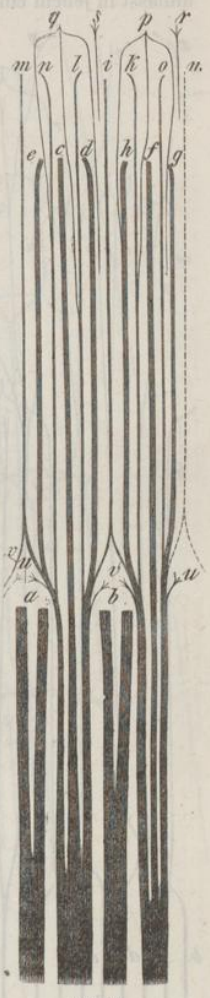


Fig. 94.



Fig. 95.

Fig. 94, 95. Lupinus Lehmanni, nach Nägeli. Fig. 94. Schema des Strangverlaufs einer Keimpflanze, in der eben gelegten Cylinderfläche, von Innen gesehen. Fig. 95 (10). Querschnitt durch das Stengelglied über den Cotyledonen. Buchstaben in beiden Figuren gleiches bedeutend.

lare Inflorescenz versorgt; daher Axillarstrang. Die ganze Spur der seitlichen Gebilde eines Knotens besteht demnach im eigenen Internodium aus 6, im erstuntern aus 5 Strängen. Sie umfasst in jenem einen Bogen von 215°, in letzterem von 205°.

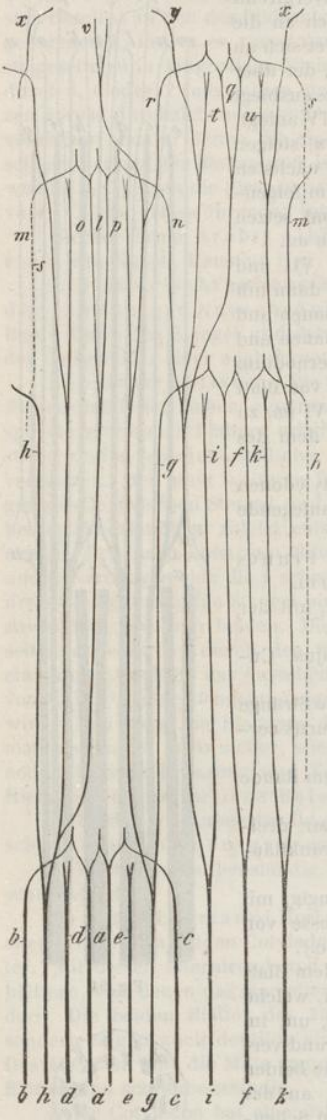


Fig. 96.

Der Medianstrang der Spur (*a, f, l, q, v*) biegt, über den 4 Blattspursträngen des 2. Knotens angelangt, zur Seite und vereinigt sich mit dem seitlichen der nächstuntern Spur. Das Ausbiegen der Medianstränge einer Blattzeile findet gewöhnlich alternirend nach beiden Seiten statt, z. B. von den Spuren 1, 5, 9 rechts, von 3, 7, 11 links. An der Ausbiegungsstelle bildet sich später ein zweiter Schenkel, welcher sich an den andern lateralen Strang anlegt.

Die seitlichen Blattspurstränge (*bc, gh, nm, rs, xy*) gehen durch ihr Internodium eigenläufig, dann verschränken sie sich mit den gleichnamigen des nächstuntern Knotens, ziehen durch das folgende Internodium mit dem Medianstrang des nächstobern Blattes vereintläufig, und setzen sich im 2. Knoten je an einen Axillarstrang der nächstuntern Spur an. Die beiden Axillarstränge, *de, ik, op, tu,* sind im eigenen Internodium eigenläufig, im folgenden mit den lateralen Blattsträngen der nächstobern Spur vereintläufig und setzen sich im 2. Knoten an die lateralen Blattstränge der nächstuntern Spur an. Diese Verhältnisse sind sehr regelmässig, es zeigt daher der Querschnitt durch ein Internodium constant 11 Stränge; Fig. 97 zeigt die Anordnung derselben und gibt ihre Bedeutung an durch die gleiche Buchstabenbezeichnung wie am untern Ende von Fig. 96.

10. Blätter alternirend zweizeilig. Zeilen in der Terminalknospe einseitig genähert. Blattspur dreisträngig, mit den Spuren beider Zeilen verschränktläufig.

Medicago sativa, Lathyrus Nissolia, L. Aphaca und Pseudaphaca, L. odoratus, L. purpureus.

L. Aphaca und Pseudaphaca (Fig. 98, 99). Die Laubstengel sind vierkantig, die Kanten zuweilen schwach flügelartig ausgezogen. Der Querschnitt (Fig. 99) zeigt innerhalb der 2 gegenüberstehenden Seitenkanten je einen Strang (*h, g*) und im Innern einen Kreis von 8 und mehr Strängen, die später durch Vereinigung an Zahl abnehmen. Der Medianstrang der Blattspur theilt sich beim Austritt in das Blatt in 3 Aeste, deren mittlerer schwächerer in den Blattstiel geht, während die seitlichen mit den 2 Lateralsträngen bogige Anastomosen bilden, aus denen die Stränge für die Nebenblätter abgehen.

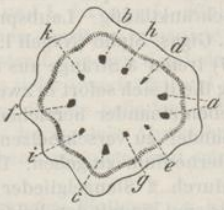


Fig. 97.

Fig. 96, 97. Aristolochia Clematitis, nach Nägeli. Fig. 96. Schema des Strangverlaufs im Stengel, in der eben gelegten Cylinderfläche von innen gesehen. Fig. 97 (20). Querschnitt durch ein Internodium, in der Höhe des unteren Endes von Fig. 96. Weitere Erklärung im Text.

Der Medianstrang (*a, f, l, o, r, u*) geht durch 2 Stengelglieder eigenläufig nach unten, biegt dann erst einseitig aus (*u*) und wird später gabelig, zweischenkelig. Die beiden Schenkel setzen sich an die Lateralstränge der nächstuntern Blattspur an. Die beiden seitlichen Stränge (*bc, gh, mn, pq, st*) verlaufen zuerst durch ihr Internodium innerhalb der Kanten, treten am nächsten Knoten in den Kreis der Spurstränge ein, wobei sie sich mit dem Lateralstrang der nächstuntern Spur verschränken, gehen dann, mit einem Schenkel des Medianstrangs der nächstobern Spur vereintläufig, durch 2 Internodien, und setzen sich endlich im drittuntern Knoten an den Lateralstrang der zweituntern Spur an.

Wenn in der Blattachsel ein Blüthenstiel steht, so erhält dieser 2 Stränge aus dem Stengel (*de, ik*), welche meist eigenläufig durch ein Internodium gehen und sich im nächsten Knoten an die Lateralstränge der nächstobern Spur ansetzen. In diesem Fall zeigt der Querschnitt 8 (Fig. 99), bei Abwesenheit der Axillarstränge 6 Stränge in einen Kreis gestellt, nebst den 2 in den Kanten. Abweichungen von diesem Typus kommen durch höhere oder tiefere Vereinigungen und durch Variation in den Verschränkungen zu Stande. Die Weite der Blattspur beträgt in den beiden ersten Internodien 190° bis 210°.

11. Blätter alternirend zweizeilig. Blattspur meist fünfsträngig, die Lateralstränge zweier successiver Blätter nicht vollständig verschränkt.

Vitis vinifera. Ampelopsis hederacea.

12. Blätter alternirend zweizeilig. Blattspur meist fünfsträngig, die Lateralstränge zweier successiver Blätter vollständig verschränkt.

Phaseolus vulgaris, Ph. multiflorus. — Nägeli, l. c. Dodel in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VIII.

13. Blätter alternirend zweizeilig. Zeilen einseitig genähert. Blattspur 7—9strängig. Alle Stränge zweier successiver Blätter verschränkt. — Platanus occidentalis.

14. Blätter alternirend zweizeilig oder mehrzeilig, Blattspur mehrsträngig. Alle Stränge zweier successiver Blätter verschränkt. Hierher Menyanthes

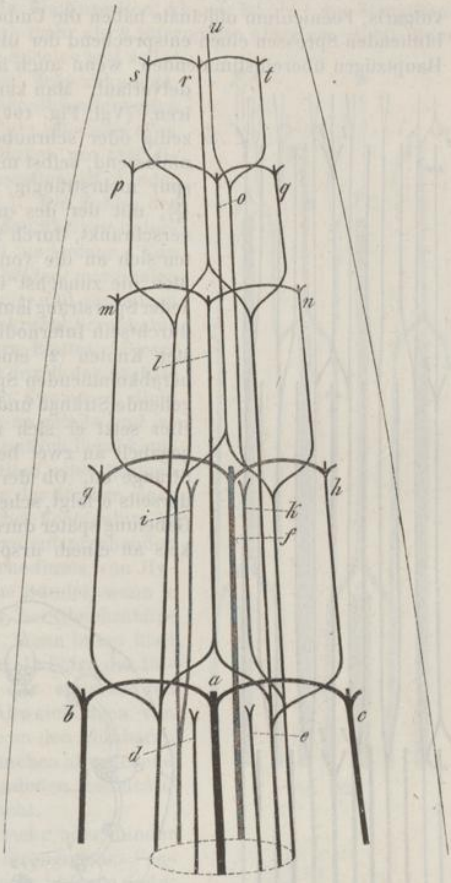


Fig. 98.

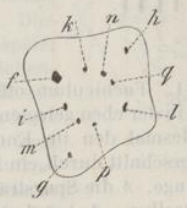


Fig. 99.

Fig. 98, 99. Lathyrus Pseudaphaca, nach Nägeli. Fig. 98. Schema des Strangverlaufs in dem durchsichtig gedachten Stengelende; die dem Beobachter abgekehrten Stränge sind blasser, die zugekehrten schwarz. Fig. 99 (25). Querschnitt durch ein Internodium, wie das zweituntere von Fig. 98; Bezeichnung wie in diesem.

trifoliata mit zweizeiligen Blättern und 10—13strängiger Blattspur, nach Nägeli; ferner viele Umbelliferen.

Nach Untersuchungen[1]) an Aethusa Cynapium, Phellandrium aquaticum, Hydrocotyle vulgaris, Foeniculum officinale haben die Umbelliferen der gewöhnlichen Form in den nicht blühenden Sprossen einen entsprechend der übereinstimmenden äussern Gliederung in den Hauptzügen übereinstimmenden, wenn auch im Einzelnen Abweichungen zeigenden Bündelverlauf. Man kann für denselben folgendes Schema construiren. (Vgl. Fig. 100, 101). Die Blätter stehen alternirend zweizeilig oder schraubenständig, mit der Basis den Stengel ganz umfassend, selbst mit übergreifendem einem Rande. Jede Blattspur mehrsträngig, von der Weite des ganzen Stengelumfangs ($\frac{1}{1}$), mit der des nächstobern und des nächstuntern Blattes verschränkt, durch 2 Internodien abwärts laufend, im 3ten Knoten sich an die vom 2ten herabkommende Spur ansetzend, im 2ten die zunächst über ihr austretende Spur aufnehmend. — Jeder Spurstrang läuft von dem Knoten (3), in welchem er austritt, durch sein Internodium senkrecht abwärts, nimmt in dem nächsten Knoten (2) einen sich anlegenden Strang der von über 3 herabkommenden Spur auf, tritt in 2 zwischen zwei hier ins Blatt gehende Stränge und läuft zwischen diesen zum Knoten 1 herab. Hier setzt er sich rechts oder links ausbiegend an einen, oder gegabelt an zwei benachbarte, vom Knoten 2 herabkommende Stränge an. Ob der Ansatz rechts oder links oder gegabelt beiderseits erfolgt, scheint oft zu wechseln; nicht selten entsteht die Gabelung später durch nachträgliches Auftreten eines 2ten Schenkels an einem ursprünglich einseitig angelegten Strange. Sind die successiven Spuren gleichzählig und die Zahl $= n$, so zeigt der Querschnitt eines Internodiums $2n$ Spurstränge und zwar sind von diesen n stärker und gehen zum nächsten Blatt, n schwächere alterniren mit diesen und treten in das zweitobere Blatt.

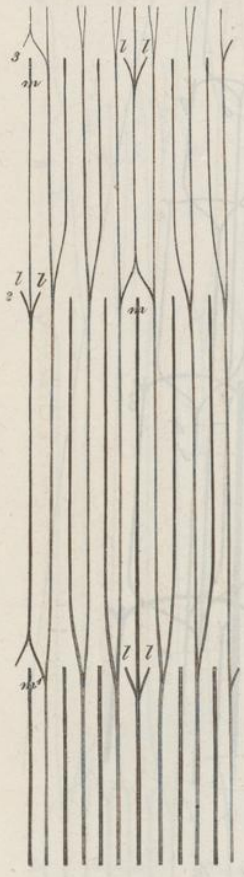


Fig. 100.

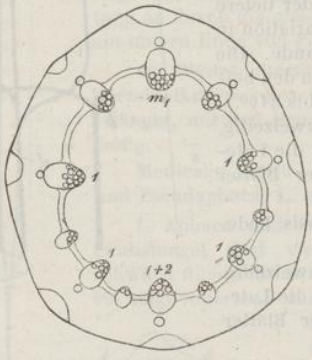


Fig. 101.

Bei den dreisträngigen Spuren der kriechenden Laubtriebe von Hydrocotyle vulgaris wurde keine Abweichung von diesem Schema beobachtet. In den übrigen Fällen, mit höherer Zahl der Spurstränge, sind

Fig. 100, 101. Foeniculum officinale. Fig. 100. Schema des Bündelverlaufs für 7-strängige Blätter, in der eben gelegten Cylinderfläche. Im Niveau der Ziffern 1, 2, 3 die Knoten. m bezeichnet jedesmal den im Knoten austretenden medianen, l die marginalen Stränge. Fig. 101 (40). Querschnitt durch ein Internodium mit der Fig. 100 entsprechender Anordnung und Zahl der Stränge. 1 die Spurstränge von dem zugehörigen (nächsthöhern) Blatt, m_1 der Medianstrang desselben. 1 + 2 der aus den marginalen Strängen von 1 und dem medianen des zweithöhern Blattes gebildete Strang. Die mit den bezifferten alternirenden Bündel sind die vereintläufigen Spuren der 2 Blätter über 1. Zwischen den Bündeln ist die sie verbindende Cambiumzone angedeutet; der kleine Kreis aussen von den stärkern ist der Querschnitt je eines Oelgangs; in jeder der stumpfen Stengelkanten ist der Querschnitt eines Faserbündels in Form eines Kreisabschnittes angedeutet.

1) Ausgeführt 1873 im Strassburger botan. Institut durch Herrn v. Kamienski.

Abweichungen häufig. Sie haben ihren Grund theils in Ungleichzähligkeit der successiven Spuren, indem sich mit Erstarkung eines Sprosses die Strangzahl der successiven Spuren vermehrt und dann 2 und 3 Stränge zwischen 2 der nächstuntern Spur treten können; theils darin, dass die Weite einer Spur (und Blattinsertion) kleiner ist als $\frac{1}{4}$ des Stengelumfangs und alsdann bestimmte Stränge durch mehr als 2 Internodien absteigen; theils kommen, unabhängig von diesen bei derselben Species und selbst einem und demselben Spross möglichen Schwankungen, manchen Species constante specifische Eigenthümlichkeiten zu. So hat die junge Pflanze von Foeniculum officinale (Fig. 100) alternirend zweizeilige, mit den Medianen um 180° divergirende Blätter, die Weite der Blattinsertion ist $\frac{1}{4}$ oder $>\frac{1}{4}$ des Stengelumfangs, die der Blattspur $\frac{1}{4}$. Die Zahl p der in ein Blatt tretenden Stränge ist, wie bei den übrigen untersuchten Arten, eine ungerade: 5, 7 bis 21 und mehr. Von den p Strängen eines Blattes treten die beiden marginalen l, l, Fig. 100, convergirend in ihren Knoten (1) und vereinigen sich hier sofort mit dem zwischen ihnen senkrecht herabkommenden Medianstrang (m) des nächsthöhern Blattes. Dieser vereinte Strang geht dann weiter senkrecht durch das nächste Internodium hinab, um sich im folgenden Knoten (2) dicht über dem hier austretenden Medianstrang zu gabeln und jeden seiner 2 Schenkel mit dem zunächst seitlich herabkommenden Strange zu vereinigen. Der Verlauf aller übrigen Stränge entspricht dem Schema. Die Zahl n der Stränge einer Blattspur in einem Internodium ist also bei Foeniculum $= p-1$, während sie in den dem Schema genau entsprechenden Fällen $= p$ ist. Der Querschnitt des Internodiums von Hydrocotyle z. B. zeigt 6 alternirend ungleiche Bündel, wenn je 3 in ein Blatt treten; der von Foeniculum, bei Gleichzähligkeit successiver Spuren z. B. 12 (Fig. 101), wenn in ein Blatt 7, 16, wenn in ein Blatt 9 Stränge austreten. In Folge der Ungleichzähligkeit successiver Spuren an der erstarkenden Pflanze kommen auch bei Foeniculum Abweichungen von dem gegebenen Specialschema vor. — Die an den blühbaren Sprossen der in Rede stehenden und bei manchen abweichend gegliederten Umbelliferen jedenfalls vorhandenen Modificationen des Bündelverlaufs sind nicht untersucht.

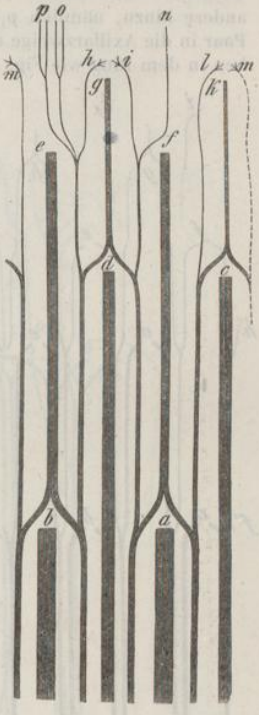


Fig. 102.

15. Blätter opponirt, die Paare mehr oder minder genau decussirt. Spuren einsträngig. Die Stränge eines Paares gehen senkrecht durch zwei Internodien und biegen dann, also im zweituntern Knoten, bald symmetrisch convergirend, bald gleichwendig aus, um dann weiter abwärts zu laufen und sich mit tiefern Blättern angehörigen zu vereinigen. Dieses Verhalten ist nur in den jüngsten Stadien deutlich, später bildet sich meist an der Ausbiegungsstelle ein zweiter Schenkel, so dass der Strang gabelig wird und den senkrecht untern rittlings umfasst (Fig. 102). Ferner wird in vielen hierher gehörigen Fällen die untere Endigung der Stränge ganz undeutlich dadurch, dass sie mittelst sehr frühzeitig auftretender Zwischenbündelchen (Cap. XIV) seitlich verschmelzen.

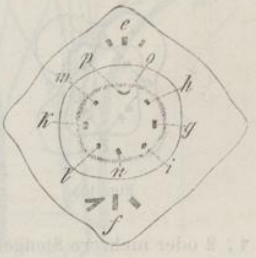


Fig. 103.

Hierher gehören, nach Nägeli und Rohrbach (l. c.), Fraxinus excelsior, Vinca minor, Apocynum hypericifolium, Phlox spec., Veronica incisa, Calluna vulgaris, Hypericum

Fig. 102 und 103. Cerastium frigidum, nach Nägeli. Fig. 102. Schema des Bündelverlaufs. Erklärung im Texte. Fig. 103 (20). Querschnitt durch einen Spross in dem Internodium über *ef* der Fig. 102. Die Buchstaben bezeichnen dieselben Bündel in beiden Figuren. *ef* liegen bei Fig. 103, bereits verzweigt, in der scheidig verwachsenen Basis des zugehörigen Blattpaares.

quadrangulum, Androsaemum, Evonymus europaeus, Alsine-, Spergula-, Cerastium-, Dianthus-, Silene-Arten, Galium, Rubia. Fig. 102 und 103 mögen das Verhalten für den speciellen Fall von Cerastium veranschaulichen. Fig. 102 ist das Schema für den Strangverlauf eines Sprosses in der eben gelegten Cylinderfläche, *ab*, *cd*, *ef*, *gh* die Laubblattspurstränge, die Buchstaben stehen an der Austrittsstelle dieser aus dem Ring. Unter dem durch *dc* bezeichneten Knoten sind nur diese Spurstränge vorhanden. Ueber *dc* kommen andere hinzu, nämlich *p*, *o*, *n* die Stränge des terminalen Blüthenstiels und *hi*, *lm* je ein Paar in die Axillarzweige der Blätter *g* und *k* tretende. (Vgl. § 94). Alle diese Bündel stehen in dem Ring wie Fig. 103, der Querschnitt durch das Internodium über *ef* zeigt.

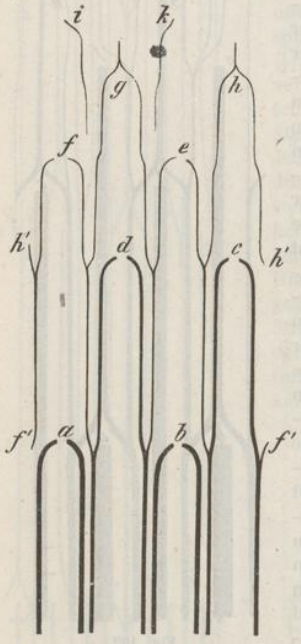


Fig. 104.

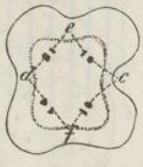


Fig. 105.

16. Blätter quirlständig. Spuren einsträngig, durch mehr als 2 Internodien verlaufend. Trevirania longifolia, Russelia juncea.

17. Blätter opponirt. Spuren drei- oder viersträngig, mit denen des erstuntern Paars vom zweituntern Knoten an vereintläufig, nicht verschränkt. Antirrhinum majus, Ruellia maculata, Bignonia serratifolia, Tecoma radicans.

18. Blätter opponirt und decussirt. Spuren zweisträngig, nicht verschränkt. Anagallis arvensis, Stachys angustifolia, Satureja variegata Host. (Nägeli, l. c.) und viele andere Labiaten, Nepeta Cataria, Melissa officinalis etc. Zwei Stränge, die im Blattstiel zu einem einzigen vereinigt sind, weichen im Stengel der Labiaten (Fig. 104 und 105) sogleich auseinander und gehen innerhalb der Kanten, zwischen denen das Blatt steht, durch 2 Internodien hinab. Am zweituntern Knoten vereinigen sie sich mit denen der nächstunteren Spur, nachdem sie durch ein Internodium unmittelbar neben denselben hergezogen sind. Der Querschnitt unter der Stammspitze zeigt daher immer 8 Stränge, die paarweise genähert unter den Ecken liegen, — die eines Paares ungleich stark, der stärkere dem nächsten, der schwächere dem folgenden Blattpaar angehörend. Die Stränge einer Kante vereinigen sich bald, indem zwischen ihnen Gefässe auftreten. Der Querschnitt zeigt jetzt 4 Stränge, die sich später zu einem geschlossenen Ring (Cap. XIV) vereinigen.

19. Blätter opponirt. Spuren dreisträngig; die Lateralstränge mit denen des nächsten Paares verschränkt.

Clematis Vitalba, Viticella, Atragene, Urtica Dodartii, Lonicera spec., Acer pseudoplatanus, Philadelphus coronarius, Tagetes lucida, T. signata Bartl., Humulus Lupulus, Centranthus ruber, Aesculus macrostachya, Euphorbia Lathyris.

In dem Bezeichneten übereinstimmend unterscheiden sich die Laubtriebe genannter Pflanzen durch den ungleich langen Verlauf der Spuren. Die Medianstränge setzen sich bald im erstuntern, bald im zweituntern Knoten, bald noch tiefer an; die Lateralstränge gehen ebenfalls durch 1, 2 oder mehrere Stengelglieder. Unter Verweisung auf Nägeli sei hier nur das sehr einfache Beispiel von Clematis und Atragene beschrieben (Fig. 106, 107).

Die Blattpaare sind rechtwinklig decussirt. Die 6 Kanten der Internodien, von denen

Fig. 104 und 105. Stachys angustifolia, nach Nägeli. Fig. 104. Schema des Strangverlaufs im Sprossende, in der eben gelegten Cylinderfläche. *ab*, *dc*, *fe*, *gh*, *ik* die Spuren successiver Blattpaare, die Buchstaben in den Knoten stehend. Vom obersten Paar ist erst je ein Spurstrang, *i*, *k* sichtbar. Fig. 105 (35). Querschnitt durch ein junges Internodium, entsprechend dem über *a b* in voriger Figur, die gleichen Stränge mit den gleichen Buchstaben wie in dieser bezeichnet.

2 gegenüberliegende den Blattmedianen entsprechende etwas stärker vortreten, wechseln regelmässig ab. Die Weite der dreisträngigen Blattspur beträgt ungefähr 115°.

Die Medianstränge (*a d, g k, q n, x t*) gehen durch ein Stengelglied, theilen sich im nächsten Knoten in 2 Schenkel und setzen sich mit diesen an die Lateralstränge des dortigen Blattpaares an. Anfänglich ist immer nur 1 Schenkel vorhanden und die beiden Medianstränge des nämlichen Paares biegen (»nach 2 Beobachtungen«) symmetrisch convergirend aus. Die Bildung des 2ten Schenkels tritt bei Cl. Viticella oft erst spät ein oder bleibt ganz aus.

Die 2 Lateralstränge des Blattes (*b c, e f, h i, l m* u. s. w.) laufen ebenfalls durch 1 Internodium, biegen am nächsten Knoten convergirend aus und legen sich an die nämlichen Lateralstränge des letztern an, mit denen sich die Schenkel des Medianstrangs vereinigen. Bei Cl. Viticella ist damit die Blattspur gewöhnlich fertig; bei Cl. Vitalba bildet sich meist auch an der Ausbiegungsstelle der Lateralstränge ein 2ter Schenkel, welcher nach der entgegengesetzten Seite ausbiegt und mit einem Medianstrang des Knotens verschmilzt. Der Querschnitt des jungen Internodiums zeigt 6 Blattspurstränge (Fig. 107, p. 256).

Die Axillaräste haben in ihrem untersten Internodium auch 6 Stränge, die sich bei ihrem Eintritt in den Stengel in 2 vereinigen. Diese 2 setzen sich sogleich rechts und links an den Medianstrang des Tragblatts an.

20. Blätter opponirt. Spuren dreisträngig; die Lateralstränge des nämlichen Paares von Anfang an vereintläufig. Mercurialis annua und M. perennis.

21. Blätter opponirt. Spuren 5strängig; die zweitseitlichen Stränge des nämlichen Paares von Anfang an vereintläufig. Sambucus nigra.

b. Gymnospermen.[1])

Wie schon oben angeführt wurde, ist der Bündelverlauf in den Stengeln der Coniferen von dem der Dicotyledonen nicht verschieden; es sind daher hier nur Specialfälle des Dicotyledonentypus zu verzeichnen.

Die Keimpflanze der meisten hat 2 opponirte Cotyledonen, welche beim Keimen ergrünen und über den Boden treten, selten (Ginkgo und Araucaria, Sectio Columbea) im Boden verbleiben. Mehr als zwei kommen in manchen Genera ausnahmsweise vor, be-

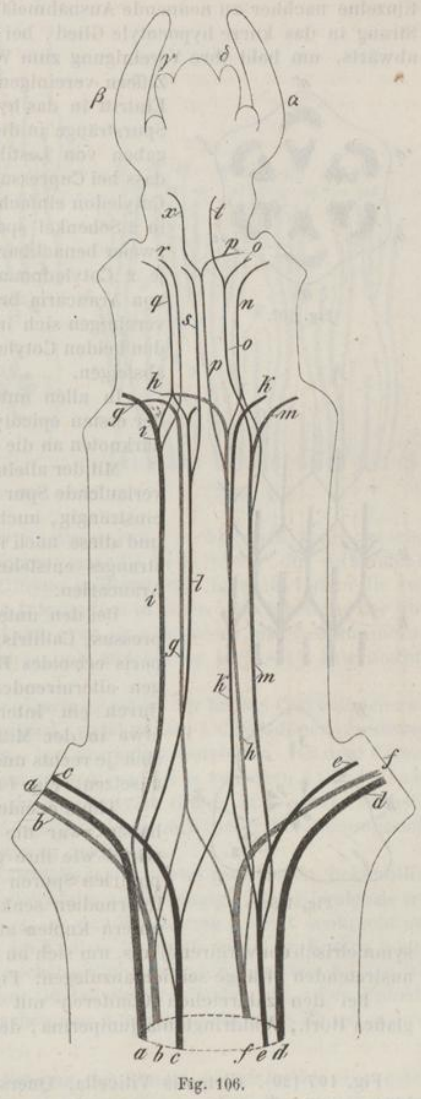


Fig. 106.

Fig. 106 (40). Clematis Viticella, nach Nägeli. Zweigende, durch Entfernung der Oberfläche und Einwirkung von Kali durchsichtig gemacht, den Verlauf der Blattspuren zeigend. Die austretenden Enden der Stränge in Folge leichten Druckes etwas verschoben; die beiden obersten Blattpaare α β und γ δ haben noch keine ausgebildeten Stränge.

1) Nägeli, l. c. — Lestiboudois l. c. — A. B. Frank, Bot. Ztg. 1864 p. 150. — Geyler, Gefässbündelverlauf in d. Laubblattregion d. Coniferen; Pringsheim's Jahrb. VI. — Strasburger, Die Coniferen und Gnetaceen.

ständig bei Taxodium (4 bis 9) und den Abietineen im Sinne Strasburger's, d. h. der Linné'schen Gattung Pinus. Die Zahl der Cotyledonen ist hier nach den Arten verschieden und schwankt bei derselben Art innerhalb weiter Grenzen; z. B. bei Abies pectinata zwischen 4 und 7, bei Pinus silvestris zwischen 3 und 8, bei Pinus Pinea zwischen 8 und 14. Einzelne nachher zu nennende Ausnahmefälle abgerechnet, tritt aus jedem Cotyledon ein Strang in das kurze hypocotyle Glied, bei 2 Cotyledonen laufen beide Stränge senkrecht abwärts, um bald ihre Vereinigung zum Wurzelstrang eintreten zu lassen; bei höheren Ziffern vereinigen sich oft 2 oder 3 Stränge gleich nach ihrem Eintritt in das hypocotyle Glied in einen, so dass die Zahl der Spurstränge in diesem kleiner ist als die der Cotyledonen. Angaben von Lestiboudois (l. c. p. 25 und 26) lassen vermuthen, dass bei Cupressus pyramidalis und Abies balsamea der aus dem Cotyledon einfach in den Stamm tretende Strang sich im Knoten in 2 Schenkel spaltet und dass die ungleichnamigen Schenkel zweier benachbarter sich zu einem senkrecht absteigenden (mit je 2 Cotyledonen alternirenden) vereinigen. Die Cotyledonen von Araucaria brasiliensis[1]) haben je 8 Gefässbündel und diese vereinigen sich in dem Cotyledonarknoten zu je 2, so dass von den beiden Cotyledonen 4 Spurstränge in dem hypocotylen Gliede absteigen.

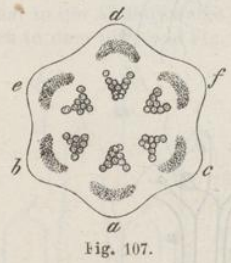


Fig. 107.

In allen untersuchten Fällen setzen sich die Spurstränge der ersten epicotylen Blätter in oder dicht unter dem Cotyledonarknoten an die Cotyledonarstränge an.

Mit der alleinigen Ausnahme von Ginkgo, ist die im Stamme verlaufende Spur der Laub- und Niederblätter bei den Coniferen einsträngig, auch da wo die Blätter mehrere Stränge erhalten und diese noch in dem Knoten durch Spaltung des einen Spurstranges entstehen, wie bei Dammara und den breitblättrigen Araucarien.

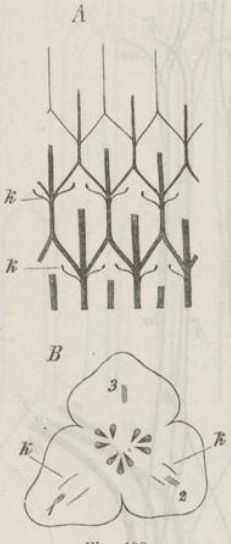


Fig. 108.

Bei den untersuchten Arten von Juniperus, Frenela, Cupressus, Callitris, Libocedrus, Thuja gigantea Nutt, Chamaecyparis ericoides Hort., stehen die Blätter in 2- oder mehrgliedrigen alternirenden Wirteln. Ihre einsträngigen Spuren steigen durch ein Internodium ungetheilt abwärts und gabeln sich etwa in der Mitte des 2. Internodiums in 2 Schenkel, welche sich je rechts und links an die Spurstränge dieses Internodiums ansetzen. Fig. 108.

Thuja occidentalis, Th. plicata und Biota orientalis dagegen haben zwar die gleichen zweigliedrigen, alternirenden Blattwirtel wie ihre genannten nächsten Verwandten; aber die opponirten Spuren jedes Blattpaares steigen ungetheilt durch zwei Internodien senkrecht hinab, biegen dann über der im zweit- untern Knoten austretenden Blattspur gleichseitswendig (seltner symmetrisch convergirend) aus, um sich an die im zweit-, dritt-, selten viertunteren Knoten austretenden Stränge seitlich anzulegen. Fig. 109.

Bei den zahlreichen Coniferen mit schraubenständigen Blättern: Chamaecyparis glauca Hort., Widdringtonia juniperina, den untersuchten Arten von Taxodium, Glypto-

Fig. 107 (20). Clematis Viticella. Querschnitt durch ein junges Internodium. Weitere Erklärungen im Texte.

Fig. 108. Juniperus nana. Nach Geyler. *A* Schema für den Längsverlauf der Bündel in der eben gelegten Cylinderfläche. Die dreigliedrigen Wirtel sind etwas spiralig verschoben. *k* = Knospenbündel. — *B* (16) Querschnitt durch einen jungen Spross. 1, 2, 3 die in der Folge der Ziffern zu einem Wirtel austretenden Bündel; *k* die zu den Axillarknospen tretenden Bündel.

1) Strasburger, l. c. 369.

strobus, Cryptomeria, Sequoja, Cunninghamia, Pinus im Linné'schen Sinne, Podocarpus, Saxegothaea, Taxus, Araucaria haben die einsträngigen Blattspuren im Wesentlichen den gleichen, dem oben für Iberis gegebenen Schema entsprechenden Verlauf. Fig. 110. Jeder Strang steigt durch eine bestimmte Zahl von Internodien eigenläufig abwärts und biegt sich dann gegen einen bestimmten untern Strang, um sich seitlich an ihn anzulegen und weiter abwärts mit ihm zu verschmelzen. Die Nummer des bestimmten untern Stranges, an welchen das Anlegen geschieht, ist nach den Einzelfällen verschieden, für jeden Einzelfall constant, und gehört der Zahlenreihe 2, 3, 5, 8, 13, 21... an. Die Richtung, in welcher das Anlegen an den Vereinigungsstrang erfolgt, ist wiederum für jeden Einzelfall constant und wird bestimmt durch die Nummer des Vereinigungsstranges, so dass das Anlegen an den 3. 8. 21. untern Strang in kathodischer, an den 5. 13. 34. in anodischer Richtung stattfindet (Geyler, l. c.). Derselben soeben besprochenen Regel folgt der Verlauf der Spurstränge der in Wirteln angelegten, nachher schraubig verschobenen Blätter von Cephalotaxus Fortunei, Torreya grandis und, soweit die vorhandenen Daten reichen, Dammara australis. Auch Ginkgo schliesst sich hier an, indem die zwei Spurstränge nach getrenntem Lauf durch 1—3 Internodien in einen verschmelzen, der über der fünftuntern Spur kathodisch ausbiegt und sich etwa im achtuntern Internodium in anodischer Richtung an die fünftuntere Spur anlegt, mit welcher er im 9.—11. Internodium vereintläufig wird.



Fig. 109.

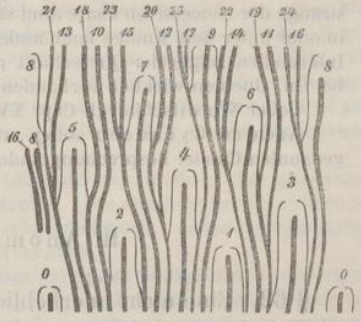


Fig. 110.

Unter den Gnetaceen hat Ephedra vulgaris in jedem der beiden Cotyledonen zwei Gefässbündel, diese treten in das hypocotyle Glied, welches also 4 Cotyledonarspurstränge enthält. Das epicotyle Glied enthält 8 Stränge, je 4 vor jedem Cotyledon. In dem Cotyledonarknoten vereinigen sich diese 8 Stränge zu zweien, welche je zwischen 2 Cotyledonarbündeln abwärts laufen und sich innerhalb des hypocotylen Glieds in 2 an die nächsten Cotyledonarbündel sich ansetzende Schenkel spalten. Unterhalb dieser Vereinigungsstelle treten die 4 Cotyledonarstränge zum Wurzelstrang zusammen.

Jedes der übrigen in genau alternirende zweigliedrige Wirtel geordneten (bekanntlich schuppenförmigen) Blätter von Ephedra ist gleichfalls zweisträngig. Bei E. vulgaris tritt die zweisträngige Blattspur in ihrem Knoten (1) in den Bündelring, steigt senkrecht und parallel 2 Internodien hinab und setzt sich im Knoten 3 seitlich an die im Knoten 2 austretende Spur an, jeder Strang an den ihm nächstseitlich laufenden. In dem Knoten tritt frühzeitig ein die Bündel verbindender querer Gürtel von Tracheiden auf. Für Ephedra campylopoda gibt Strasburger an, dass zwischen den 2 Spurbündeln jedes Blattes ein von

Fig. 109. Thuja plicata, nach Geyler. *A* Schema des Bündelverlaufs in der eben gelegten Cylinderfläche. *B* (16) Querschnitt durch einen jungen Spross. 1, 1 die zunächst in ein Blattpaar abgehenden Bündel. Aussen von jedem unter der Oberfläche ein Harzgang, *h*. —

Fig. 110. Pinus silvestris, nach Geyler. Schema des Strangverlaufs im jungen Spross, in der eben gelegten Cylinderfläche. Blätter nach $^8/_{21}$, in rechtsumläufiger Spirale geordnet. Die Ziffern bezeichnen die als breite Streifen dargestellten Spurstränge nach ihrer Succession; die paarig convergirenden, als dünne Striche gezeichneten Stränge neben den austretenden Blattspuren 0—9 gehen je zu einem Axillarspross. Die Spuren vereinigen sich in kathodischer Richtung mit der je achtuntern.

dem Tracheidengürtel entspringendes »Ergänzungsbündel« läuft, und zwar durch ein Internodium, von dem Knoten des Blattpaares bis zum nächstuntern Quergürtel. Bei Ephedra altissima laufen, nach demselben Autor, die zwei Spurstränge eines Blattes nur in ihrem Internodium getrennt, im nächsten zu einem einzigen Strange verschmolzen. E. vulgaris hat daher in dem Internodium 8 Spurstränge, von denen 2 gegenüberliegende Paare dem gleichen Blattpaare angehören; E. campylopoda hat 10, E. altissima nur 6.

Die Gnetum-Arten haben an den Laubtrieben decussirte Blattpaare, durch gestreckte Internodien von einander getrennt. Jedes Blatt erhält, je nach den Arten, 5 oder 4 Bündel[1]). Nach einigen Untersuchungen an Gn. Thoa laufen die Blattspuren ähnlich dem obigen Umbelliferen-Schema: Die zehnsträngige Spur jedes Blattpaares steigt 2 Internodien hinab und wird im 2. Knoten mit der Spur des nächstuntern Paares vereintläufig; die Spurstränge der successiven Paare sind sämmtlich miteinander verschränkt. Ausserdem müssen in oder unter dem Knoten noch andere Vereinigungen eintreten, denn in den untersuchten Internodien zeigte der Querschnitt nur 18 Stränge statt der nach dem Schema postulirten, bei Gn. Gnemon wirklich vorhandenen 20.

Ueber Welwitschia vgl. Cap. XVI.

Auch die Cycadeen sollen, um Wiederholungen zu vermeiden, erst in dem soeben genannten Capitel Besprechung finden.

II. Anomale Dicotyledonen.

§ 62. Eine nicht unerhebliche Anzahl von Dicotyledonen, einige Cycadeen und Welwitschia weichen von dem ihre Verwandten charakterisirenden Bündelverlauf im Stamme dadurch ab, dass die primären Bündel nicht in einen einfachen Ring geordnet sind. Entweder ist bei ihnen ein nach dem gewöhnlichen Typus geordneter Bündelring vorhanden, es befinden sich aber noch andere Bündel entweder innerhalb desselben, also im Marke, oder ausserhalb desselben, also in der Aussenrinde. Oder die Bündel sind in mehrere, oft nicht scharf unterschiedene Kreise, oder derart geordnet, dass sie auf dem Querschnitt unregelmässig zwischen ungleichnamigem Gewebe zerstreut erscheinen, mit Ausnahme etwa der peripherischsten, welche als ein gegen die Aussenrinde abgegrenzter Ring unterschieden werden können.

Diese mehr oder minder auffallenden Ausnahmen von dem Haupttypus kommen entweder ganz vereinzelten Species innerhalb typisch gebauter Gattungen und Familien zu (z. B. Umbelliferen) oder zahlreicheren Arten sonst typisch gebauter Genera (z. B. Begonia), oder sie sind charakteristisch für bestimmte Gattungen resp. kleinere Familien (z. B. Nymphaeaceen, Calycantheen, Podophyllum, Diphylleja), seltener selbst für grosse Familien, wie Piperaceen und Melastomaceen. Aber selbst bei letzteren finden sich Ausnahmen von der für die Mehrzahl ihrer Angehörigen geltenden Gruppirung der Bündel.

Die bezeichneten Erscheinungen haben ihren Grund entweder in radialschiefer Richtung von Blattspursträngen oder in dem Auftreten stammeigener neben den zum typischen Ring geordneten Spursträngen. Abgesehen von den erst später (Cap. XVI) zu betrachtenden Nyctagineen, manchen Amarantaceen u. s. w. mit markständigen Bündeln, gehören folgende Fälle hierher.

a. Markständige Bündel.

1. Alle Stränge sind Blattspur; die einen nach ihrem Eintritt in

1) Strasburger l. c. p. 115.

den Stamm zum typischen Ringe geordnet, in diesem radial senkrecht gestellt; andere tiefer eindringend, daher markständig, und zwar entweder im Marke zerstreut oder zu Ringen geordnet. Hierher gehören die meisten Cucurbitaceen, Amarantus- und Euxolus-Arten, Phytolacca dioica, die Piperaceen, ohne Zweifel wohl auch die krautigen Berberideen Podophyllum, Diphylleja, Leontice; ferner Papaver-, Thalictrum- und Actaea-Arten.

Die Bündel der rankenden **Cucurbitaceen**[1]) (Cucumis, Cucurbita, Bryonia, Tladiantha, Cyclanthera pedata) — das rankenlose Ecbalium Elaterium hat nur einen Bündelkreis — sind in 2 Ringe geordnet; die des äusseren Ringes stehen vor den Kanten des Stengels und sind diesen gleichzählig, z. B. 5 bei Cucumis sativus, Cucurbita, Tladiantha dubia, Cyclanthera pedata, 7 bei Bryonia dioica; die des innern Ringes alterniren mit denen des äussern, so dass ihr äusserer Theil zwischen letztere fällt, ihre Zahl ist aber nicht immer der der äussern gleich, indem einer ausfällt (z. B. $\frac{5}{4}$ in den vorliegenden Exemplaren von Tladiantha).

Die Stränge beider Ringe sind, soweit die Untersuchung reicht, Blattspurstränge, welche durchschnittlich zwei Internodien abwärts laufen. Die durch frühzeitig auftretende unregelmässige Queranastomosen in den Knoten sehr erschwerte, genauere Ermittelung ihres Verlaufes bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten.

Von den untersuchten **Amarantaceen** haben die einen, nämlich Arten von Celosia, Gomphrena, Alternanthera, Froelichia, Achyranthes, typisch dicotylen primären Bündelring und Markcylinder, letzern bündelfrei. Bei Amarantus[2]) caudatus, A. retroflexus und Euxolus emarginatus A. Br. treten die zahlreichen, z. B. 11, in der Blattbasis zu einer nach oben concaven Bogenreihe geordneten Stränge im Knoten steil absteigend auseinander; die einen mit von oben herabsteigenden einen Bündelring bildend, die andern tiefer in das Mark dringend. Innerhalb des Bündelringes kommen dadurch mehrere unregelmässige markständige Ringe zu Stande, in welchen die zu den einzelnen Blättern gehörenden Stränge gruppenweise genähert bleiben. Die Mitte des Marks ist bündelfrei. Die medianen Stränge jeder Blattspur scheinen am tiefsten ins Mark zu dringen. Nach unten werden die Stränge einer Spur, nachdem sie mehrere Internodien eigenläufig durchzogen, vereinläufig; die genauere Untersuchung ihres Verlaufes ist noch vorzunehmen. Schmächtige Exemplare von Euxolus lividus Moq. zeigten ähnliche, jedoch einfachere Verhältnisse.

Phytolacca dioica hat (nach Nägeli l. c. p. 118) für jedes Blatt drei Spurstränge. Die beiden seitlichen steigen im Stengel zwischen Mark und Aussenrinde radial senkrecht hinab, spalten sich zuerst in 2, dann in mehrere Schenkel und diese bilden mit einander den Bündelring. Der Medianstrang tritt in das Mark ein, jedoch kaum tiefer als auf $\frac{1}{3}$ des Markradius, steigt hier durch 8—12 Internodien hinab und vereinigt sich dann wieder mit dem Ring. Er beschreibt einen nach innen convexen Bogen, dessen stärkste Wölbung in seinem obern Theile liegt; innerhalb des 3.—4. Internodiums hat er schon seine grösste Annäherung an die Mitte des Markes erreicht. Der Querschnitt durch ein fertiges Internodium zeigt hiernach 8—12 innerhalb des Ringes freiliegende Stränge.

Der Verlauf der Stränge, welche im oberirdischen Stengel von **Podophyllum**, Diphylleja, Leontice[3]) auf dem Querschnitt fast nach Art von Monocotylen über das ganze Mark vertheilt sind, und jener, welche bei **Papaver** orientale (auch öfters P. somniferum), bei **Actaea** racemosa[4]), Cimicifuga foetida und Thalictrum-Arten eine unregelmässig zwei- bis dreireihige Zone um das Mark herum bilden, ist noch genauer zu untersuchen; an ihrer Blattspurqualität kann kaum gezweifelt werden.

---

1) Bernhardi, Beobacht. über Pflanzengefässe, p. 20. — Sanio, Bot. Ztg. 1864, 227 — Nägeli, l. c. p. 77.

2) Link, Grundlehren der Anatom. und Physiol. der Pflanzen, p. 144, 148. — Unger, Dicotyledonenstamm, p. 108.

3) C. H. Schultz, Vaisseaux du latex etc., Mém. prés. Acad. d. Sciences VII (1844). — Sanio l. c. p. 230. —

Ob die markständigen Bündel, welche bei **Statice** oder **Plumbagineen** vorkommen sollen [1]), hierher gehören, ist zu untersuchen; ich fand solche bei den untersuchten Statice-, Armeria- und Plumbago-Arten überhaupt nicht.

Für sämmtliche untersuchte **Piperaceen** mit Ausnahme von Verhuellia ist seit P. Moldenhawer und E. Meyer bekannt, dass in dem Internodium innerhalb eines bei den holzigen Arten (Pipereen) später secundäre Verdickung erfahrenden Bündelringes, meist ein Kreis markständiger Bündel verlaufen. Selten ist mehr als ein innerer Kreis vorhanden, z. B. bei Peperomia variegata zuweilen 2, bei P. incana und obtusifolia 3—4, bei Piper geniculatum 2, bei Artanthe cordifolia 4.[2]) Die Zahl der Bündel sowohl der inneren als des äusseren Kreises wechselt, bei manchen Species wenigstens, nach den successiven Internodien desselben Sprosses. Innerhalb eines Internodiums verlaufen sie senkrecht. Die Verfolgung ihres weitern Verlaufs wird bei den meisten Arten im Knoten durch quere Anastomosen erschwert; die meisten neueren Autoren kamen zu dem Resultat, dass die Stränge theils gemeinsame, theils, und zwar vorwiegend die innern, stammeigene sind, zumal der Blüthenstand unbestritten stammeigene enthält. Nur Karsten sprach schon im Jahre 1847 für die Pipereen eine andere Ansicht aus, nach welcher sämmtliche Stränge Blattspurstränge sind, und welche die eingehenderen Untersuchungen von Weiss bestätigen und verallgemeinern. Ueber letztere kann hier nur kurz und unter Verweisung auf die Originalarbeit berichtet werden, weil diese erst nach Beginn des Druckes dieses Buches erschien.

Peperomia galioides zeigt den Verlauf am klarsten. Die Blätter stehen in 5gliedrigen Wirteln, jedes erhält einen einzigen Strang. Die Stränge treten im Knoten in den äusseren Kreis, laufen in diesem durch ein Internodium abwärts, biegen dann nach innen und steigen, den innern Kreis bildend, durch das 2. Internodium abwärts, um sich unter diesem, in dem Knoten, an die hier ins Mark einbiegenden Bündel des nächstobern Wirtels anzusetzen. Der Querschnitt durch das Internodium zeigt 2 fünfgliederige concentrische Bündelkreise.

P. brachyphylla hat zweigliedrige decussirte Blattwirtel. Jedes Blatt erhält 3 Stränge, einen medianen und 2 seitliche. »Die Medianstränge verlaufen im peripherischen Kreise durch 2 Internodien, wenden sich dann nach innen, und legen sich nach weiterem Verlauf durch 1 Internodium im Marke an einen markständigen Strang mit den sich verjüngenden Enden an. Alle seitlichen Blattspurstränge verlaufen durch ein Internodium im peripherischen Kreise, biegen im nächstuntern Internodium in das Mark ein, verlaufen auch noch im Marke durch ein Internodium und setzen sich, ebenfalls mit verjüngten Enden, an die markständigen Stränge des 3. Internodiums an.« In jedem Knoten gehen hiernach 6 Stränge nach innen, im Marke des Internodiums liegen aber nur 4, es müssen sich daher einzelne Stränge bei ihrem Eintritt ins Mark vereinigen. Aehnlich, jedoch complicirter und minder regelmässig fand Weiss den Verlauf bei P. rubella und den mit alternirenden Blättern versehenen P. variegata und incana, von welchen die erstere 12 strängige, die andere 7strängige Blattspuren hat.

Für die holzigen Pipereen (Piper, Artanthe, Chavica-Arten) fand Weiss in Uebereinstimmung mit Karsten, dass die Stränge der vielsträngigen, stengelumfassenden Blattspur, bei Vorhandensein eines oder zweier markständigen Kreise durch wenigstens 1 Internodium in dem peripherischen Kreise hinabsteigen, dann ins Mark einbiegen, im markständigen Kreise durch ein zweites Internodium verlaufen und sich schliesslich an markständige Stränge eines untern Internodiums ansetzen. Beim Eintritt aus dem äussern in den innern Kreis können sich 2 oder 3 Bündel vereinigen, die Zahl der markläufigen daher in den successiven Internodien wenig regelmässig wechseln. Bei mehr als 2 Kreisen (Artanthe cordifolia) verlaufen die markständigen Stränge durch mindestens 2 Internodien. —

---

1) Russow, Vgl. Unters. p. 153. — Schwendener, D. mechan. Princip, p. 143.

2) P. Moldenhawer, Beitr. p. 5. — E. Meyer, De Houttuynia et Saurureis, p. 39. — Unger, Bau etc. des Dicotyledonenstammes, p. 68 u. a. — Karsten, Veget. Org. d. Palmen, I. c. p. 148. — C. de Candolle, Mémoire sur la Famille des Pipéracées. Mém. soc. phys. de Génève, Taf. XVIII, 2. — Sanio, Bot. Ztg. 1864, 193. — F. Schmitz, das Fibrovasalsystem d. Piperaceen. Diss. Essen 1871. — J. Weiss, Wachsthumsverh. etc. d. Piperaceen, Flora 1876.

Es ist einleuchtend, dass der Bündelverlauf bei den Piperaceen mit dem der Commelineen (§ 69) grosse Aehnlichkeit hat. —

2. Alle Stränge Blattspur. Sie gehen nach ihrem Eintritt in den Stamm in ein nach allen Seiten unregelmässig verästeltes Bündelnetz über. Hierher die Nymphaeaceen, die Gunnereen, Primula auricula und ihre nächsten Verwandten, vielleicht auch manche Balanophoreen. Bei den drei erstgenannten Gruppen sieht man von jedem Blatte aus eine bestimmte Anzahl Bündel in den Stamm treten und sogleich nach dem Eintritt in ein Netz von Strängen übergehen, welche sowohl in Richtung der Stammoberfläche als auch der Radialebenen durch schräge und quere Anastomosen unregelmässig verbunden sind, und welches durch den Ansatz von Wurzel- und von Knospenssträngen noch mehr complicirt wird. Querschnitte und Längsschnitte durch den Stamm zeigen »ordnungslos zerstreute« Stränge in den verschiedensten Richtungen durchschnitten; erstere erinnern hierdurch oberflächlich an die Querschnitte monocotyledoner Stämme, unter welchen jedoch nur die der Aroideen mit ordnungslos netzförmiger Bündelverbindung näher verglichen werden können.

Der Bau der **Gunnera**-Arten ist von Reinke[1]) genauer untersucht. Bei G. chilensis Lam. (G. scabra R. P.) tritt aus jedem Cotyledon ein Spurstrang in das kurze hypocotyle Stengelglied; beide vereinigen sich nach senkrechtem Verlaufe zum axilen Wurzelstrang. Auf die Cotyledonen folgt zunächst ein Paar annähernd opponirter und mit jenen decussirter Primordial-Blätter, dann die fernern in spiraliger Stellung, alle durch verschwindend niedrige Internodien von einander getrennt. Von den Primordialblättern treten je 3 im Cotyledonarknoten vereintläufig werdende Stränge in das hypocotyle Glied, hier alterniren die beiden vereintläufigen Spuren mit denen der Colyledonen, um sich abwärts mit ihnen zum axilen Strang zu vereinigen. Gleich an ihrer Eintrittsstelle in die Stammmitte werden sie untereinander verbunden durch einen der Stengeloberfläche parallelen, horizontalen Strang und durch einen oder wenige die Stammmitte schräg durchziehende. Von letzteren gehen kurze Aeste zu den Cotyledonarsträngen. Aus den auf die 2 primordialen zunächst folgenden Blättern treten auch je drei Stränge in den Stamm ein, aus den successive höhern eine (nicht näher angegebene) grosse Zahl. Jede successive Blattspur verhält sich den ersten in sofern gleich, als sie an der Eintrittsstelle in den Stamm sofort durch Verbindungsstränge nach allen Richtungen mit dem Bündelnetz in Zusammenhang tritt; nur dass sich die Zahl der Stränge jeglicher Art und Richtung in dem Maasse vermehrt, als die 2 mm starke Axe des Keimpflänzchens zu dem 50 mm dicken Knollenstamm erstarkt. Die Entstehung der Stränge aller Kategorien erfolgt annähernd gleichzeitig.

Mit G. chilensis stimmen in Gliederung und Bau überein G. petaloidea, bracteata, insignis, commutata, peltata, manicata. G. perpensa L., an welche sich G. macrophylla anschliesst, hat in ihrem mit etwas mehr gestreckten Internodien versehenen, 1 Ctm. dicken Stamm vorwiegend längsverlaufende Stränge, die meisten zu einem Hohlcylinder-Netze innerhalb der parenchymatischen Aussenrinde vereinigt, mit queren und schrägen das Mark durchziehenden Verbindungssträngen.

In den kurzen Internodien des 2—3 mm dicken, beblätterten Stammes von G. magellanica laufen der Länge nach 3—4 Gefässbündel, welche sowohl direct, durch Convergenz, mit einander zur Bildung spitzer gestreckter Maschen in Verbindung treten, als auch in den Knoten, an den Eintrittsstellen der 3 strängigen Blattspur, durch quere Anastomosen verbunden sind. Die gestreckten Internodien der Stolonen dieser Pflanze haben meist nur ein concav bandförmiges, axiles Bündel; zuweilen spaltet sich dieses streckenweise in 2. Die dünnen Stengel von G. monoica und prorepens endlich zeigen in ihren Internodien

1) Morphologische Abhandlungen. Leipzig 1873, p. 47, Taf. 4—7.

meist zwei, streckenweise zu einem einzigen vereinigte Stränge, in welche die (einsträngigen ?) Blattspuren einlaufen; in den gestreckten Internodien der Stolonen einen axilen Strang.

Bei Primula **Auricula**[1]) vereinigen sich die einsträngigen Blattspuren der Cotyledonen und der ersten Blätter, ziemlich horizontal in die Mitte des Stämmchens einlaufend, zu einem diese durchziehenden axilen Strange. Die von den folgenden Blättern herkommenden Bündel verlaufen im Stengel eine — nicht nach constanter Internodienzahl bestimmte — Strecke weit nebeneinander abwärts, um sich dann miteinander oder mit dem axilen Strang zu vereinigen. Mit der Erstarkung der Pflanze nimmt die Zahl der in ein Blatt tretenden Stränge bis auf 20 zu, diese treten schräg in den Stengel hinab und sind in diesem durch unregelmässig und schräg in radialem und tangentialem Sinne verlaufende Aeste und Anastomosen verbunden. Im Querschnitt tritt ein Ring von 15—20 etwas stärkern, weit von einander stehenden Bündeln hervor, welche den mittleren der Blattbasis entsprechen; im Umkreis des Rings sind zahlreiche kleinere, vorwiegend von den seitlichen der Blattbasis herkommende ordnungslos zerstreut; in dem innerhalb des Ringes gelegenen Raume die Querschnitte der auch hier nach allen Seiten laufenden Verbindungszweige. Aehnlich wie Pr. Auricula verhalten sich Pr. Palinuri, calycina, marginata. Andre Primula-Arten, wie Pr. sinensis, spectabilis, elatior, haben einen typisch dicotylen Ring von Bündeln, welche sehr früh durch Zwischenstränge seitlich verschmelzen. Ueber ihren speciellen Verlauf und die Besonderheiten mancher Species, zumal Pr. farinosa vgl. Kamienski's Arbeit.

Bei den **Nymphaeaceen** ist das Gefässbündelsystem des Stammes (Rhizoms) ein meist schwer zu entwirrendes Netz anastomosirender Stränge, von denen die für die Blätter, Wurzeln, Blüthenstiele an bestimmten Orten sich abzweigen und welches bei stärkeren Stämmen, z. B. von Nuphar luteum, innerhalb einer allerdings wohl abgegrenzten Rinde, das ganze Innere des Stammes, auch die Mitte durchzieht. Das Chaotische dieser Structur ist aus Unger's Abbildung[2]) ersichtlich. Nägeli (l. c. 121) versucht die Sache aufzuklären nach Untersuchung schwacher Rhizome von Nymphaea alba. Ich gebe seine Beschreibung hier wieder. Internodien verkürzt. Blätter schraubenständig. Der Querschnitt zeigt zwischen Mark und Rinde einen Kreis von getrennten Strängen, welche meistens in 3, selten in 4 schon dem blossen Auge kenntliche Partien getrennt ist. Die 3 Partien sind von ungleicher Breite; sie wechseln in der Länge des Stammes fortwährend und stehen mit der Anordnung der Blätter in Beziehung. Die Stränge des Kreises sind vielfach mit einander verbunden, so dass derselbe, von der Fläche betrachtet, ein Netz darstellt. Mitten durch das Mark verläuft ein centraler Strang, welcher hin und wieder einen Ast nach dem Netz abgehen lässt.

Aus der Blattbasis treten 5 Stränge in den Stengel ein; 3 davon liegen etwas höher und bilden die eigentliche Blattspur. Ihre Lateralstränge weichen stark auseinander und verflechten sich auf 2 ziemlich diametralen Punkten mit dem netzartigen Kreis, so dass die Spur etwa 180° weit ist. Der Medianstrang verliert sich ebenfalls meist sogleich in dem Netz. Zuweilen jedoch geht er, nachdem er mit anderen Strängen einige Anastomosen gebildet hat, einwärts durch das Mark, um sich mit dem centralen Strang zu vereinigen. An einem Stamm waren es das 8. und 13., an einem andern das 1., 6., 11., 18. und 32. Blatt, deren Medianstränge sich nach dem Centrum wendeten, während diejenigen aller übrigen Blätter in dem äusseren Netz blieben. Beim ersten Beispiel befanden sich das 8. und 13., beim 2ten das 1., 6., 11. und 32. Blatt an der oberen Seite des liegenden Stammes, das 18. an dessen unterer Seite.

Ein selbständiges Fortwachsen des centralen Stranges an seiner Spitze wurde nicht beobachtet; Nägeli hält ihn daher für ein Sympodium von Medianssträngen.

An schwachen Rhizomen von Nuphar pumilum fand ich den Querschnitt der Beschreibung für Nymphaea ähnlich: ein unregelmässiger Ring von 8—12 Bündeln und ein mittlerer, oft sehr excentrischer, manchmal verzweigter, selten einem Querschnitt ganz fehlender Strang. Die Bündel des Ringes bilden ein Netz mit gestreckten Maschen, und zwar

---

1) Vaupell, Ueber d. peripherische Wachsthum d. dicotyled. Rhizome. Leipzig 1855. — v. Kamienski, Zur vergl. Anatomie d. Primeln. Diss. Strassburg, 1875.

2) Anat. u. Physiologie, p. 235.

werden die Hauptmaschen von den Strängen der Blattspur begrenzt, zwischen welchen kleinere Stränge, meist etwas mehr in das Mark vorgeschoben, ein irreguläres Maschenwerk bilden. Die Blattspur ist dreisträngig, etwa 120° weit, der Medianstrang gabelt sich im Knoten in 2 stumpfwinkelig divergirende Schenkel, deren jeder mit dem Lateralstrang seiner Seite vereintläufig absteigt. — In die Mittellinie des Stammes sah ich den Medianstrang nie einbiegen, vielmehr hier nur einen unregelmässig hin und her laufenden, hie und da einen Ast abgebenden und mit dem peripherischen Netz anastomosirenden Strang, von dem unter dem Vegetationspunkt eine selbständige Endigung nicht zu finden war. — Ich habe übrigens nur wenige Präparate untersucht und möchte mit vorstehenden Andeutungen auf N. pumilum nur hingewiesen haben als auf ein zur Aufklärung des Stammbaues bei den Nymphaeaceen wohl geeignetes Object.

3. Spurstränge und stammeigene. Die Spurstränge sind zum Ring geordnet, die stammeigenen Bündel stehen im Marke. Hierher Begonien, Orobancheen, Arten von Mamillaria, Melastomaceen, einige Umbelliferen und Aralien; ferner der Hauptsache nach wohl auch Nelumbium.

Bei den **Begonien** sind markständige Bündel häufig, Hildebrand[1]) fand sie bei 28 Arten unter 128, beispielsweise bei B. Evansiana, laciniata, Rex, xanthina etc. Nach Hildebrand's Beschreibungen fertiger Zustände (der Verlauf von unten nach oben verfolgt) scheinen es vorwiegend stammeigene zu sein. In den ersten Internodien der Keimpflanze fehlen sie, sie zweigen sich erst in höhern Internodien von denen des Ringes ab. Im Internodium laufen sie parallel-senkrecht, in den Knoten anastomosiren sie mit einander und denen des Ringes; in der Regel tritt keines ohne Verbindung mit anderen durch den Knoten. Bei B. Hügelii, muricata und luxurians sah Hildebrand 1—3 markständige Bündel, ohne vorher mit anderen anastomosirt zu haben, direct in die Mitte des Blattstiels treten, eine Erscheinung, welche seltener auch bei anderen, z. B. B. laciniata vorkommt. Aus dem Geflecht im Knoten gehen Markbündel weiter in das nächsthöhere Internodium und andere Bündel zweigen sich ab, um in den Ring einzutreten. In einigen Stämmen wenden sich einzelne Bündel in successiven Knoten successive ins Mark und wieder in den Ring und endlich in ein Blatt, »jedoch ist dieser ganze Verlauf viel durch Anastomosen undeutlich gemacht.« —

Die vielfach noch bestehenden Unklarheiten haben ihren Grund zum Theil in der Schwierigkeit, den Lauf der Begonienbündel genau zu verfolgen. Dass die markständigen grossentheils stammeigene sind, wird schon dadurch wahrscheinlich, dass sie, nach Sanio's Untersuchung der B. Evansiana (l. c. 224), später als die des Ringes entstehen.

Aralia racemosa[2]), A. japonica, nicht aber andere Arten, z. B. A. papyrifera, haben innerhalb des typisch dicotylen Ringes einen zweiten, der aus kleinen, entfernt gestellten Bündeln besteht. Ausserdem stehen nach Sanio bei A. racemosa noch einzelne Bündelchen im Mark zerstreut. Im Internodium senkrecht verlaufend, anastomosiren alle diese Markbündel in den Knoten, ohne in Blätter zu treten; ihre Ausbildung erfolgt viel später als die des Ringes. Die äusseren markständigen Bündel sind hinsichtlich der Vertheilung von Gefässen und Siebröhren umgekehrt wie die des Ringes, die inneren unregelmässig orientirt. Vgl. § 101.

Im Stengel einiger weniger **Umbelliferen**[3]: Silaus pratensis Bess., Peucedanum Oreoselinum Mch., Opoponax Chironium K., Ferula communis und einer unbestimmten Form vom Taurus sind markständige Bündel innerhalb des Ringes beobachtet; bis 13 bei Silaus, bis 20 bei Opoponax, 82 bei der Pflanze von Taurus (Reichardt) wenigstens 100 im blühbaren Stengel von Ferula communis. Sie sind auf dem Querschnitt über das ganze

---

1) Anatomische Untersuchungen über die Stämme d. Begoniaceen. Berlin 1859.

2) Sanio, l. c. p. 226.

3) De Candolle, Organographie, I, p. 184, Taf. III. — Jochmann, de Umbelliferarum structura. Vratislav. 1854. — H. W. Reichardt, Ueber das centrale Gefässbündelsystem einiger Umbelliferen. Wiener Acad. Sitzungsber. Bd. XXI. (1856) S. 133.

Mark zerstreut; ihre Zahl wechselt in successiven Internodien, z. B. bei Silaus, Exempl. I. 13. 11. 10. 9. 7. 3; Exempl. II. 10. 8. 7. 7. 6. 4; Exempl. III. 9. 8. 5. 3. 1. — Peuced. Oreoselinum: Exempl. I. 22. 20. 18. 17. 14. 7; Exempl. II. 20. 18. 17. 17. 12. 6; Exempl. III. 15. 13. 10. 7. 3.

Nach den übereinstimmenden Angaben von Jochmann und Reichardt treten die markständigen Bündel nicht in den Blattstiel aus, sie sind stammeigen. Sie ziehen parallel und senkrecht durch das Internodium, hie und da getheilt, und streckenweise vereinläufig, im Knoten anastomosiren sie durch Verbindungsstränge mit einander, und mit denen des Rings; von den Knoten-Anastomosen gehen die das nächste Internodium durchziehenden Markbündel ab. Die des untersten Internodiums über der Wurzel setzen sich an die des Ringes daselbst an, resp. entspringen von diesen; die des untersten Internodiums eines Astes ebenso, ohne mit denen des Stammes in directer Continuität zu stehen (Reichardt).

Das Vorkommen der Markbündel ist eine rein specifische Eigenheit. Von 8 untersuchten Arten von Peucedanum zeigt sie das einzige P. Oreoselinum; dem Silaus tenuifolius fehlen sie. In der jährigen Keimpflanze von S. pratensis sind sie noch nicht vorhanden.

Einige **Mamillarien**[1]) zeigen innerhalb des typischen, von Blattspuren gebildeten Ringes einen zweiten in dem peripherischen Theile des Markes stehenden, gebildet aus zahlreichen kleinen, stammeigenen Bündelchen. Bei M. angularis und einer unbestimmten, ihr ähnlichen Species sind es ihrer einige 30. Sie steigen den Blattspuren parallel im Stamme aufwärts, in radialer und besonders in tangentialer Richtung stark undulirt und spitzwinklig anastomosirend. Der jungen Keimpflanze und den jungen Trieben fehlen sie, und entstehen erst später, ziemlich hoch über dem Grunde des Sprosses von der Innenseite der Blattspurbündel entspringend. Anastomosen mit dem Blattspur- oder dem secundären Holzring konnte ich ausser an der Ursprungsstelle nicht finden. Bei anderen Mamillarien, wie M. pusilla, glochidiata u. a. suchte ich die Markbündelchen auch im erwachsenen Sprosse vergebens. Von anderen Cacteen haben Echinocactus- und dicke Cereusformen (z. B. C. candicans?) ein markständiges Bündelsystem, welches seiner besondern Beziehung zu den Seitensprossen wegen im § 94 besprochen werden wird.

Die kleinen **Orobancheen** zeigen im Stengel nur den typischen dicotylen Blattspurring. Kräftige Stengel der robusteren Formen, wie O. elatior Sutt., rubens Wallr., caryophyllacea Sm., Rapum Thuill., Cistanche lutea[2]) haben innerhalb des Ringes, im Marke zerstreut, kleine Bündelchen in wechselnder, bei starken Exemplaren hoher Zahl. Sie sind stammeigen, laufen an jungen Exemplaren undulirt der Länge des Stengels nach, hie und da anastomosirend, unter dem Stengelende blind auslaufend. Vgl. Fig. 111. — An entwickelten Blüthenstengeln hören sie unterhalb der Inflorescenz allmählich auf, indem sie nach aussen biegen und sich mit den Bündeln des Ringes vereinigen. Nur bei Cistanche lutea, wo sie in bedeutender Menge vorkommen, verlaufen ihrer viele frei bis in die äusserste Spitze der Inflorescenz. Bei Epiphegus americanus und Conopholis[3]) finden sich in der Basis der Hauptstengel drei concentrische Bündelkreise, die Bündel derselben bei letzterer Gattung in radialen Reihen aneinanderstossend. Ob diese in die in Rede stehende Kategorie oder in die der radial divergirenden Spurstränge gehören, oder secundäre Cambiumproducte sind, ist ungewiss.



Fig. 111.

In dem Blüthen tragenden Stengel der **Balanophora**-Arten findet nach Göppert's[4])

Fig. 111. Orobanche Rapum (Nat. Gr.). Knospe eines blühbaren Sprosses, medianer Längsschnitt. *b*—*b* Bündelring aus Blattspuren bestehend. Innerhalb desselben die stammeigenen Bündel. An der abgeschnittenen Basis Anastomosennetz letzterer untereinander und mit den Blattspurbündeln.

---

1) v. Mohl, Verm. Schriften, p. 115.

2) Graf zu Solms-Laubach, de Lathraeae generis positione systematica. Diss. Berlin 1865, p. 8, 14, und Pringsheim's Jahrb. VI, 522. 3) Chatin, Anat. comp., Taf. XVIII.

4) Ueber den Bau der Balanophoren. N. Act. Carol. Leopold. Vol. XVIII. Suppl. 1. — Vgl. auch Hooker, Balanophoreae, Transact. Linn. Soc. London XXII. Graf zu Solms in Pringsheim's Jahrb. l. c. p. 529.

Darstellung das gleiche oder ganz ähnliches Verhalten statt, wie bei O. Rapum: zahlreiche verästelte Bündelchen zerstreut innerhalb eines aus Blattspuren aufgebauten Bündelringes.

Bei den Helosideen ist der Bündelring in den gestreckten Rhizomen allein vorhanden, in den Knollen und Inflorescenzen verästelte, zerstreute Bündel.[1])

An dem Rhizom von **Nelumbium** speciosum[2]) folgen regelmässig auf einander 2 Niederblätter und ein Laubblatt. Das Internodium zwischen letzterem und dem nächstfolgenden Niederblatt ist (bis auf 4 Fuss) gestreckt, die übrigen kurz. Das gestreckte Internodium (Fig. 112) ist stumpf sechskantig, so dass bei horizontaler Lage desselben je eine Fläche nach oben (*o*) und unten (*u*) je eine Kante nach rechts und links sieht. Es wird

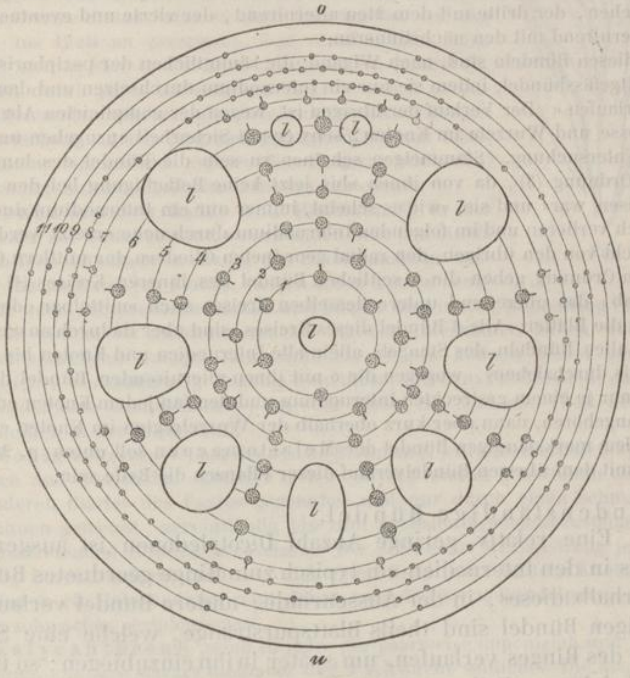


Fig. 112.

durchzogen von 6 grossen, den Kanten entsprechenden, einem kleinen axilen und zwei kleinen, der obern Fläche entsprechenden Luftkanälen (*l*), und in den regelmässigen Fällen (kleine Abweichungen kommen vor) von etwa 252 senkrecht verlaufenden Gefässbündeln, deren Anordnung im Querschnitt nach Wigand folgende ist. Erstlich eine innere Ordnung von 12 Bündeln, in 2 concentrische mit einander alternirende Kreise (1 und 2) zu je 6 geordnet, innerhalb jedes Kreises in gleichen Abständen von einander, im innersten Kreise (1) ein Bündel vor der Mitte der obern, eins vor der Mitte der untern Fläche stehend.

Fig. 112. Schema des Querschnitts durch das Rhizom-Internodium vom Nelumbium speciosum. Nach Wigand. *o* obere, *u* untere Seite, *l* Luftkanäle. Die Ziffern 1—11 bezeichnen die successiven Kreise, in welchen die Bündel geordnet sind, die runden Flecke auf den Kreislinien die Bündel. Die Bündel des Kreises 3 und 5 sind umgekehrt orientirt wie die übrigen, was durch die Richtung der den runden Flecken aufgesetzten Striche angedeutet ist.

1) Vgl. Eichler in Flora Brasiliensis. Fasc. XLVII.

2) Nach Wigand, Nelumbium speciosum. Bot. Ztg. 1871 p. 816 ff. S. auch Trécul, Ann. Sc. nat. 5. Sér. I, p. 162 ff.

Zweitens eine mittlere, bis zur Aussengrenze der Luftkanäle reichende Ordnung: 4 concentrische Ringe (Kreis 3—6), in jedem der Kreise 4, 5, 6 ein Bündel mit 2 Luftkanälen alternirend; in dem Kreise 3 kommt zu der sonst gleichen Anordnung hinzu, dass zwischen 2 seitlich untern Luftgängen jederseits 3, zwischen 2 seitlich obern jederseits 2 Bündel, also sechs Bündel mehr vorhanden sind wie in den anderen Kreisen; die Bündel der 4 Kreise, mit Ausnahme der letztgenannten 6, bilden regelmässige Radialreihen. — Drittens die peripherische Ordnung, zwischen der Aussenseite der Luftkanäle und der Stammoberfläche, 4—5 concentrische Bündelkreise (7—11), der innerste aus 18 paarweise mit den Radialreihen der mittleren Ordnung und den Luftgängen alternirenden Bündeln, der zweitinnere aus 45 Bündeln, deren je 2 zwischen den 2 eines Paares und je 3 zwischen je 2 Paaren des vorigen stehen, der dritte mit dem 2ten alternirend, der vierte und eventuell 5te unregelmässig alternirend mit den nächstinneren.

Von diesen Bündeln sind, nach Wigand, die sämmtlichen der peripherischen Ordnung »reine Blattgefässbündel, indem sie nur ein Internodium durchsetzen und dann in die Blattorgane verlaufen.« Der Verlauf der übrigen ist, wegen der complicirten Abzweigungen für Seitensprosse und Wurzeln im Knoten, schwer mit Sicherheit anzugeben und bedarf noch weiterer Untersuchung. Stammeigen scheinen zu sein die Bündel des innersten Kreises mittlerer Ordnung (3), da von ihnen »bis jetzt keine Betheiligung bei den Seitenorganen nachzuweisen war« und sie, »wie es scheint, immer nur ein Internodium durchsetzen, im Knoten sich verlieren und im folgenden Internodium durch neue ersetzt werden.« Dasselbe gilt vielleicht von den übrigen, den radial geordneten Gliedern der mittlern Ordnung. Von der innern Ordnung geben die 4 seitlichen Bündel des inneren Kreises (1) Zweige an die Wurzeln ab, das obere und untere desselben Kreises auch »mittelbar oder unmittelbar« Zweige an die Blätter. Alle 6 Bündel dieses Kreises »sind aber dadurch ausgezeichnet, dass sie unter allen Bündeln des Stengels allein alle Internodien und Knoten bis zum Punctum vegetationis durchziehen«, wogegen die 6 mit ihnen alternirenden Bündel derselben Ordnung (2) »nur je einem gestreckten Internodium und den (an jedem Knoten entspringenden) Wurzeln angehören, dann aber kurz oberhalb der Wurzelregion im Knoten endigen.« —

Von dem markständigen Bündel der Melastomaceen soll unten, p. 268 im Zusammenhang mit dem übrigen Bündelverlauf dieser Pflanzen die Rede sein.

b. Rindenständige Bündel.

§ 63. Eine relativ geringe Anzahl Dicotyledonen ist ausgezeichnet dadurch, dass in den Internodien ein typisch zum Ringe geordnetes Bündelsystem, und ausserhalb dieses, in der Aussenrinde, andere Bündel verlaufen. Diese rindenläufigen Bündel sind theils Blattspurstränge, welche eine Strecke weit ausserhalb des Ringes verlaufen, um später in ihn einzubiegen; so in dem schon oben beschriebenen Falle von Lathyrus Aphaca und Pseudaphaca, den Casuarinen, manchen Begonien; auch die erst im XVI. Capitel näher zu beschreibenden Rindenstränge der Cycadeen gehören hierher, vielleicht auch Nepenthes. Theils sind es bestimmte, mehrsträngigen Blattspuren angehörige Stränge, welche nie in den Ring eintreten, sondern mit den successive obern und untern Blättern angehörigen gleichnamigen ein gesondertes, mit dem Ring nur in den Knoten durch Anastomosen verbundenes Rindenbündelsystem bilden; so bei den Calycantheen, vielen Melastomaceen, auch Arceuthobium Oxycedri. Bei manchen succulenten Pflanzen mit verkümmerten Blättern, wie Salicornia, Cacteen, sind es Zweige der Blattspurbündel, welche ähnlich den Bündelausbreitungen der Laubblattlamina verästelt und angeordnet sind und daher bei der Beschreibung dieser Ausbreitungen zu betrachten sein werden. Bei den geflügelten Rhipsalideen endlich tritt, nach Vöchting, der eigenthümliche Fall ein, dass die Blattspurbündel vorwiegend rindenständig sind, während ein dem typischen, dicotylen Blattspurring ganz ähnlicher, ein Mark umschliessender Bündelring, zu grossem Theile wenigstens, aus stammeigenen Strängen besteht.

Die jungen Laubtriebe der **Casuarinen**[1], Fig. 113, sind mit Quirlen kleiner, am Grunde lang-scheidig vereinigter Blätter versehen, die durchschnittliche Zahl der Blätter eines Quirls nach Species verschieden (4—20). Die Blätter successiver Wirtel und ebenso die von dem Blattrücken herablaufenden Kanten successiver Internodien alterniren. In jedes Blatt tritt ein Gefässstrang. Von der Ansatzstelle der Scheide geht er in die Peripherie des Stengels und läuft hier, dieser parallel, in der Rinde bis zum nächsten Knoten, um dann nach innen zu biegen und, mit denen des gleichen Blattwirtels um einen engen Markcylinder geordnet, durch ein 2tes Internodium senkrecht hinabzusteigen. An der untern Grenze dieses, also in dem 2ten Knoten von der Austrittsstelle ins Blatt an gerechnet, legt er sich (nach Löw kurz gegabelt) an die hier in die Rinde austretenden Bündel an. Der Querschnitt durch jedes Internodium zeigt demnach 2 concentrische, miteinander alternirende gleichzählige Bündelkreise: einen peripherischen von den Spursträngen seines eigenen Blattwirtels gebildeten, einen axilen (später den Holzring bildenden) aus den Spursträngen des nächsthöhern Blattes bestehend.

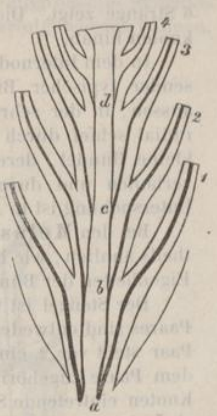


Fig. 113.

Bei **Begonia** angularis Raddi fand Hildebrand[2] in der Aussenrinde jeder der 6 Stengelkanten ein Bündel. Alle 6 in einem Internodium bilden miteinander die $^5/_6$ des Stammumfangs umfassende Spur des nächstobern Blattes, steigen in den Kanten senkrecht hinab bis zum nächstuntern Knoten und biegen hier in den Bündelring ein. Ihr fernerer Verlauf in diesem ist nicht untersucht. Manche Internodien haben weniger als 6 Kanten und entsprechend weniger Rindenbündel; andere können beider gänzlich entbehren. Aehnliches Verhalten zeigt Begonia tomentosa, mit dem Unterschied, dass die Zahl der Rindenbündel eine »unbestimmte«, oft sehr hohe ist, und ein Theil derselben oft durch 2 Internodien in der Rinde läuft.

Arceuthobium Oxycedri[3] hat decussirte Blattpaare, jedes Blatt erhält 3 Spurstränge, einen medianen und 2 seitliche. Letztere treten convergirend in den Stamm ein, um hier, denen des anderen Blattes des Paares gegenüber und nur durch einen schmalen Markstreifen von ihnen getrennt, vereintläufig bis zum nächsten Knoten abzusteigen und sich an die hier austretenden Stränge anzusetzen. Der schwache Medianstrang jedes Blattes geht eigenläufig durch die Rinde und setzt sich ebenfalls im nächstuntern Knoten an. Der Querschnitt durch ein Internodium zeigt daher zwei decussirte Bündelpaare, ein starkes axiles und ein schwaches peripherisches.

Bei den **Calycantheen**[4] treten in jedes der paarweise opponirten und decussirten Blätter 3 Stränge aus, ein starker medianer und 2 schwache seitliche. Die medianen sind im Stengel zum Ring geordnet. Jeder läuft durch 2 Internodien abwärts, um sich dann im Knoten an die austretenden Medianbündel anzulegen. Die (etwas später entwickelten) seitlichen gehen im Stengel ausserhalb des Rings, in der Aussenrinde, senkrecht hinab; in dem nächsten Knoten setzen sie sich an die hier austretenden Rindenbündel an. Der Querschnitt zeigt also in jedem Internodium den Bündelring und ausserhalb desselben 4 Rindenbündel. In dem Knoten ist jedes Rindenbündel durch einen kurzen radialen Querstrang mit dem Ringe, durch einen andern mit dem nächsten austretenden Medianstrang und durch einen stärkern, gürtelartig-horizontalen mit dem nächsten, der gleichen Stengelseite angehörenden Rindenbündel verbunden.

Fig. 113. Casuarina muricata. Schema des Gefässbündelverlaufs im medianen Längsschnitt eines jungen Zweiges. 1—4 successive Blattquirle. Bündel des Quirls 2 im Knoten *a* endigend, 3 in *b*, 4 in *c* u. s. f.

---

1) Vgl. Löw, De Casuarinearum caulis foliique evolutione et structura. Berlin 1865.

2) l. c., vgl. p. 263.

3) Graf z. Solms-Laubach in Pringsheim's Jahrb. Bd. VI, p. 523.

4) Mirbel, Ann. sc. nat. XIV (1828). — Gaudichaud, Archives de botanique II, 493 (1833). — Woronin, Bot. Ztg. 1860, p. 177.

An der Keimpflanze treten je 2 Stränge in die Cotyledonen; sie steigen mit den Medianssträngen der 3 erstern Blätter abwärts durch die hypocotyle Axe, deren Querschnitt also 6 Stränge zeigt. Die Rindenstränge der 2 ersten Blätter reichen nur bis zum Cotyledonarknoten hinab.

In dem Internodium von **Nepenthes**[1] befindet sich ein innerer, das Mark umschliessender typischer Bündelring, welcher später secundäres Dickenwachsthum zeigt, und aussen, in der sehr breiten Aussenrinde andere Bündel: theils Blattspurstränge, welche radial schief durch die Rinde steigend allmählich in den inneren Ring eintreten, theils kleine Bündel, deren Herkunft noch festzustellen ist, welche dicht unter der Epidermis verlaufen und durch schräge Aeste mit einander zusammenhängen. Eine ausführliche Untersuchung ist in Arbeit.

Bei den **Melastomaceen** ist der Verlauf der Rindenbündel theils der nämliche, theils ähnlich, wie bei Calycanthus. Derselbe sei hier im Zusammenhang mit den übrigen Eigenheiten der Bündelanordnung bei dieser Familie (vgl. p. 266) besprochen.[2]

Der Stengel ist vierkantig und trägt decussirte Paare gegenständiger Blätter; die eines Paares sind entweder gleich oder, bei manchen Centradenien, von ungleicher Grösse. Jedes Paar steht vor 2 einander gegenüberliegenden Flächen des Stengels; dieselben seien die dem Paare zugehörigen, die beiden anderen die zwischenliegenden genannt. Die in den Knoten eintretende Spur des einzelnen Blattes ist im einfachsten untersuchten Falle dreisträngig, ein medianer Strang und zwei laterale; bei vielen Arten, durch Vermehrung der jederseitigen Lateralstränge, mehr als dreisträngig. Die in den Stamm tretenden Stränge gehen bei manchen Arten: Sonerila margaritacea, Medinilla farinosa, Sieboldii, magnifica, Cyanophyllum magnificum, Clidemia parviflora, Miconia purpurascens, Lasiandra Hoibrenkii[3] — direct in den Bündelring, ohne Rindenstränge zu bilden. Bei den anderen untersuchten Arten tritt der Medianstrang immer in den Bündelring ein, meist ohne, selten nach vorheriger Abgabe von Rindenbündeln; die lateralen laufen entweder wie bei Calycanthus in den Stengelkanten als Rindenbündel hinab, oder sie treten in den Ring, nachdem sie Rindenbündel als ihre Zweige abgegeben haben. Die Rindenbündel stehen in dem Knoten immer sowohl unter einander als mit den zum Ringe tretenden durch einen queren Gürtel horizontal laufender Zweige in Verbindung; sie laufen von diesem bis zu dem nächstuntern Quergürtel und setzen sich an letztern an. In dem Ringe laufen die Spurstränge immer durch mehrere Internodien abwärts, mit denen unterer Blattpaare verschiedentlich verschränkt, einfach bleibend oder in Schenkel gespalten. Die je nach Strangzahl und Species zahlreichen Verschiedenheiten der Anordnung vgl. bei Vöchting, l. c.

Die Rindenstränge kommen, wie schon gesagt, immer von den Spursträngen her. Im einfachsten Falle (Centradenia rosea, Fig. 114) sind es die Lateralstränge der dreisträngigen Spur. Aus der Blattbasis tritt in den Knoten ein stärkerer Medianstrang ($m_1 - m_4$) und 2 schwache seitliche ($l_1 - l_3$). Alle medianen sind in den Ring geordnet; sie gehen eigenläufig, gerade oder mit leichter Ausbiegung in den Knoten 3 (zwei nach Vöchting) Internodien hinab und vereinigen sich dann seitlich mit von tiefern Knoten kommenden. Die lateralen geben im Knoten jederseits einen Ast ab, welcher quer durch die Aussenrinde läuft, der eine zu dem austretenden medianen des gleichen, der andere an einen ebensolchen, vom zugekehrten Lateralstrang des gegenüberstehenden Blattes kommenden. Diese Aeste bilden miteinander den Quergürtel des Knotens, welcher Gürtel noch durch kleine Aestchen mit den austretenden Strangtheilen in Verbindung tritt. Von der Abgangsstelle der Gürteläste verläuft dann jeder Lateralstrang senkrecht durch die Aussenrinde der Stengelkante, um sich an den Quergürtel des nächstuntern Knotens anzusetzen.

Als Beispiel des anderen Falles, dass Rindenbündel und Quergürtel Zweige der in den Ring eintretenden Stränge sind, sei Osbeckia canescens, Fig. 115, 116, beschrieben. Aus

1) C. H. Schultz, Vaisseaux du Latex, l. c. vgl. p. 259. — Korthals, Verhandelingen l. c. vgl. p. 237.

2) Vöchting, Bau etc. d. Melastomaceen, in Hanstein's Bot. Abhandl. III. Vgl. auch Crüger, Bot. Ztg. 1850, 178. — Sanio, ibid. 1865, 179. — Hildebrand, Begoniaceen-Stämme p. 1.

3) Die angeführten Namen sind theils aus Vöchting's Arbeit entnommen, theils Gartennamen, für deren Correctheit ich nicht einstehe.

jedem Blatte tritt ein starker Medianstrang, m_1—m_4, in die zugehörige Seite des Internodiums ein, um hier, in dem Bündelring, senkrecht abzusteigen, in dem nächstuntern Knoten in 2 den dort eintretenden vereintläufigen Lateralstrang rittlings umgreifende Schenkel (m_2 und m_4) sich spaltend, welche noch 3 Internodien weit abwärts verfolgt werden können.

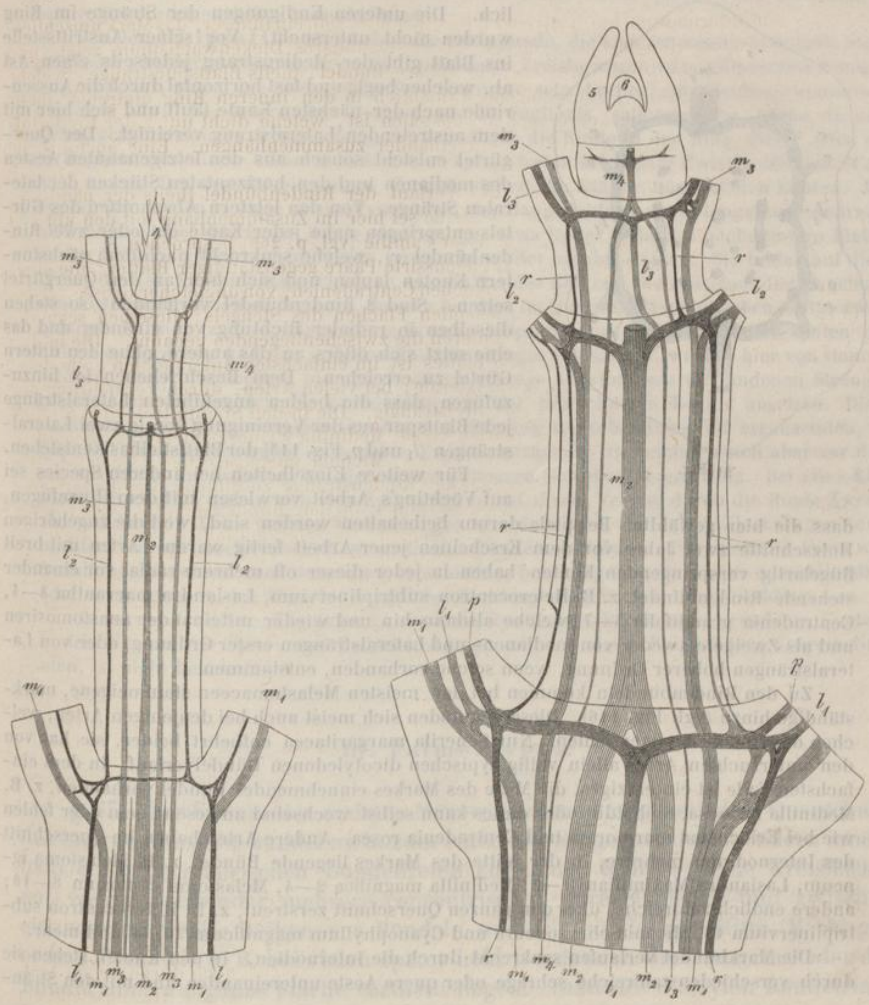
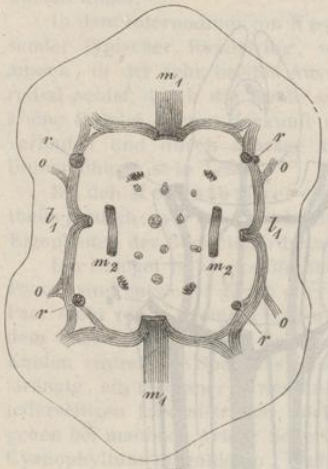


Fig. 114. Fig. 115.

Fig. 114. Centradenia rosea. Sprossende, der Länge nach halbirt, nach Entfernung der 3 unteren Blattpaare und der Epidermis, in Kali durchsichtig gemacht, von aussen gesehen. Die Blattpaare und die zu ihnen gehörigen Stränge successive beziffert, m die medianen, l die lateralen Stränge. Ein Blatt des 4ten Paares (4) verdeckt den Vegetationspunkt. In dem Knoten des Paares 3 ist der Quergürtel erst unvollständig ausgebildet. Weitere Erklärung im Texte. Vergr. etwa 23.

Fig. 115. Osbeckia canescens. (Vergr. etwa 25). Längshälfte eines Sprossendes, wie Fig. 114 präparirt und von aussen gesehen. 6 successive bezifferte decussirte Blattpaare, in 5 und 6 noch keine Bündel, in 4 erst das mediane sichtbar. Weitere Erklärung im Texte.

Ein starker Lateralstrang tritt aus jedem Blatt fast horizontal durch die Aussenrinde in die Mitte jeder zwischenliegenden Seite; hier vereinigt er sich mit einem gleichen des gegenüberliegenden Blattes und dieser vereintläufige Strang (l_1—l_3) biegt dann in den Ring ein. Sein Verlauf in diesem ist aus der Figur 115 ersichtlich. Die unteren Endigungen der Stränge im Ring wurden nicht untersucht. Vor seiner Austrittsstelle ins Blatt gibt der Medianstrang jederseits einen Ast ab, welcher bogig und fast horizontal durch die Aussenrinde nach der nächsten Kante läuft und sich hier mit dem austretenden Lateralstrang vereinigt. Der Quergürtel entsteht sonach aus den letztgenannten Aesten des medianen und den horizontalen Stücken der lateralen Stränge. Von den letztern Abschnitten des Gürtels entspringen nahe jeder Kante ein oder zwei Rindenbündel (r), welche senkrecht nach dem nächstuntern Knoten laufen und sich hier an den Quergürtel setzen. Sind 2 Rindenbündel vorhanden, so stehen dieselben in radialer Richtung vor einander und das eine setzt sich öfters an das andere, ohne den untern Gürtel zu erreichen. Dem Beschriebenen ist hinzuzufügen, dass die beiden angeführten Lateralstränge jede Blattspur aus der Vereinigung von je zwei Lateralsträngen (l_1 und p, Fig. 115) der Blattstielbasis entstehen.



911 Fig.

Für weitere Einzelheiten bei anderen Species sei auf Vöchting's Arbeit verwiesen mit dem Hinzufügen, dass die hier gewählten Beispiele darum beibehalten worden sind, weil die zugehörigen Holzschnitte zwei Jahre vor dem Erscheinen jener Arbeit fertig waren. Arten mit breit flügelartig vorspringenden Kanten haben in jeder dieser oft mehrere radial vor einander stehende Rindenbündel, z. B. Heterocentron subtriplinervium, Lasiandra macrantha 3—4, Centradenia grandifolia 5—7, welche alsdann hin und wieder miteinander anastomosiren und als Zweige entweder von medianen- und Lateralsträngen erster Ordnung, oder von Lateralsträngen höherer Ordnung, wenn solche vorhanden, entstammen.

Zu den Rindenbündeln kommen bei den meisten Melastomaceen stammeigene, markständige hinzu (vgl. Fig. 116). Dieselben finden sich meist auch bei denjenigen Arten, welchen die rindenständigen fehlen. Nur Sonerila margaritacea entbehrt beider, sie hat von den untersuchten Arten allein völlig typischen dicotyledonen Bündelverlauf. In dem einfachsten Falle ist ein einziges, die Mitte des Markes einnehmendes Bündel vorhanden, z. B. Medinilla farinosa, Sieboldii, oder dieses kann selbst wechselnd anwesend sein oder fehlen wie bei Eriocnema marmorata und Centradenia rosea. Andere Arten haben im Querschnitt des Internodiums mehrere, in der Mitte des Markes liegende Bündel, z. B. Melastoma igneum, Lasiandra Maximiliani 1—3, Medinilla magnifica 2—4, Melastoma cymosum 8—10; andere endlich zahlreiche, über den ganzen Querschnitt zerstreut, z. B. Heterocentron subtriplinervium 18, Miconia chrysoneura und Cyanophyllum magnificum 30, 40 und mehr.

Die Markbündel verlaufen senkrecht durch die Internodien. In den Knoten stehen sie durch verschieden zahlreiche schräge oder quere Aeste untereinander und mit den Strän-

Fig. 116. Osbeckia canescens. Dicker Querschnitt durch einen Knoten, welcher etwas weiter als 3 und weniger als 2 in Fig. 115 ausgebildet ist, durchsichtig und von unten gesehen. Die dem Beschauer zugekehrten, in der Schnittfläche liegenden Durchschnitte der Blattspurbündel sind dunkel gezeichnet. m_1 die im Knoten austretenden medianen, l_1 die in demselben austretenden lateralen Spurstränge. r die vom Knoten abwärts, o die von demselben aufwärts laufenden Rindenbündel. m_2 die über dem Knoten gegabelten Medianstränge des nächsthöhern Knotens. Mit ihnen alternirt vor jeder Kante ein Strang, von dem nicht ganz sicher ist, wieweit er der laterale des nächsthöheren oder ein Schenkel des medianen des zweithöheren Blattpaares ist. Die helleren Flecke im Mark deuten die Querschnitte der stammeigenen Stränge an. Sie waren in diesem Knoten noch nicht deutlich und sind nach einem andern Präparat in die Figur gezeichnet. (40). —

gen des Ringes in Verbindung. Von dem hierdurch gebildeten Netz oder Geflecht gehen die des nächsthöhern Internodiums weiter. Sie entstehen weitaus in den meisten Fällen erheblich später als die Blattspurstränge in dem gleichen Querschnitt und treten nicht in Blätter aus. Die Markbündel sind meist relativ klein und durch später (§ 105) zu beschreibende Structureigenheiten ausgezeichnet.

Von den **Rhipsalideen**[1]) haben die einen runde, die anderen kantig-geflügelte Stengelglieder; beiderlei Formen einen im Querschnitt kreisförmigen oder elliptischen Bündelring, welcher, zumal bei den geflügelten, von einer sehr breiten succulenten Aussenrinde umgeben wird. Bei den runden Formen, wie R. Saglionis, salicornioides, treten die einsträngigen Blattspuren wenig schräg abwärts durch die Rinde in den Ring, dieser wird ursprünglich von ihnen allein gebildet, erst später treten secundäre Zwischenstränge (Cap. XIV) hinzu. Bei den flügelkantigen Formen stehen die Blätter nur auf den Kanten. Die Spurstränge treten in diese ein und verlaufen, der Hauptrichtung nach, tangential-senkrecht und radial-schief durch die Rinde abwärts, um etwa in der Höhe des nächstuntern Blattes in den Ring zu treten und in diesem senkrecht weiter hinabzusteigen. Sie bilden auf diese Weise die den Kanten entsprechenden Abschnitte des Ringes. Die zwischen diesen gelegenen Abschnitte desselben dagegen, welche bei dem im Querschnitt elliptischen Ringe zweikantiger Formen (z. B. Lepismium radicans, Rhipsalis carnosa) den breiten Seiten der Ellipse entsprechen und den grössten Theil des Ringes ausmachen, werden hier von stammeigenen, längsverlaufenden, hie und da durch schräge Anastomosen verbundenen Strängen gebildet, an welche sich die gemeinsamen in der bezeichneten Region ansetzen. Diese stammeigenen Stränge entsprechen den den Holzring typischer Dicotylen ergänzenden, im Cap. XIV zu besprechenden secundären Zwischensträngen, sie zeichnen sich aber vor diesen aus durch ihr Auftreten bei der ersten primären Gewebedifferenzirung. Bei allen Rhipsalideen endlich gehen von den Spursträngen auf ihrem Verlauf durch die Rinde Zweige ab, welche mit ihren weitern Verästelungen ein (durch die von den Axillarknospen kommenden Stränge noch verstärktes) corticales Bündelnetz bilden. Die specielle Form und Ausbildung dieses ist nach den Arten verschieden, bei den geflügelten ist es ausschliesslich oder vorwiegend in den Flügeln, in radialer Richtung ausgebreitet. Vgl. Vöchting, l. c.

In wieweit andere flügelkantige und mit corticalem Bündelnetz versehene Cacteen in dem Verlauf der Spur- und Zwischenstränge mit den alaten Rhipsalideen übereinstimmen, ist nicht bekannt.

III. Palmentypus.

§ 65. Der Stamm der meisten Monocotyledonen zeigt auf dem Querschnitt des Internodiums die Bündel nicht zum einfachen Ringe geordnet, sondern innerhalb einer peripherischen bündelfreien Zone, der Rinde, eine Kreisfläche, auf welcher entweder mehrere concentrische, unregelmässige und zwischen einander greifende Reihen von Bündeln um eine bündelfreie Mitte (Mark) geordnet sind, wie z. B. bei vielen später hohl werdenden Grasstengeln; oder die Bündel über die ganze Fläche vertheilt liegen. Statt des dicotylen Bündelrings ist also ein die Bündel enthaltender Cylinder vorhanden. Von den an und um den Ring der Dicotyledonen unterschiedenen Regionen entspricht die den Cylinder umgebende Zone, welche Rinde genannt wurde, der dicotylen Aussenrinde; die Bezeichnungen Mark und Markstrahlen können vergleichsweise angewendet werden für die in dem Cylinder zwischen den Bündeln liegenden Streifen ungleichnamigen (thatsächlich parenchymatischen) Gewebes.

Die Anordnung der Bündel im Querschnitt hat bei dem Palmentypus ihren Grund in dem radial schiefen Verlauf von Blattspuren. Derselbe ist zunächst

1) Vöchting, Morpholog. u. Anat. d. Rhipsalideen. Pringheim's Jahrb. IX, 326.

darzustellen für die Form, welche man den einfachen Palmentypus nennen kann; an diese schliesst sich dann eine Anzahl mehr oder minder abweichender Erscheinungen an.

a. Einfacher Palmentypus.

Seit Mohl's Palmenanatomie[1]) sind für diesen Typus folgende Hauptcharaktere bekannt.

Alle Bündel des Cylinders (mit zweifelhaften, jedenfalls verschwindend unbedeutenden, unten zu besprechenden Ausnahmen) sind Blattspurstränge. Die Blattbasis umfasst den ganzen Stengelumfang oder wenigstens den grössten Theil desselben. Die Blattspur ist immer mehrsträngig, meist besteht sie aus vielen, bei starken Sprossen aus ein paar Hundert Strängen; ihre Weite beträgt $\frac{1}{4}$ des Stengelumfangs oder mehr oder nicht viel weniger. Aus der Blattbasis treten die Stränge bogig in den Cylinder hinab, um in ihm abwärts zu steigen: die einen in seiner Oberfläche und annähernd radial-senkrecht, andere radialschief, zuerst in einem nach oben und innen convexen Bogen gegen die Längsachse des Cylinders vordringend, dann nach aussen biegend und allmählich gegen die Oberfläche des Cylinders gehend, in dem Maasse als sie dieser nahe kommen, senkrechter Stellung sich annähernd. Alle Stränge steigen durch viele Internodien hinab und vereinigen sich zuletzt im äusseren Theile des Cylinders mit tiefer austretenden, indem sie sich theils in tangentialer, theils in radialer oder in schiefer Richtung an dieselben anlegen. Bis zu dieser Anlegung mit den unteren Enden sind die Bündel getrenntläufig. Die Vereinigung der untern Enden herabkommender Bündel mit tiefer austretenden findet in der Häufigkeit statt, dass die Gesammtzahl der Bündel in gleichstarken successiven Internodien ohngefähr die gleiche bleibt. Bei Erstarkung successiver Internodien und Blätter nimmt die Zahl der Bündel zu und umgekehrt. Die Zahl der Internodien, welche ein Bündel durchzieht, ist nicht genau bestimmbar.

Auch die bogig gegen die Mitte des Cylinders gekrümmten Bündel einer Blattspur dringen nicht in gleiche Tiefe vor, durchschnittlich der Medianstrang einer Bündelreihe am tiefsten, die andern um so weniger, je ferner sie von dem medianen liegen, die marginalen steigen annähernd senkrecht in der Cylinderoberfläche hinab; bei mehreren Reihen dringen die der inneren durchschnittlich tiefer ein als die von der Mediane gleichweit entfernten der äusseren.

Nothwendige Consequenzen des beschriebenen Verlaufes sind erstlich, dass im Querschnitt eines Internodiums die Bündel um so dichter bei einander stehen, je näher der Oberfläche des Cylinders, eine Erscheinung, welche zumal da auffällt, wo die Bündel über die ganze Querschnittsfläche des Cylinders vertheilt sind. Zweitens, dass die successiven Spuren verschränkt sind und mit ihren bogig laufenden Strängen sich kreuzen. Mohl's berühmtes Schema, welches hier in Fig. 117 reproducirt ist, stellt letzteres Verhalten im radialen Längsschnitt dar, indem es von der unzutreffenden Voraussetzung ausgeht, dass alle Stränge einer Spur annähernd gleich gekrümmt und tangential senk-

1) De palmarum structura. Monachii 1831. Verm. Schriften p. 129. Nägeli, Beitr. I, l. c.

recht gestellt seien, also in der Oberfläche eines oben bogig geöffneten Kegels lägen. Nimmt man an, dass die Blätter genau in $\frac{1}{2}$ Divergenz alterniren und stengelumfassend sind, und dass die Stränge tangential senkrecht stehen, so wird der Verlauf im Stengel der Wirklichkeit entsprechender dargestellt durch das Schema eines die Blattmedianen treffenden Radialschnitts, Fig. 118. Die Annahme aber des tangential senkrechten Verlaufes trifft nur für die auch radial senkrechten Stränge zu. Wie Meneghini[1]) zuerst hervorhob, Mohl übrigens zugab (Verm. Schriften, p. 160) und Nägeli genauer nachwies, verläuft jeder radialbogige Strang auch tangential schief und zwar in spiraliger Krümmung,

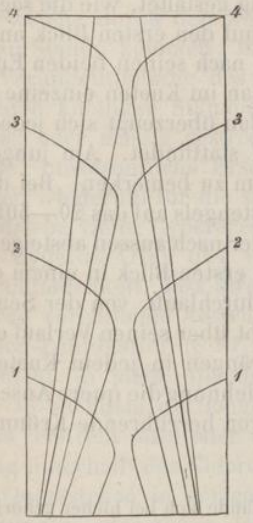


Fig. 117.

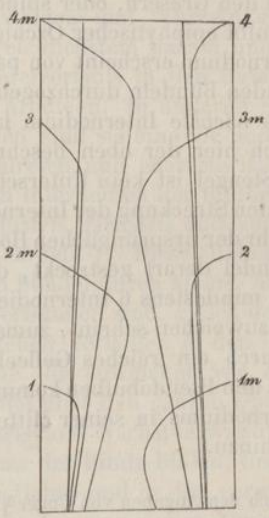


Fig. 118.

welche um so stärker ist, je stärker die radiale Krümmung. Den Medianstrang eines Blattes von Chamaedorea elatior Mart. z. B. fand Nägeli durch 6 Internodien $1^1/_8$ Umlauf machend; im 6ten war er auf seinem Wege nach aussen noch nicht ganz in der Mitte zwischen dem Stammcentrum und der Innenfläche der Rinde. An Stämmen mit sehr kurzen Internodien und dicht gedrängten Bündeln ist die Spiralkrümmung auf dem Querschnitt sofort sichtbar, am anschaulichsten an den fast horizontal zur Stamm-Mitte dringenden Bündeln des Stammes von Xanthorrhoea, dessen mehrerwähntes[2]) eigenthümliches Aussehen auf Durchschnitten in den soeben erwähnten Eigenschaften seinen Grund hat.

Fig. 117. Mohl's Schema des monocotylen Bündelverlaufs. Successive Blätter resp. Knoten successive beziffert.

Fig. 118. Schema des Bündelverlaufs beim Palmentypus, zweizeilig alternirende, stengelumfassende Blätter vorausgesetzt. Successive Blätter successive beziffert. *m* medianer Strang.

1) Ricerche sulla struttura del caule nelle piante monocotiledoni. Padova 1836.

2) De Candolle, Organographie, I, Tab. VII, VIII. — Schleiden, Grundzüge, 3. Aufl. II, 160.

In dem Verlaufe eines Stranges können endlich mancherlei von dem bisher als stetig vorausgesetzten Gange abweichende Richtungen, wechselnd nach aussen und innen gerichtete Biegung u. s. w. vorkommen, welche nirgends Beständigkeit zeigen.

Die vorstehende Beschreibung gilt sowohl für die vorwiegend häufigen Fälle, in welchen die am tiefsten eindringenden Bündel die Stammmitte erreichen, als für jene, wo, wie bei den hohl werdenden Grashalmen, ein breites Mittelstück (Mark) bündelfrei bleibt. Bei kurzen Internodien, wie z. B. an den bekannten Macerationspräparaten der Stämme von Dracaena Draco, ist der Verlauf in den Hauptzügen leicht zu erkennen. Wo die Internodien sehr schlank sind, wie z. B. bei den Gräsern, oder spindel- bis eiförmig gestaltet, wie die sogenannten Pseudobulbi epiphytischer Orchideen, sieht es auf den ersten Blick anders aus. Das Internodium erscheint von parallelen, resp. nach seinen beiden Enden convergirenden Bündeln durchzogen, von denen man im Knoten einzelne ins Blatt, viele ins nächste Internodium laufen sieht. Man überzeugt sich jedoch leicht, dass auch hier der oben beschriebene Verlauf stattfindet. Am jungen, noch kurzen Stengel ist kein Unterschied von diesem zu bemerken. Bei der später erfolgenden Streckung der Internodien des Grasstengels auf das 20—50fache und noch mehr der ursprünglichen Höhe wird dann der nach aussen absteigende Theil aller Bündel derart gestreckt, dass er auf den ersten Blick in einem einzelnen von den mindestens 6 Internodien, welche er durchläuft, von der Senkrechten nicht abzuweichen scheint, zumal die Uebersicht über seinen Verlauf erschwert wird durch ein reiches Geflecht von Querbündeln in jedem Knoten[1]) (vgl. § 95). In den Pseudobulben kommt zu der Längsdehnung die quere Anschwellung des Internodiums in seiner Mitte und die hiervon herrührende Krümmung der Bündel hinzu.

Nach den Angaben von Unger[2]) und Millardet[3]) fände sich bei hieher gehörigen Pflanzen, nämlich Gräsern, Palmen, Dracaena, Yucca, Narcissus, Galanthus, Leucojum, Pandanus, ausser den Blattspurbündeln noch ein System stammeigener Bündel, welche an der Aussenseite des Cylinders aufwärts verlaufen, gegen den Vegetationspunkt convergirend, und, entsprechend der für die stammeigenen Bündel der Phanerogamen geltenden Regel, später als die Blattspurbündel gebildet werden. Abgesehen von den unten zu besprechen-Commelineen, von der secundären Holzbildung bei Dracaena, Yucca und Verwandten konnte ich mich von der Gegenwart solcher, mit den senkrechten Spurbündeln jedenfalls leicht zu verwechselnder stammeigener Bündel nicht überzeugen.

In den meisten hierher gehörigen Fällen ist, wie mehrfach hervorgehoben wurde, der bündelführende Cylinder nach der Innenfläche der Rinde zu scharf abgegrenzt. Die Rinde selbst ist von verschiedener, bei Rhizomen meist beträchtlicher, bei Luftstengeln oft relativ sehr geringer Mächtigkeit.

b. Modificationen des Palmentypus.

§ 65. Nach dem im vorigen Paragraphen dargestellten Schema sind alle

1) Mohl, Palmarum Structura, Tab. Q. — Schleiden, Grundz. 3. Aufl. II, 158.
2) l. c. p. 54.
3) Mém. de la soc. d. Sciences nat. de Cherbourg, T. XI, p. 4.

Stränge bis zu ihrem Endansatz in der Peripherie des Cylinders getrenntläufig, dieser gegen die Rinde scharf abgegrenzt, letztere in den Internodien bündelfrei.

In vielen Fällen erleidet dieses Schema Modificationen dadurch, dass 1) die Bündel in ihrem Verlaufe schräge oder quere Verbindungsäste, Anastomosen erhalten; dass sie 2), bevor sie in dem bogigen Verlaufe die Cylinderperipherie erreichen, mit tiefern Blättern angehörenden vereintläufig werden (§ 66) und dass 3) ausserhalb des Cylinders rindenständige Bündel auftreten (§ 67). Jede dieser Erscheinungen kann für sich oder mit den anderen combinirt vorkommen.

Anastomosen der Blattspurbündel untereinander, — abgesehen von denjenigen, welche durch den Ansatz der zu Zweigen und Wurzeln gehenden Stränge zu Stande kommen, finden sich in reichlichstem Maasse und bis zur völligen Verundeutlichung des typischen Bündelverlaufs in den unten zu beschreibenden knolligen Stämmen bestimmter Aroideen. In anderen Stämmen mit kurzen oder mässig gestreckten Internodien sind sie eine hie und da vorkommende, unwesentliche Erscheinung. Zahlreich und characteristisch sind sie dagegen wiederum für die stark gestreckten Internodien der Blüthenstengel und Laubtriebe vieler Cyperaceen, Scirpus palustris, lacustris und Verwandte, Papyrus, Cyperus-Arten und von Pontederia cordata [1]). Diese »Halme« haben die Eigenthümlichkeit, dass ihre longitudinalen Bündel durch kleine, horizontal oder schräg verlaufende Aestchen netzartig verbunden sind, gleich denen der Monocotylen-Laubblätter (§ 91). Die Querästchen verlaufen in den (aber bei weitem nicht in allen) Diaphragmen, welche die Luftlücken von einander trennen. Je nachdem die longitudinalen Bündel über den ganzen Querschnitt des Halms zerstreut sind oder (bei Sc. palustris und Nächstverwandten) nur einen Ring innerhalb des Chlorophyllparenchyms der Rinde bilden, finden sich auch die Querästchen in der ganzen Dicke des Halms und in den verschiedensten Richtungen, oder nur in der von dem Ringe eingenommenen Zone.

§ 66. Die Erscheinung, dass Blattspurstränge auf ihrem bogigen Verlaufe durch die Mitte des Cylinders, bevor sie die Peripherie desselben erreichen, sich an tiefer austretende ansetzen, mit diesen vereintläufig absteigen, ist wiederum bei den später zu beschreibenden Aroideen verbreitet. Sie findet ferner statt bei Pandaneen [2]), Bromeliaceen (Ananassa, Tillandsia acaulis Hort.), und scheint nach Karsten [3]) auch bei manchen Palmen, besonders Martineza aculeata, vorzukommen. Ob diese Vereintläufigkeit für bestimmte Stränge einer Blattspur bestimmten Regeln folgt, ist noch genauer zu untersuchen.

§ 67. Die Rinde ist bei vielen hierher gehörigen Monocotylen von Gefässbündeln frei, wenn man von den zu den Blättern in den Knoten und den zu Aesten und Wurzeln tretenden absieht, welche allerdings bei sehr kurzen Internodien auf allen oder fast auf allen Durchschnitten auftreten müssen. Andrerseits ist in bestimmten Fällen ein besonderes corticales Bündelsystem von dem Cylinder zu unterscheiden. Dasselbe besteht im einfachsten Falle aus Blattspursträngen, welche nach ihrem Eintritt in den Stamm erst durch ein bis

1) Duval-Jouve, Diaphragmes vasculifères. l. c. vgl. p. 227.
2) van Tieghem, Ann. sc. nat. 5. Sér. T. VI, p. 195.
3) Karsten, Veget. Org. d. Palmen, p. 98.

mehrere Internodien in der Rinde absteigen und dann in den Cylinder eintreten. So in bestimmten Aroideenstämmen, in vielen Rhizomen, wie Carex hirta (nicht aber z. B. C. disticha), wo alle Bündel durch ein Internodium in der Rinde laufen; Scirpus lacustris, Typha, Sparganium etc. In anderen Fällen besteht es dagegen aus Strängen, welche sich nicht, oder nicht direct an dem Aufbau des Cylinders betheiligen: Palmen, Scitamineen und manche Bromeliaceen.

In der Rinde der untersuchten Palmen liegen aussen von dem dichten Cylinderumfang, in der Rinde, in unregelmässige concentrische Ringe geordnet, kleine Bündelchen. P. Moldenhawer hat die sie enthaltende Region dem Baste dicotyledoner Bäume (Cap. XIV) verglichen, Mohl hat dieselbe Faserschicht genannt. Sie ist schwach entwickelt bei den rohrartigen und Calamus-Stämmen (Geonoma, Bactris, Hyospathe, Desmoncus, Calamus) und bei den cylindrischen Stämmen Mohl's (Mauritia, Oenocarpus, Kunthia, Astrocaryon sp.), stärker bei Rhapis flabelliformis, Phoenix, Jubaea spectabilis [1]), am entwickeltsten bei Mohl's cocosartigen Stämmen: Cocos, Leopoldinia, Syagrus, Elais, Corypha spec. Mohl hielt die Bündel der Faserschicht wenigstens zum Theil für die aus dem Cylinder in die Rinde tretenden untern Enden der Blattspurbündel, welche als feine Fäden, ungetheilt oder in viele dünne Zweige gespalten (Cocos), bis zum Grunde des Stammes hinabliefen.

Spätere Untersuchungen [2]) haben gezeigt, dass die Bündelchen der Faserschicht nicht die Enden von Gefässbündeln sind, welche durch den Cylinder und abwärts aus diesem aus-, sondern dass sie, wie Mohl [3]) für einen Theil derselben auch schon angab, aus der Blattbasis direct in die Faserschicht eintreten. Sie laufen in dieser ziemlich senkrecht, zeigen öfters theils Spaltungen und Verzweigungen, theils Vereinigungen; letztere sowohl in den Internodien in vorwiegend tangentialer Richtung, als auch in den Blattinsertionen, so dass die von einem Blatt kommenden Bündel die höher herabkommenden direct fortsetzen. Blinde Endigungen dürften nicht vorkommen. Die meisten in Rede stehenden Bündel bestehen nun in der Faserschicht des Internodiums aus einer Anzahl sklerenchymatischer Fasern; sie gehören daher streng genommen nicht hierher. In anderen liegen dagegen nach Mohl's Abbildungen und nach Untersuchungen an Chamaedorea-Arten und Rhapis einzelne kleine Siebröhren, in einzelnen auch 1 bis wenige kleine Tracheen. Und während die einen sich als reine Sklerenchymbündel in den Blattstiel fortsetzen, nehmen andere nach ihrem Eintritt in den Blattstiel die Structur vollständig gegliederter Gefässbündel an. [4]) Auch an die Gefässbündel der Seitenwurzeln findet nach einer Andeutung bei Schacht Anschluss oder Uebergang statt, wenn die Faserbündel auch nicht »als Zweige« jener entstehen.

Das corticale Bündelsystem der Palmen ist sonach eine directe Fortsetzung sowohl des Gefässbündelsystems als des Systems reiner Sklerenchymstränge in den Blättern und verbindet beide miteinander.

Ein anderes corticales Bündelsystem findet sich in dem Stamme von Ana-

1) Wossidlo, Quaedam additamenta ad Palmarum anatomiam. Diss. Vratisl. 1860 und Nova Acta Leop. Carol. Vol. XXVIII.

2) Schacht, Lehrbuch, I, 327. — Nägeli, l. c. 132. — Wossidlo, l. c.

3) Palm. Structura p. XVIII. Verm. Schriften, p. 155, 184.

4) Mohl, Wossidlo, l. c.

nassa und Tillandsia acaulis Hort. Das Parenchym der dicken Rinde wird hier durchsetzt von zahlreichen Spursträngen, welche aus den Blättern in den scharf abgegrenzten Cylinder schräg abwärts treten. Andere, dünne, aber auch vollständige Gefässbündel treten aus der Blattbasis in die Rinde und laufen hier theils dicht unter der Oberfläche, theils tiefer, aber immer in weitem Abstand von dem Cylinder, durch mehrere Internodien abwärts, um sich dann an einen der Hauptstränge anzulegen und mit ihm in den Cylinder einzutreten. Die Gesammtrichtung ihres Verlaufs ist ohngefähr senkrecht, resp. der Wölbung des Stammendes entsprechend gekrümmt, dabei sind sie aber in sehr verschiedenem Maasse wellig gebogen. Es ist fraglich, ob die von Unger[1]) angegebenen Anastomosen der Bündel bei Ananassa diese Corticalstränge oder die oben erwähnten, vereinzelt innerhalb des Cylinders vorkommenden Vereinigungen sind.

Bei den meisten Scitamineen (Musaceen, Zingiberaceen, Cannaceen[2]) ist, soweit die vorhandenen Angaben reichen, der Bündelverlauf in dem Cylinder der des Palmentypus, ausserhalb des Cylinders, in der Rinde aber ein System eigener, vollständiger Gefässbündel vorhanden. Nach Wittmack's Beschreibung für Musa Ensete sind sie »ganz und gar auf die Rindenschicht beschränkt und verlaufen, namentlich im untern Theile, sehr geschlängelt, fast zickzackförmig. Bei ihrer gedrängten Stellung und öfteren Durchkreuzung liess sich ihre Spur sehr selten weit verfolgen. In günstigen Fällen aber zeigte sich, dass sie sich der Epidermis ziemlich nähern und dann parallel der Oberfläche nach aufwärts steigen, dabei aber jedesmal, wenn sie auf diesem Wege eine Blattbasis treffen, eine Einbiegung nach innen machen und Anastomosen mit den Hauptgefässbündeln (Blattspurbündeln) eingehen, bis sie endlich selbst in eine solche Basis gemeinschaftlich mit den grossen, aus dem Innern des Stammes kommenden Bündeln, eintreten. Hier wenden sie sich dann meistens nach der Aussen- oder Innenwand der Blattscheide, und selten sieht man sie in die mittleren Regionen eindringen, welche mehr von den Hauptbündeln durchzogen werden.« Wittmack fand dasselbe Verhalten bei allen 9 von ihm untersuchten Musa-Arten, bei Strelitzia reginae (schwach), im Rhizom von Curcuma Zedoaria, in Blüthenstengel von Phrynium violaceum und Calathea grandiflora; Meneghini früher bei Ravenala-, Hedychium-, Canna-Arten.

§ 68. In der Keimpflanze der vorstehenden Typen angehörenden Monocotylen setzt sich, soweit die vorhandenen Untersuchungen reichen, das eine Gefässbündel des Cotyledon direct in das axile der Hauptwurzel fort, z. B. Allium Cepa[3]); oder der Cotyledon enthält mehrere Bündel und diese vereinigen sich im Cotyledonarknoten, um dann gleichfalls in das Wurzelbündel überzugehen, z. B. Palmen[4]). Die Bündel der auf die Cotyledonen folgenden Blätter zeigen den typischen Verlauf mit den sich aus der geringen Bündelzahl und Kürze der

---

1) Dicotyledonenstamm, p. 50, Fig. 23, 24. Anatom. u. Physiol. p. 232.

2) Meneghini, l. c. — Wittmack, Musa Ensete. Halle (Linnaea) 1867.

3) Sachs, Bot. Ztg. 1863, Taf. III.

4) Mohl, Palm. Struct. p. XLIV, Tab. P. — Sachs, Bot. Ztg. 1862, Taf. IX. — Vgl. auch die hierher gehörigen Daten bei van Tieghem, Symmetrie de structure etc. Ann. sc. nat. 5. Sér. T. XIII.

zu durchlaufenden Internodien ergebenden Modificationen; im Cotyledonarknoten vereinigen sie sich mit denen des Cotyledon und der Wurzel.

Ein abnormes Verhalten zeigt das zwischen der Insertion des Scutellum und des ersten, scheidigen Blattes stehende gestreckte Internodium der Keimpflanze von Zea Mais. Es enthält eine ein breites Mark umgebende ringförmige Gefässbündelmasse, welche sich in der Insertionsstelle des Scutellum in den Strang der ersten Wurzel fortsetzt. Jene Ringmasse kommt zu Stande durch die Vereinigung der unteren Enden der vielsträngigen ersten Laubblattspuren mit der des ersten Scheidenblatts. Dieses enthält in der Regel 2 rechts und links vor der Mittellinie liegende Stränge. Beide liegen im Knoten einwärts und etwas nach hinten, erst im Knoten durch eine bogige Verbindung anastomosirend, um dann in dem Ringe, sich verbreiternd, abwärts zu steigen. Auch von dem Verbindungsbogen geht ein Zweig senkrecht abwärts. Die Spuren der Laubblätter sind vielsträngig und von der Weite des ganzen Stengelumfangs; die unteren Enden der nächsten treten unter dem Knoten des Scheidenblatts zwischen und neben die des letzteren, um mit ihnen den Ring zu bilden. In diesem sind, wenigstens nach den bisherigen — noch zu vervollständigenden — Untersuchungen die einzelnen Spurstränge nicht mehr unterscheidbar. — Seltener sind in dem ersten Scheidenblatte ausser den beiden seitlichen noch 2 kleinere symmetrisch in der hinteren Hälfte, neben der Medianlinie des Scheidenblatts liegende vorhanden; sie scheinen sich im Knoten mit den seitlichen zu vereinigen. Einmal fand sich im Querschnitt des Internodiums, mitten in der Vorderseite, ausserhalb des Rings ein kleines isolirtes Bündel, dessen Herkunft und Verlauf zweifelhaft blieben.

Die Bezeichnungen vorn und hinten sind hier überall so zu verstehen, dass die dem Scutellum zugekehrte Seite die hintere ist.

Die oben mehrerwähnten Eigenthümlichkeiten des Bündelverlaufs bei Aroideen und Pandaneen seien schliesslich hier im Zusammenhange kurz dargestellt[1]).

Eine Anzahl von Formen weicht von dem Palmen-Typus nicht ab, nur dass bei manchen derselben die Bündel von ihrem Eintritt in den Cylinder eine lange Strecke weit in der Rinde verlaufen. Eine zweite Kategorie unterscheidet sich von den erstgenannten dadurch, dass die Bündel auf ihrem abwärts gehenden bogigen Wege innerhalb des Cylinders, schon weit von der Oberfläche desselben, vereintläufig werden. Auf Querschnitten finden sich daher nach innen von der peripherischen Lage »zusammengesetzte« Bündel, d. h. solche, welche an den Verschmelzungs- oder Trennungsstellen getroffen sind. Bei einer dritten Gruppe endlich werden die Bündel bei ihrem Eintritt in die Cylindermitte nicht nur vereintläufig, sondern durch Anastomosen nach allen Richtungen verbunden, in exquisiten Fällen derart, dass ähnlich wie bei Nymphaeaceen (p. 262) schon dicht unter dem Vegetationspunkt ein reiches, nach allen Seiten ausgezweigtes Netz die eintretenden Blattspuren aufnimmt und der typische Bogenverlauf nur andeutungsweise zu erkennen ist.

In die erste Kategorie gehört zunächst das Rhizom von Acorus gramineus und A. Calamus; die Mehrzahl der Bündel steigt, wie bei den oben genannten Cyperaceen, mehrere Internodien schräg abwärts durch die dicke Rinde, diese ist daher, besonders auffallend bei A. gramineus, im Querschnitt von mehreren Bündelkreisen durchsetzt. Ferner eine Anzahl epiphyter Formen mit gestreckten Internodien; und zwar alle von v. Tieghem untersuchten Monsterineen (Heteropsis-, Monstera-, Rhaphidophora-, Scindapsus-Arten) mit Blattspurbündeln, welche theils im Knoten sofort ins Blatt treten, grösstentheils aber vor ihrem Eintritt in dieses zwei Internodien weit die Rinde durchlaufen; sodann die untersuchten Arten von Anthurium und Pothos, bei welchen ebenfalls rindenläufige Bündel, je nach Species in verschiedener Zahl und Vertheilung vorhanden sind, mit Ausnahme des A. Miquelianum, welches sonach dem einfachen Palmentypus angehört. Die zweite Kategorie schliesst sich durch die untersuchten Arten der Gattung Philodendron an die soeben betrachteten Formen unmittelbar an. Wie bei diesen ist ein Theil der Bündel vor seinem Austritt in die Blätter durch (zwei) Internodien rindenläufig. Bei Ph. micans gehen sämmtliche Bündel getrennt durch die Internodien und nur in den Knoten finden Vereinigungen

1) S. van Tieghem, l. c.

derselben statt, welche dann abwärts steigen, um in der Peripherie des Cylinders zu endigen. Bei anderen Arten (Ph. Rudgeanum, hastatum, tripartitum) finden sich die Vereinigungsstellen im Innern des Cylinders auch in den Internodien, so dass der Querschnitt hier vielfach »zusammengesetzte« Bündel neben einfachen zeigt. Mannichfach modificirt nach der Streckung der Internodien, dem Vorhandensein oder Fehlen von Rindenbündeln u. s. w. und specifischen Eigenthümlichkeiten kommt dieses Verhalten nach v. Tieghem allen untersuchten Aroideen mit einigermassen gestreckten Internodien und eingeschlechtigen Blüthen zu (Homalonema-, Aglaonema-, Dieffenbachia-, Syngonium-Arten und anderen nachher zu nennenden), von zwitterigen bei Calla palustris, Lasia ferox, Spathiphyllum. Ferner gehören die Stämme der Pandaneen (Pand. javanicus, pygmaeus) hierher. Die dicken, kurzgliedrigen, cylindrischen (Alocasia) oder meist knollenförmigen Stämme anderer, eingeschlechtiger Aroideen, Alocasia odora, Colocasia antiquorum, Caladium esculentum, Dracunculus, Arum, Richardia aethiopica etc. gehören der dritten Kategorie an, indem ihr Bündel im Innern des Stammes nicht nur vielfach vereintläufig, sondern durch Anastomosen netzartig verbunden sind. Manche Formen, wie Syngonium, bilden den Uebergang zwischen der zweiten Gruppe und der dritten. Auch bei kleinen Rhizomzweigen von Richardia aethiopica lässt sich der typische bogige Verlauf, zumal im Zweigende, noch gut erkennen; bei Alocasia, Dracunculus, Caladium esculentum bildet der Gefässbündelkörper »ein verwickeltes Netz, an welchem es bei der sorgfältigsten Zergliederung eines macerirten Stammes unmöglich ist, ein Bündel mit Sicherheit eine auch nur kurze Strecke weit zu verfolgen.« Doch lässt sich immerhin, zumal in der Stammspitze, auch hier erkennen, wie die Bündel aus der Blattbasis bogig nach der Stammmitte und von hier auswärts und abwärts laufen.

IV. Commelineen-Typus.

§ 69. Die Bündel im Stengel der untersuchten Commelineen und mancher Potamogetonen haben einen von dem der meisten Monocotylen verschiedenen, mehr dem der Piperaceen (p. 260) und Mirabilis (Cap. XVI) ähnlichen Verlauf. Dieser ist besonders deutlich bei der in den Gärten als Tradescantia albiflora allverbreiteten Pflanze und sei für diese zuerst beschrieben. Fig. 119 und 120.

Aus dem scheidig stengelumfassenden Grunde der alternirend zweizeiligen Blätter treten in der Regel je 8 Bündel bogig in den Knoten (1), um von da senkrecht bis gegen den nächsten (2) abzusteigen. Sie stehen im Internodium seitlich ungefähr in gleicher Entfernung von einander, und von der Stammmitte ungleichweit, aber um mindestens $\frac{1}{3}$ des Radius ab. Dicht über dem 2. Knoten convergiren sie bogig und nach der Stammmitte zu, um sich im Knoten selbst paarweise zu 4 Strängen zu vereinigen. Diese 4 Stränge sind stärker als die ursprünglichen 8; sie stehen nahe der Stammmitte übers Kreuz und laufen senkrecht hinab bis zum nächsten Knoten (3) wo sich jeder an den Vereinigungspunkt zweier im Knoten 2 austretender ansetzt. Jedes Internodium zeigt hiernach im Querschnitt (Fig. 120) zunächst 12 Stränge, 4 innere, kreuzweise gestellte, und ringsum einen unregelmässigen Kreis von 8 schwächeren (*b*). Zu diesen 12 Blattspurbündeln kommen (auch nach der Ausbildungsfolge zuletzt) noch meist 11—12 Bündel, welche aussen von den 8 äusseren Spursträngen in einen Kreis geordnet sind, der sammt etwas kleinzelligerem Parenchym zwischen den Bündeln, die Rinde von dem bündelführenden Cylinder scharf abgrenzt. Einzelne dieser Bündel liegen auch wohl mehr nach innen, zwischen den 8 äusseren Spursträngen. Diese 11—12 Bündel treten nicht in Blätter aus, sondern laufen bis in das jüngst angelegte Internodium hinauf;

durch die Internodien ziemlich senkrecht, in den Knoten etwas nach innen gekrümmt und neben den austretenden Spursträngen ausbiegend. Unregelmässige kurzgliedrige Querstränge verbinden sie in älteren Knoten untereinander und mit den Blattspurbündeln.

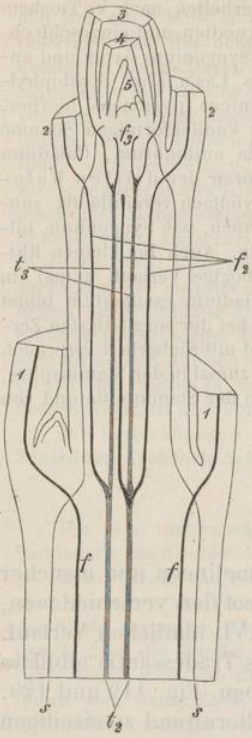


Fig. 119.

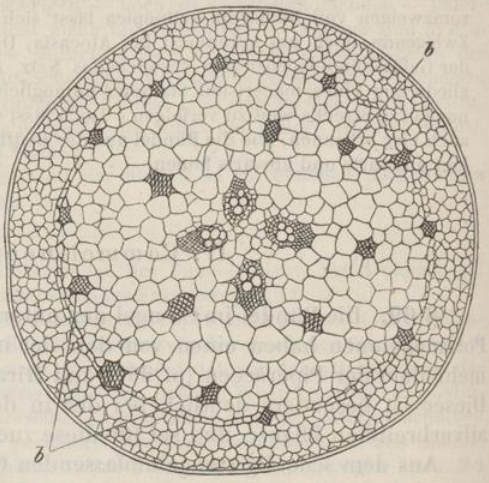


Fig. 120.

Abweichungen von den angegebenen Zahlen finden sich manchmal, z. B. in den unteren Internodien von Seitensprossen, wo oft insgesammt nur 18—19 Bündel im Querschnitt sichtbar sind — z. B. 3+6 Spurstränge und 10 stammeigene.

Wesentlich den gleichen Verlauf der Spurstränge sowohl wie stammeigener

Fig. 119 und 120. Tradescantia albiflora. Fig. 119. Umrisse und Bündelverlauf eines in Kali durchsichtig gemachten, durch Längsschnitte eines Theils der Rinde und des Cylinders entledigten Stengelendes. Die Schnittfläche ist dem Beschauer zugekehrt, die bei dieser Lage oben laufenden Bündel dunkel, die in der Tiefe laufenden blasser gehalten. Die successiven Blätter durch die Ziffern 1—5 bezeichnet, Blatt 6 am Vegetationspunkt eben angelegt. Vor dem Medianstrang von 1 eine Axillarknospe. Von Blatt 1, 2 und 3 sind die Bündel sichtbar; *f* die getrenntläufigen, *t* die vereintläufigen Stücke. Von 3 sind vier *f* zu sehen, zwei (rechts der mediane) ins Blatt laufend, zwei andere, mitten und vorn, an der Austrittsstelle abgeschnitten. Von Blatt 2 drei *f*, der mittlere abgeschnitten. Die Linie *s* zeigt den Lauf der stammeigenen Stränge. Vergr. etwa 25.

Fig. 120 (40). Querschnitt durch ein junges Internodium. In der Mitte die 4 vereinten Stränge; aussen 8 getrenntläufige, die 3 peripherischen derselben mit *b* bezeichnet; dann der Kreis von 10 stammeigenen.

fand ich bei allen darauf untersuchten übrigen Commelineen: Commelina agraria Kth., C. procurrens Schl., Tradescantia zebrina, virginiana, Spironema fragrans, Dichorisandra thyrsiflora, D. oxypetala, Maravelia zeylanica. Nur ist bei allen diesen die Zahl der Bündel jeder Kategorie eine höhere als bei Trad. albiflora, zumal bei den letztgenannten sechs Arten mit dickem Stengel und vielsträngigen Blättern. Die Anordnung der getrennt- und der vereintläufigen Bündel ist hiernach complicirter und noch näher zu untersuchen.

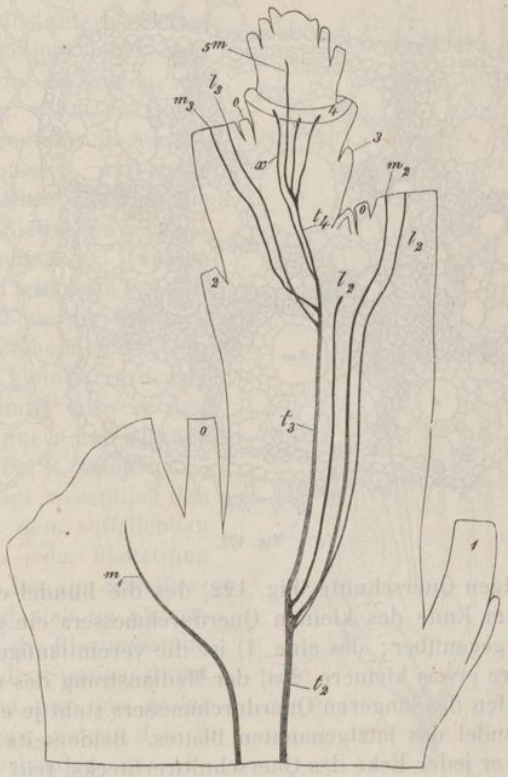


Fig. 121.

Potamogeton natans (Fig. 121) hat zweizeilig alternirende, manchmal (durch Drehung des Stengels?) aus dieser Stellung verschobene Blätter und

Fig. 121. Potamogeton natans (40). Stengelende durchsichtig gemacht, im unteren Theil die äusseren Gewebschichten durch Längsschnitte entfernt. Successive Blätter und Zubehör successive beziffert. *m* Medianstrang, *l* Lateralstränge des durch die Ziffer bezeichneten Blattes. *t* die vereintläufigen Stücke. *x* ausnahmsweise weit eigenläufiger Strang von Blatt 4. Die Medianen der Blätter 1—3 alterniren rechts und links in der Ebene des Papiers (vor der Mediane von 2 die zugehörige Axillarknospe). Ueber 3 erfolgt eine Drehung, so dass die Mediane von Blatt 4 gerade nach vorn, die von 5 nach hinten zu liegen kommt. Der Medianstrang von 5, 5*m*, läuft daher ganz in der Tiefe des Präparats. Die Lateralstränge von 5 und die stammeigenen sind (noch) nicht sichtbar. *o* = Stipularscheide der Blattbasis.

dreisträngige, gegen 180° weite Blattspur. Die 3 Stränge dieser treten bogig gegen die Stammesmitte und hier getrennt durch ein Internodium hinab, der stärkere mediane der Mittellinie näher als die beiden seitlichen. Im nächsten Knoten treten alle drei zu einem Strange zusammen, welcher dann bis zum 2. Knoten hinabläuft und sich hier an die Vereinigungsstelle der nächstuntern Spur ansetzt (selten bleibt einer der Lateralstränge bis gegen diese Ansatzstelle hin eigenläufig, Fig. 121 *x*). In dem Internodium stehen hiernach, auf dem

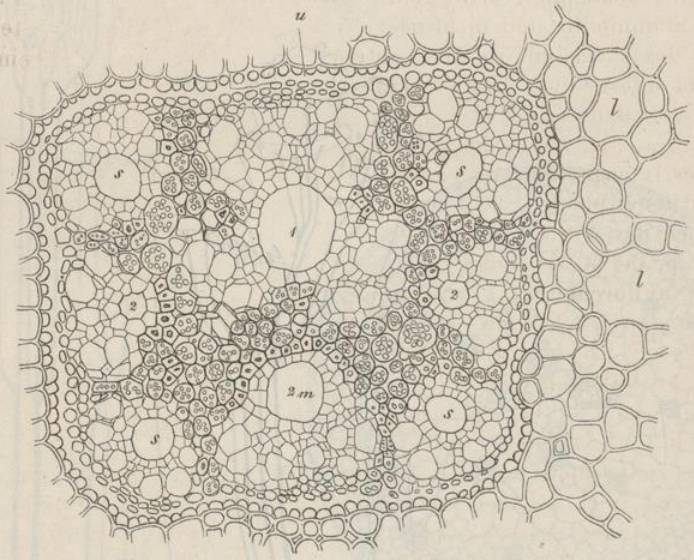


Fig. 122.

stumpf rechteckigen Querschnitte (Fig. 122) des die Bündel enthaltenden »Cylinders« an jedem Ende des kleinen Querdurchmessers ein grösseres Bündel, beide einander gegenüber; das eine (1) ist die vereintläufige Spur des zweitobern, das andere etwas kleinere (2*m*) der Medianstrang des nächstobern Blattes. An den Enden des längeren Querdurchmessers steht je ein kleines Bündel (2, 2): Lateralbündel des letztgenannten Blattes. Beiderseits von jedem Lateralbündel, also vor jeder Ecke des Querschnittrechtecks, tritt dann ferner noch ein kleines stammeigenes Bündel (*s*, *s*) auf. Die Medianbündel erscheinen zuerst, die lateralen nachher, die stammeigenen viel später. In den Knoten treten frühzeitig zwischen allen unregelmässige Anastomosen auf, in welche auch die kleinern corticalen Siebröhren- und Faserbündel (p. 242) eintreten.

Unter den übrigen untersuchten Potamogetonen hat P. perfoliatus wesent-

Fig. 122 (145). Potamogeton natans. Axiler Gefässbündel führender Körper des Internodiums, Querschnitt. *u* einseitig verdickte (amylumhaltige) Endodermis. Aussen von derselben lacunöses (amylumreiches) Rinden-Parenchym, *l* Luftlücken. — Erklärung der Ziffern im Texte. Die zarten Gewebegruppen der bezifferten Kreise sind die Siebtheile, die weiten Maschen in denselben die Siebröhren der Bündel; die Kreise, in welchen die Ziffern stehen, die — zumeist in Lücken verwandelten — Gefässtheile derselben. Zwischen den Bündeln Amylumführendes Parenchym; und Sklerenchymfasern mit engem, als dunkler Punkt erscheinendem Lumen.

lich denselben Bündelverlauf. Auch das Rhizom von P. pectinatus scheint sich, nach unvollständiger Untersuchung, ebenso zu verhalten. Bei anderen Arten ist dieser den beschriebenen ähnlich, jedoch einfacher und zwar etwa in dem Maasse vereinfacht, als die durchschnittliche Grösse der Blätter abnimmt.

P. lucens und P. gramineus haben einsträngige, erst im Knoten beim Austritt ins Blatt in drei Bündel getheilte Blattspur. Jede geht nahe der Stammmitte und dicht neben der des nächstuntern Blattes durch ein Internodium hinab und vereinigt sich dann, im Knoten, mit letzterer (vgl. Fig. 124). Im Querschnitt des Internodiums liegen sonach 2 Blattspurbündel, und zwar dicht neben der Mitte, in dem die Medianen beider Blattzeilen verbindenden Querdurchmesser. Später als die Blattspuren tritt nahe bei diesen, in der zur Ebene der Blattmedianen senkrecht stehenden radialen Längsebene, ein kleines verticales stammeigenes Bündel auf; in den Knoten frühzeitig quere und schräge Anastomosen wie bei P. natans.

P. densus zeigt wesentlich den gleichen Bau mit dem auffallenden Unterschiede, dass jeder Blattstrang fast rechtwinklig bis zur Stammesmitte einbiegt und sich im nächstuntern Knoten an die Biegungsstelle des hier austretenden Stranges direct ansetzt, dass also nur ein axiles Blattspursympodium neben den 2 stammeigenen vorhanden ist. P. pectinatus in seinen aufrechten Stengeln, Fig. 123, P. pusillus und Zani-

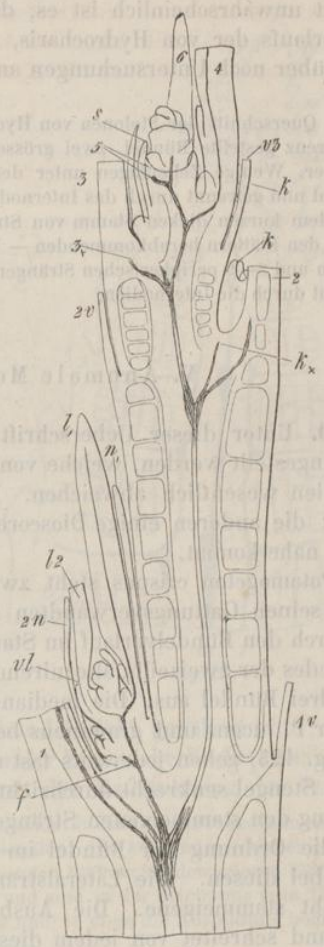


Fig. 123.

Fig. 123. Potamogeton pectinatus, Sprossende (40). — Dicker, in Kali durchsichtig gemachter Medianschnitt, unten parallel der Medianebene beider Blattzeilen; oben, von Blatt 5 an, ist diese Ebene um fast 90° gedreht. Successive Blätter von 1—6 successive beziffert. *v* die zu dem gleichbezifferten Blatte gehörigen blattgegenständigen Scheidentheile. *s* eine Squamula intravaginalis von Blatt 3. In der Mitte die Gefässtheile des Gefässbündel-Sympodiums deutlich; das oberste deutliche Bündel geht zu dem (in der Tiefe liegenden) Blatt 6; das zu 5 gehende ist, da 5 wegen erwähnter Drehung dem Beschauer zugekehrt war, quer durchgeschnitten. In den Blattachseln (bis 5) je eine Axillarknospe deutlich. Die zu Blatt 2 gehörige in der Tiefe liegend, ihre Theile mit *k*, das in sie tretende Gefässbündel mit k_+ bezeichnet. Die zu Blatt 3 gehörende noch klein; die Ausbildung des in sie tretenden ersten Gefässbündels jedoch schon beginnend in dem Winkel, wo sich das Bündel 3_+ (welches in Blatt 3

chellia palustris haben dieses axile Sympodium allein, ohne die beiden stammeigenen Stränge, worauf unten zurückzukommen sein wird.

P. crispus zeigt ein etwas abweichendes, unten zu beschreibendes Verhalten.

Nicht unwahrscheinlich ist es, dass zu dem in Rede stehenden Typus des Bündelverlaufs der von Hydrocharis, Stratiotes und Verwandten gehört, doch sind hierüber noch Untersuchungen anzustellen.

Der Querschnitt der Stolonen von Hydrocharis Morsus Ranae[1]) zeigt im Querschnitt 4 übers Kreuz gestellte Bündel, zwei grössere und 2 kleinere, die gleichnamigen einander gegenüber. Wenige Zellenlagen unter der Epidermis liegt ein Kreis von 8—10 kleinen, senkrecht und getrennt durch das Internodium laufenden Bündelchen.

In dem kurzen dicken Stamm von Stratiotes aloides[2]) vereinigen sich die — sämmtlich von den Blättern herabkommenden — Bündel »nach zahlreichen Anastomosen zu einem centralen und 8—9 peripherischen Strängen«. In den dünnen Stolonen laufen diese Stränge senkrecht durch die Internodien.

V. Anomale Monocotyledonen.

§ 70. Unter dieser Ueberschrift mögen einige Fälle des Strangverlaufs zusammengestellt werden, welche von dem der weitaus grössten Mehrzahl der Monocotylen wesentlich abweichen. Die einen betreffen bestimmte Wasserpflanzen; die anderen einige Dioscoreen, deren Bündelverlauf den Dicotyledonen sehr nahe kommt.

a. Potamogeton crispus steht zwar in den übrigen anatomischen Eigenschaften seinen Gattungsverwandten sehr nahe, unterscheidet sich aber von ihnen durch den Bündelverlauf im Stamme. Vgl. Fig. 124, 125.

In jedes der zweizeilig alternirenden, stengelumfassenden Blätter treten im Knoten drei Bündel aus. Die medianen laufen durch die Internodien abwärts in der für P. lucens und gramineus beschriebenen Weise (Fig. 124). Die lateralen (Fig. 125) gehen jederseits fast rechtwinklig ab von einem Strange, welcher den Stengel senkrecht durchzieht und in seiner Stellung und relativ späten Entstehung den stammeigenen Strängen jener anderen Arten genau entspricht, so dass die Ordnung der Bündel im Querschnitt des Internodiums die gleiche ist, wie bei diesen. Die Lateralstränge des Stengels von P. crispus sind jedoch nicht stammeigene. Die Ausbildung ihrer Tracheen beginnt in den Knoten und schreitet von jedem dieser gegen die Mitte des nächstuntern und die des nächstobern Internodiums fort. (Fig. 125, 4, 5).

Ganz ähnlich ist der Verlauf der drei Stränge im Stamme von Zostera marina[3]): ein axiler baut sich sympodial aus den Mediansträngen der Blätter auf,

läuft, im Knoten mit dem von 4 kommenden vereinigt. In der Achsel von Blatt 1 ein stark entwickelter Axillarspross. n_1 und n_2 dessen Niederblätter, l_1 und l_2 seine 2 ersten Laubblätter. Das in l_2 tretende Gefässbündel eben die Ausbildung beginnend. In der Achsel von n_2 ein secundärer Axillarspross angelegt, sein erstes Gefässbündel bei f beginnend.

1) Rohrbach, Beitr. z. Kenntniss einiger Hydrocharideen (Abhandl. d. Naturf. Ges. z. Halle, Bd. XII, p. 75).

2) Rohrbach, l. c. p, 94. 3) Vgl. Magnus, Bot. Ztg. 1872, p. 216.

zwei seitliche, in einer die Medianebene der zweizeiligen Blätter rechtwinklig schneidenden Ebene gelegen, geben laterale Bündel an die Blätter ab, sind übrigens noch genauer zu untersuchen. In der Anordnung der Bündel im Querschnitt des Internodiums ist Zostera in sofern von Potamogeton verschieden,



Fig. 124.

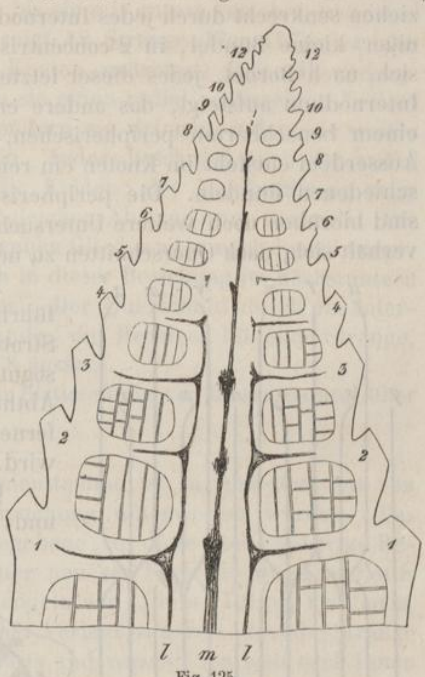


Fig. 125.

als bei diesem die lateralen dem Mittelbündel dicht genähert sind, während sie bei jenen weit von ihm entfernt, nahe der Stammoberfläche verlaufen.

Bei Cymodocea aequorea Koen.[1]) tritt der Medianstrang der 7strängigen

Fig. 124. Potamogeton crispus (40). Sprossende, in Kali durchsichtig gemachter Längsschnitt parallel der Medianebene der beiden Blattzeilen. Die successiven Blätter mit 1, 2—10 beziffert; v_1, v_2 . . . die Scheiden der entsprechenden Blätter; an den oberen Blättern waren die Scheiden durch die Präparation undeutlich und sind in der Zeichnung zum Theil weggelassen. Die medianen Gefässbündel von Blatt 9 und 10 eben die Ausbildung beginnend, die 7 obersten Blattanlagen noch ohne solche.

Fig. 125. Potamogeton crispus (40). Sprossende. Dicker medianer Längsschnitt senkrecht zur Medianebene beider Blattzeilen, in Kali durchsichtig gemacht; Scheiden durch die Präparation undeutlich, in der Zeichnung weggelassen. Die successiven Blätter successive beziffert. Die Reihe der ungeraden bezifferten nach oben, dem Beschauer zu, die der gerade bezifferten abwärts gekehrt; desgleichen die zu den betreffenden Reihen gehenden in dem axilen Strange *m* vereinigten Medianbündel. Medianbündel bis zur sechstobern Blattanlage deutlich; die in die beiden Stränge *l*, *l* vereinigten lateralen am 11. obern Blatte, (5) im Knoten beginnend, die Ausbildung von 5 und 4 noch nicht durch das Internodium abwärts vollendet. In den Internodien die Luftkammern von unten nach oben und von aussen nach innen angelegt.

1) Bornet, Recherches sur le Phucagrostis major. Ann. sc. nat. 5e Série Tom. I. Vgl. speciell p. 39. Pl. 6, Fig. 1 u. Pl. 11, Fig. 1.

Blattspur durch den Knoten schräg abwärts in die Mitte des Stammes, um hier senkrecht bis zu dem nächsten Knoten abzusteigen und sich in diesem an den hier austretenden Medianstrang anzusetzen. Der Querschnitt jedes Internodiums zeigt also ein centrales Gefässbündel. Nahe der Peripherie des Stengels ziehen senkrecht durch jedes Internodium 20—25 (an schwachen Stengeln weniger) kleine Bündel, in 2 concentrische Kreise geordnet. Im Knoten theilt sich, nach Bornet, jedes dieser letztern in 2, deren eines in das nächsthöhere Internodium aufsteigt, das andere entweder ins Blatt ausbiegt oder sich mit einem benachbarten peripherischen, oder mit dem axilen Bündel vereinigt. Ausserdem entsteht im Knoten ein reiches Anastomosennetz zwischen den verschiedenen Bündeln. Die peripherischen scheinen stammeigen zu sein; doch sind hierüber noch weitere Untersuchungen zu machen. Cymodocea isoëtifolia verhält sich, nach Querschnitten zu urtheilen, der andern Species ganz ähnlich.

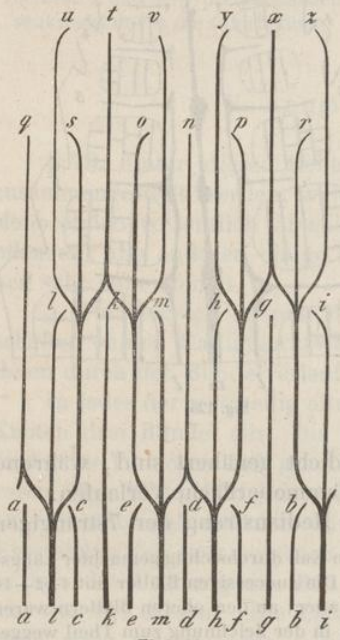


Fig. 126.

Es bedarf nach dem Gesagten keiner ausführlichen Darlegung, dass Hydrocharis und Stratiotes nach den vorliegenden Daten ebensogut in die gegenwärtige als in die vorige Abtheilung gehören können, was gleichfalls fernere Untersuchung zu entscheiden haben wird.

§ 71. In den Laubstengeln von Tamus und Dioscorea Batatas sind die Gefässbündel nach dem Dicotylentypus, also zu einem markumgebenden Bündelring geordnet. Dass die Bündel ungleich tief ins Mark einspringen, kommt hier allerdings, aber auch bei typischen Dicotylen vor.

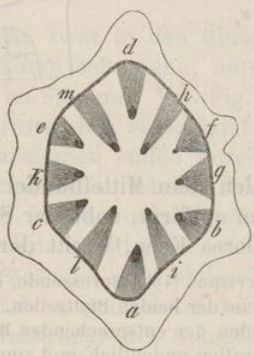


Fig. 127.

Von Dioscorea Batatas gibt Nägeli l. c. p. 123 folgendes an. Die Blätter sind bald schraubenständig, bald paarig decussirt. Die Blattspur ist dreisträngig. Bei decussirter Stellung (Fig. 126, 127) beträgt ihre Weite etwa 120°. Berücksichtigt man zunächst ihren Verlauf in tangentialer Richtung (Fig. 126), so gehen die 6 Stränge eines Blattpaares ziemlich gerade durch 2 Internodien, wobei sich die lateralen *bc, ef; hi, lm; op, rs; uv, yz*) am ersten Knoten mit den dortigen lateralen verschränken. Ueber den Strängen des zweituntern Knotens biegen die beiden seitlichen einer Spur convergirend aus und setzen sich

Fig. 126, 127. Dioscorea Batatas, mit decussirten Blattpaaren; nach Nägeli. Fig. 126. Schema des Bündelverlaufs in einem Sprossende, auf der eben gelegten Cylinderfläche. Fig. 127. Querschnitt durch ein Internodium, die gleichen Bündel mit den gleichen Buchstaben bezeichnet wie am Grunde von Fig. 27. — Weitere Erklärung im Texte.

an laterale Stränge des erstuntern Paares an; der Medianstrang aber (*a*, *d*; *k*, *g*; *t*, *x*) theilt sich in 2 Schenkel, die sich mit den nämlichen Lateralsträngen vereinigen. Die Blattspur tritt hier sehr nahe zusammen und bildet durch Verschmelzen meist eine einzige Masse. Die 6 Stränge eines Blattpaares gehen also nicht weiter als durch 2 Internodien, bis sie mit untern verschmelzen, und der Querschnitt durch ein Stengelglied zeigt 12 Stränge (Fig. 127), von denen 6 am eigenen und 6 am erstobern Knoten austreten. Diese 12 Stränge würden in einen Kreis gestellt sein, wenn sie einen radial senkrechten Verlauf hätten. Dies ist aber nicht der Fall, sondern sie dringen, indem sie weiter nach unten gehen, tiefer in das Mark ein. Indess beschränkt sich der radial schiefe Verlauf fast ausschliesslich auf die Knoten; der gleiche Strang zeigt daher in den beiden Internodien einen ungleichen Abstand vom Centrum. Die Lateralstränge, welche schon in ihrem eigenen Glied weiter nach innen vorgerückt sind als der mediane, zeichnen sich in dieser Beziehung im nächstuntern Internodium noch mehr vor demselben aus. Der Querschnitt durch ein Internodium zeigt hiernach 4 tiefer einspringende, ein Rechteck bildende Stränge, die lateralen für das erstobere Paar, und 8 äussere.

Ueber den Längsverlauf bei spiraliger Blattstellung von Dioscorea und über Tamus vgl. Nägeli l. c.

Der Bündelverlauf im Monocotyledonenstamme ist in neuester Zeit von Falkenberg[1]) einer ausgedehnten Untersuchung unterworfen werden. Das hauptsächlichste, schon 1874[2]) kurz angegebene, an diese Stelle gehörige Resultat jener Arbeit ist die Auffindung einer neueren Form des Bündelverlaufs in den Laub- resp. blüthentragenden Stengeln von Lilium, Tulipa, Fritillaria, Cephalanthera, Epipactis, Hedychium. Jener Verlauf ist derart, dass die Stränge der Blattspuren von den Knoten aus abwärts und verschieden weit nach innen gegen die Stammmitte dringen und sich dann an tiefer stehenden Blättern zugehörige Stränge ansetzen, ohne sich zuvor nach aussen gebogen zu zu haben. Im Uebrigen ist es wohl erlaubt, hier auf Falkenberg's reichhaltige Arbeit hinzuweisen und die zum grossen Theil mit ihr in Uebereinstimmung stehenden obigen Paragraphen unverändert abzudrucken, so wie sie vor etwa 4 Jahren niedergeschrieben wurden.

VI. Phanerogamen mit axilem Strang.

§ 72. Eine Anzahl wasser- und sumpfbewohnender und einige in feuchtem Humus lebende, schwach belaubte und schwach bewurzelte Gewächse, theils den Monocotyledonen, theils den Dicotyledonen zugehörend, zeigen das Bündelsystem des Stammes zu einem Strange vereinigt, welcher, von einer relativ mächtigen Rinde umgeben, die Mitte des Stammes der Länge nach durchzieht, und von welchem in den Knoten Bündel in die Blätter abgehen. Mit dieser Einfachheit des Verlaufes sind meist erhebliche Vereinfachungen, stets Eigen-

1) P. Falkenberg, Vergl. Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen. Stuttg. 1876.

2) Bot. Ztg. 1874, 732.

thümlichkeiten des Baues der Stränge verbunden, weshalb in den § 105 und 110 auf dieselben zurückzukommen sein wird.

Hinsichtlich des gröbern Aufbaues, speciell der Beziehungen zu Blattspursträngen, welche übrigens für viele Fälle noch genaueren Studiums bedürfen, lassen sich zwei Hauptformen unterscheiden. Einerseits nämlich axile Stränge, welche sympodial aus schwachen, einander sehr genäherten und der Länge nach verschmelzenden Blattspursträngen bestehen, resp. entstehen, der Anlage nach also von den typischen Bündelsystemen der Phanerogamen nicht verschieden sind; andrerseits solche, welche stammeigen sind, mit dem Stammende acropetal fortwachsen, und von welchen in den Knoten die zu den Blättern tretenden Bündel als Zweige abgehen, resp. sich an sie anlegen. Als intermediäre Formen schliessen sich dann drittens solche an, bei welchen der axile Strang aus longitudinal verschmolzenen Blattspur- und aus stammeigenen Bündeln aufgebaut wird.

In die erste Kategorie gehören von Dicotyledonen Bulliarda aquatica, nach Caspary's Darstellung[1], Hottonia, Elatine Hydropiper, hexandra, wohl auch E. Alsinastrum, wahrscheinlich Trapa natans; von Monocotyledonen Potamogeton pectinatus, pusillus, welchen sich Zanichellia[2], Althenia[3], auch wohl Ruppia[4] und Verwandte anschliessen. In die zweite von Dicotyledonen: Aldrovandia[5], Hippuris[6], Callitriche[7], Myriophyllum[8], Ceratophyllum[9], wahrscheinlich Utricularia, und die nicht wasserbewohnende Piperaceengattung Verhuellia[10]; von Monocotyledonen die Hydrilleen Elodea canadensis und Hydrilla verticillata[11]; Najas[12] und die Rhizome der wurzellosen, humusbewohnenden Orchideen Epipogon Gmelini und Corallorrhiza innata[13]. Bei Corallorrhiza und den Stolonen von Epipogon geht von dem axilen Strange ein Zweig in jedes der zweizeilig geordneten Schuppenblätter; in dem kurzgliedrigen corallenähnlichen Rhizom von Epipogon fehlen nach Reinke die zu den Blättern gehenden Zweige.

In die dritte, intermediäre Kategorie kann man, nach der Structur und Entwicklung des Stranges, vielleicht Myriophyllum, Hippuris, auch Elatine

---

1) Schriften d. Physical. öconom. Gesellsch. zu Königsberg, Bd. I, 1860.

2) Schleiden, Beitr. p. 215. — Caspary, Pringsheim's Jahrb. p. 383, 440.

3) Prillieux, Ann. sc. nat. 5e Sér. T. II.

4) Vgl. Irmisch, Ueber einige Arten d. Familie d. Potameen (Abhandl. d. naturwiss. Vereins f. Sachsen u. Thüringen 1858) p. 44.

5) Caspary, Bot. Ztg. 1859, p. 126, Taf. V. Ibid, 1862, p. 193.

6) Nägeli, Beitr. l. c. p. 56. — Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 191.

7) Nägeli, l. c. — Hegelmaier, Monogr. d. Gattung Callitriche. Idem in Martius, Flora Brasil. Fasc. 67.

8) Vöchting, Zur Histologie u. Entwicklungsgeschichte v. Myriophyllum. Acta Acad. Leopoldin. XXXVI (1872).

9) Schleiden, Beitr. p. 216. — Unger, Anatom. u. Physiol. 198. — Sanio, Bot. Ztg. 1865, p. 192.

10) Schmitz, Flora 1872.

11) Caspary in Pringsheim's Jahrb. I. Idem, Verhandl. d. Naturforscher u. Aerzte z. Königsberg 1860.

12) Vgl. Magnus, Beitr. z. Kenntniss d. Gattg. Najas. p. 48.

13) Irmisch, Beitr. z. Morphologie u. Biologie d. Orchideen. — Schacht, Pflanzenzelle p. 268; Idem, Lehrbuch, II, 21. — Reinke in Flora 1873.

Alsinastrum rechnen; sodann gehören dahin die grösseren Potamogetonen, deren ursprüngliche Anordnung stammeigener und Blattspurbündel oben, p. 282 beschrieben wurde. In der Reihe der beschriebenen Arten dieser Gattung und der verwandten Formen, wie Zannichellia, Althenia, an welche sich dann Elodea, Najas u. s. w. anschliessen, finden sich alle Abstufungen der Vereinfachung des Aufbaues (und der Structur) des axilen Stranges: mehrsträngige oder einsträngige Blattspuren neben stammeigenen Bündeln durch die Internodien laufend, bei den stärkeren, reicher belaubten Formen an dem einen, ein stammeigener, im Knoten mit den Blattbündeln vereinigter Strang am anderen Ende der Reihe.

VII. Farnartige Gewächse.

§ 73. In den jüngeren Keimpflanzen aller hierher gehörigen, darauf untersuchten Formen ist das Bündelsystem des Stämmchens ein Sympodium einsträngiger (mit Ausnahme von Equisetum in acropetaler Richtung sich ausbildender) Blattspuren. Das meist im Fusse des Embryo blind endigende erste Bündel biegt nach sehr kurzem Verlaufe durch den Stamm in das erste Blatt aus, von dieser Ausbiegungsstelle beginnt die Bildung eines ins 2te Blatt ausbiegenden Bündels. Für die nächstfolgenden Blätter verhält es sich ebenso.

Bei Isoëtes, Equisetum, Osmundaceen verbleibt dieser Aufbau aus distincten Blattspuren auch dem Bündelsystem des erwachsenen Stammes. Dasselbe gilt möglicherweise für manche Farne mit einfachem axilem Strange. Bei den Lycopodien und Selaginellen lässt sich der axile Strang, welcher den Stengel durchzieht, resp. die zwei und mehr mancher Selaginellen, seiner Entwicklung nach auffassen als ein stammeigener, dessen Kanten von den sympodial vereinigten, einsträngigen Blattspuren gebildet werden — wogegen die Lycopodiee Psilotum triquetrum nur den stammeigenen Strang ohne Blattspuren hat. Auch für Marsilia und Pilularia kann man mit Nägeli nach der Entwicklung der Bündel eine ähnliche Auffassung festhalten. Bei der Mehrzahl der Filices ist zwar ein Zusammenhang zwischen Gestaltung und Anordnung des Bündelsystems im erwachsenen Stamme und der Anordnung der Blätter und der in diese eintretenden Bündel deutlich, in einer Anzahl von Fällen, zumal bei den zu beschreibenden Formen mit netzförmigen Stammsystem und je einem Strange für jedes Blatt lässt sich auch jenes in Blattspuren zergliedern [1]). In sehr vielen Fällen dagegen ist eine solche Zergliederung ohne Willkür nach den vorliegenden Daten nicht durchführbar, vielmehr ist im Stamme ein Bündelsystem verschiedener Gestalt und Complication zu unterscheiden, von welchem an bestimmten Orten Bündel für die Blätter abgehen. Die folgende Darstellung hat sich nach diesen Thatsachen zu richten und wird auch die willkürlich in Blattspuren zerlegbaren Stammsysteme jedesmal solchen anschliessen, mit welchen sie nach ihrem thatsächlichen Bau am meisten übereinstimmen.

Es sind hiernach zu unterscheiden einerseits die Typen von Equisetum, Osmunda, Isoëtes, andrerseits die mannichfaltige, durch zahlreiche Intermediärformen zusammenhängende Reihe der Farntypen, welcher die Lycopodien und

1) Siehe Holle, Bot. Ztg. 1875, p. 265 ff.

Selaginellen als ausgezeichnete Einzelfälle unterzuordnen sein dürften und hier nur der Uebersichtlichkeit halber coordinirt sind.

§ 74. Equisetum[1]). Die schwachen Bündel des Stammes sind in einen Mark und Rinde scheidenden Ring geordnet. Aus der Mittellinie jedes Zahnes der Blattscheide tritt ein Bündel in den Stamm, läuft hier senkrecht durch ein Internodium hinab und theilt sich dann, also im nächstuntern Knoten, in zwei kurze Schenkel, deren jeder sich an das nächstseitliche hier austretende Bündel ansetzt. Bei Gleichzähligkeit der Zähne successiver Scheiden alterniren gleich diesen die Bündel successiver Internodien.

§ 75. Osmundaceen[2]). Vgl. Fig. 128—130. Das erwachsene Rhizom von Osmunda regalis hat nach $^5/_{13}$ Divergenz geordnete Blattansätze und kurze Internodien. Seine Mitte wird eingenommen von einem an kräftigen Exemplaren etwa 6 mm dicken, unregelmässig stumpf fünfkantigen Prisma, welches besteht aus einem Gefässbündelcylinder (Ring), einer diesen umgebenden schmalen, zartzelligen Parenchymscheide und einem von dem Bündelring umgebenen parenchymatischen, mit braunen Sklerenchymzellen durchsäten Mark. Dieses Prisma wird umschlossen von einer 2—5 mm dicken schwarzbraunen sklerotischen, aber stärkemehlreichen Rinde, durch welche die ebenfalls von dünner zarter Parenchymscheide umgebenen Gefässbündel aus dem Ring schräg aufwärts in die Blätter laufen (Fig. 128). In jedes Blatt tritt ein Bündel; in dem Cylinder ist die Anordnung der Bündel der von Coniferen mit alternirenden, einsträngigen Blättern durchaus ähnlich (Fig. 130). Aus einem Blatte *n* tritt ein Bündel in den Cylinder ein und läuft ziemlich genau senkrecht, in der Regel durch 13 Internodien, abwärts, um sich dann, neben dem senkrecht



Fig. 128.



Fig. 129.

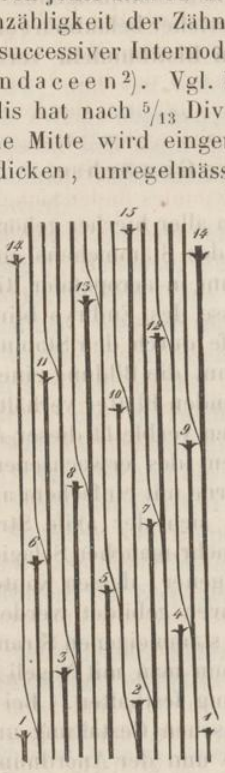


Fig. 130.

Fig. 128 und 129. Osmunda regalis. Fig. 128. Querschnitt durch einen kräftigen Stamm, von oben, d. h. dem Scheitel des Stammes aus gesehen, etwa zweimal vergr. *i* unterstes Blattspurbündel, von ihm ein Wurzelbündel durch die Rinde abgehend. Fig. 129. Skizze des Bündelrings in voriger Figur, stärker vergrössert. 1 unterstes, gerade an seiner Eintrittsstelle in den Ring durchschnittenes Spurbündel mit einem der 2 sich hier ansetzenden Wurzelbündel. Die Ziffern 1—13 bezeichnen die im Querschnitt sichtbaren Spurbündel der 13 successiven Blätter. 10 abnormer Weise mit 2 vereinigt. Vgl. Fig. 130.

Fig. 130. Osmunda regalis. Schema des Gefässbündelverlaufs im Stamm in der eben

1) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 3, p. 143, Beitr. l. c. p. 57. — Cramer in Nägeli u. Cramer, Pflanzenphysiol. Unters. Heft 3, p. 21. — Hofmeister, Vergl. Unters. p. 93. — Duval-Jouve, Hist. nat. des Equisetum de France 1864.

2) Göppert, Flora 1848, Taf. IV, A. — Unger, Denkschr. d. Wiener Academie, Math.-Naturwiss. Classe, Bd. VI (1853). — Milde, Monogr. Osmundae, p. 32.

untern Blatte n—13 ausbiegend an die anodische Seite des zum Blatte n—8 gehörigen Bündels anzulegen und mit diesem zu verschmelzen. Selten erfolgte in den untersuchten Fällen die Anlegung und Verschmelzung schon nach kürzerem Verlaufe, z. B. von dem Strang 10 in Fig. 130 acht Internodien unterhalb der Austrittsstelle. Die Bündel sind an ihrer Austrittsstelle aus dem Cylinder am stärksten, im Querschnitt hufeisenförmig; im Blattstiel behalten sie diese oder wenigstens Halbmondform bei. Im Stammcylinder nehmen sie nach abwärts zuerst allmählich, zuletzt rasch an Dicke ab und erhalten keilförmigen Querschnitt. Sie werden hier durch schmale Parenchymstreifen (Markstrahlen) von einander getrennt. Aus dem Beschriebenen ergibt sich der Bau des gesammten Stammquerschnitts Fig. 128. — Die zu den ersten Blättern der Keimpflanze gehenden Bündel vereinigen sich zu einem marklosen axilen Strang, welcher sich allmählich zu dem markumgebenden Bündelringe erweitert.

Bei Todea africana und T. hymenophylloides finden sich ganz ähnliche, hier nicht ausführlich zu beschreibende Erscheinungen, wie bei Osmunda.

Während sich hiernach der Bündelverlauf dieser Gewächse und der Equiseten ganz dem Dicotylentypus unterordnen lässt und speciell an Coniferen (Juniperus, Widdringtonia[1]) anschliesst, behalten

§ 76 die Isoëtes-Arten in ihrem aufs Minimum verkürzten Knollenstamme nach Art untergetauchter Wasserpflanzen einen axilen marklosen Strang, welcher sich zunächst durch Vereinigung der inneren Enden der einzähligen Blattspurstränge sympodial aufbaut. Phylloglossum dürfte sich hier zunächst anschliessen.[2])

§ 77. Psilotum und Lycopodium. Der beblätterte Stengel von Psilotum triquetrum[3]) hat einen Gefässstrang mit 2—8 an der Oberfläche mehr oder minder vorspringenden Kanten. Derselbe ist durchaus stammeigen, die kleinen Blätter erhalten keine Gefässbündel. Doch besteht, nach Nägeli, eine Beziehung zwischen den Kanten des Stranges und den Blattinsertionen. »In einiger Entfernung (etwa 3—8 mm) senkrecht unter jedem Blatte springt eine Kante des Stranges besonders stark vor und verliert sich allmählich nach unten, etwas rascher nach oben. Die Kanten des Stranges sind daher in einem Stengeltheil um so zahlreicher, je zahlreicher die verticalen Reihen der übrigens sehr unregelmässig gestellten und nur schwer auf cyclische Anordnung zurückzuführenden Blätter.«

Die Blätter der Lycopodien[4]) sind je nach Arten und Individuen in alternirende, zwei- bis mehrgliedrige Wirtel oder schraubig mit $^2/_9$, $^2/_{11}$, $^2/_{13}$ etc. Divergenz geordnet. Sie erhalten je ein dünnes Gefässbündel. Der Stamm

gelegten Cylinderfläche, bei $^5/_{13}$-Blattstellung. Die Blattbündel an den Austrittsstellen nach der genetischen Folge numerirt, jedes neben der Austrittstelle mit 2 durch kurze Querstriche angedeuteten Wurzelansätzen. An 2 und 10 die in dem dem Schema zum Grunde gelegten Fall beobachtete Anomalie, dass 10 an 2 dicht unter des letztern Austrittsstelle sich anlegt, anstatt seinen Weg bis 2—5 fortzusetzen.

1) Vgl. oben, p. 257 und Geyler, l. c., speciell Taf. IV.

2) Vgl. Mettenius, Bot. Ztg. 1867, p. 98.

3) Nägeli, Beitr. l. c. p. 52.

4) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 u. 4, p. 132. — Cramer, in Nägeli u. Cramer Beitr. Heft 3. — Hegelmaier, Bot. Ztg. 1872, p. 789 ff. — Sachs, Lehrbuch, p. 554.

wird von einem starken, etwa cylindrischen axilen Strange durchzogen, in welchem die § 107 zu beschreibenden, symmetrisch vertheilten Streifen und Bänder von Tracheiden nach aussen Vorsprünge bilden, welche gleich den in die Blätter gehenden Bündelchen und den oben erwähnten Kanten bei Psilotum aus engen Spiraltracheiden bestehen und wie jene hier kurz Kanten heissen mögen. Die Bündel der Blätter legen sich (von der Blattbasis aus verfolgt), nach bogigem Abwärtsverlaufe durch die Rinde, an die Kanten des axilen Stranges an. Wenn die Gewebedifferenzirung beginnt, ist in der Kante zunächst ein Bündel Spiraltracheiden, welches die directe Fortsetzung des ins Blatt tretenden bildet, einige Internodien hinabsteigt und sich dann auf die Ausbiegungsstelle eines tiefer austretenden ansetzt. Erst später bilden sich die weiter innen liegenden Massen grösserer Tracheiden aus.

Nach diesen Thatsachen und den Entwicklungserscheinungen kann man den axilen Strang als einen stammeigenen auffassen, an dessen Kanten sich unmittelbar sympodial vereinigte Blattspurstränge anlegen. Dieselben Thatsachen lassen jedoch ebensogut zu, von einem polyarchen (§ 107) axilen Strang zu reden, welcher von seinen Kanten Zweige in die Blätter abgibt.

Die Anlegung des ins Blatt austretenden Stranges erfolgt jedenfalls sehr bald nach dem Hervortreten der Blattanlage selbst. Die Ausbildung jedes Bündels von Spiraltracheiden beginnt da, wo sich der Strang an die Ausbiegungsstelle eines tiefern ansetzt, und schreitet gegen die betreffende Blattspitze zu fort, um dann von seiner Ausbiegungsstelle von neuem in derselben Richtung zu einem höhern Blatte zu gehen. Sie geschieht, wenigstens innerhalb des Stengels, sehr rasch, so dass Hegelmaier nur in günstigen Fällen, bei L. alpinum, einen Strang von Spiraltracheiden finden konnte, dessen durch die Rinde zum Blatt gehender Theil nicht schon gleich dem untern, in der Kante laufenden ausgebildet war, und Cramer für L. Selago gleichzeitige Ausbildung des ganzen Bündels von seiner untern Ansatzstelle bis zur Blattspitze angibt — während Hegelmaier im Blatte selbst basipetale Ausbildungsrichtung findet.

Die Kanten des axilen Stranges sowohl wie die Blattzeilen sind nach den Arten, den Individuen und den Sprossen verschiedener Ordnung eines Individuums von mannichfaltig wechselnder Zahl und entsprechen einander in der Regel an einem und demselben Spross weder der Zahl noch der Anordnung nach, und zwar anscheinend um so weniger, je grösser die Ziffer beider. Allerdings fand Hegelmaier eine Correspondenz beider in 75 Procent der durch decussirte Blattpaare vierzeilig beblätterten letzten Verzweigungen von L. alpinum, bei etwa 60 Procent der Zweige von L. complanatum. In den meisten Fällen dagegen ist die Zahl der Kanten geringer als die der Blattzeilen: bei L. Selago z. B. mit fünfgliedrigen Wirteln (also 10 Zeilen) 4—6, bei L. inundatum mit $^2/_9$ Stellung der Blätter 4 oder 5, bei den erwähnten Zweigen von L. alpinum 3, u. s. f. Auch höhere Zahl der Kanten als der Zeilen scheint vorzukommen nach Hegelmaier's Angabe, dass in den vegetativen Hauptachsen von L. clavatum und annotinum bei Schraubenstellung mit $^2/_9$, $^2/_{11}$, $^2/_{13}$ Divergenz 10— 17 Kanten gefunden werden.

Bei genauer Correspondenz der Blattzeilen und Kanten setzen sich auch alle Blattbündel einer Zeile der entsprechenden Kante an. In den gegentheiligen Fällen kann eine Kante nur von einer Zeile, muss aber vielfach von mehr als einer Zeile Bündel aufnehmen. Gewöhnlich nimmt sie nur die Bündel zweier benachbarter, bisweilen aber noch einzelne Bündel entfernterer Zeilen auf. [1]) Die Bündel setzen ihr inneres Ende regellos bald auf der rechten, bald auf der linken, bald auf der innern Seite des nächstuntern an.

§ 78. Selaginella. Eine Anzahl Arten, wohl die meisten, wie S. Martensii, S. helvetica, pubescens, rupestris etc., haben in jedem Sprosse ein axiles,

1) Vgl. Cramer, l. c. p. 14, Taf. 30, 31.

band- oder plattenförmiges Gefässbündel, dessen Flächen in Beziehung zum Boden oben und unten, dessen Ränder also seitlich, rechts und links stehen; bei einigen, wie S. pubescens, ist dasselbe auf seiner unteren Fläche in der Mittellinie und neben jedem Seitenrand mit einem scharfen Leistenvorsprunge versehen. Die Blätter erhalten je ein kleines Bündel und diese verhalten sich in ihrem Verlaufe und ihrer Anlegung aneinander sowohl als an den stammeigenen Theil den Blattbündeln von Lycopodium gleich. Ihre Anlegung an den Strang findet an dessen Seitenrändern statt; bei den Arten mit zwei zweiseitswendigen Doppelzeilen von Blättern legen sich an jeden Seitenrand die Bündel des entsprechenden Zeilenpaares (also von einer Zeile Ober- und einer Unterblätter); bei der S. rupestris mit vielzeiligen Blättern treten die Stränge mehrerer Zeilen zu jedem Rande. — S. Kraussiana, Galeottii[1]) und die meisten übrigen articulatae[2]) haben statt des einen axilen Stranges zwei, neben der Mittellinie längs je einer Blatt-Doppelzeile verlaufende; jeder nimmt die Blattstränge seiner Seite, einer Ober- und einer Unterblattzeile, an seinem äusseren Rande auf, in derselben Anordnung, wie in der ersterwähnten Reihe von Fällen.

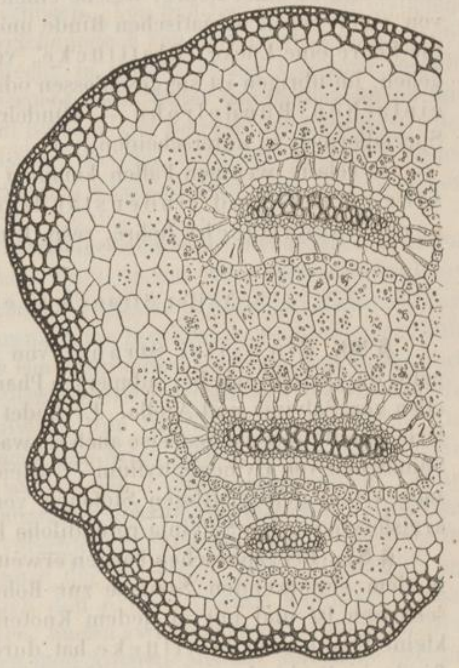


Fig. 131.

Andere Arten der Gattung zeigen andere Anordnung der Stränge im Stamm, »2 mediane, 3 mediane, 3 ein Dreieck bildende, zahlreiche zerstreute«[3]); S. inaequalifolia zeigt drei mediane (Fig. 131), S. Lyallii in ihren starken, über den Boden tretenden Haupttrieben 10 oder 12 im Querschnitt in 3 parallele, aequidistante Reihen auf eine ohngefähr quadratische Fläche vertheilt; bei der Zahl 10 derart, dass je 3 rundliche zwei gegenüberliegende Seiten des Quadrats bilden, je ein quergestrecktes die Mitte der 2 anderen Seiten einnimmt, zwei andere rundliche, in der Mitte des Quadrats liegen und mit den 2 quergestreckten eine vierzählige, den dreizähligen parallele Reihe bilden. Andere Querschnitte desselben Sprosses zeigen an Stelle eines der quergestreckten zwei sich berührende, runde, ohne Zweifel Theilungsproducte jener. Der Verlauf der Bündel und die Anlegung der Blattstränge ist für die nicht mit einem

Fig. 131. Selaginella inaequalifolia, Querschnitt des Stammes (150). Aus Sachs, Lehrb.

1) Nägeli, Beitr. l. c. p. 53. — Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen.
2) A. Braun, Monatsber. d. Berliner Academie, 27. April 1865.
3) Vgl. A. Braun, l. c.

axilen oder 2 seitlichen Bündeln versehenen Sprosse noch nicht untersucht. Bei der mit vielzeiligen homomorphen Blättern versehenen S. spinulosa ist ein einfacher axiler Strang von rundlichem Querschnitt (und von dem der anderen Arten abweichendem Bau) vorhanden; die Blattbündel legen sich ringsum an denselben an.

Filices und Hydropteriden.[1]

§ 79. Es wurde oben schon hervorgehoben, dass in der Keimpflanze dieser Gewächse immer ein axiler, aus einzähligen, acropetal entwickelten Blattbündeln aufgebauter Strang ist. In vielen Fällen beginnt auch jeder Seitenspross mit einem solchen.

Bei einer Anzahl von Formen bleibt dieser Bau auch dem erwachsenen Stamm. Bei der überwiegenden Mehrzahl verbreitert sich der Strang und gestaltet sich zu einer Röhre, welche einen Parenchymcylinder, Mark, umgibt und von einer parenchymatischen Rinde umgeben ist. An jeder Blattinsertion hat die Röhre eine Lücke, Blattlücke, von deren Rand die Bündel ins Blatt abgehen, im übrigen ist sie geschlossen oder netzartig durchbrochen. Von diesem einfachen Bündelrohr — Bündelring im Querschnitt — sind mehrere Specialformen zu unterscheiden.

In relativ wenigen Fällen kommen zu dem einfachen Rohre accessorische, mark- und rindenständige Bündel hinzu oder es treten mehrere concentrische Rohre, resp. Ringe auf.

a. Axiler Strang und einfaches Bündelrohr.

§ 80. Ein axiler Strang, von welchem ein Zweig an jedes Blatt abgeht, durchzieht, wie bei submersen Phanerogamen, die schwimmenden Stämmchen von Salvinia und Azolla. Er findet sich ferner in den Rhizomen von Pilularia minuta, ausnahmsweise auch schwacher P. globulifera,[2] den untersuchten Sämmchen von Hymenophyllum-,[3] Gleichenia-, Lygodium-,[4] wohl auch Schizaea-Arten, den blattlosen Stolonen von Nephrolepis. Der Strang hat meist kreisförmigen, bei Salvinia rotundifolia hufeisenförmigen Querschnitt.

§ 81. Bei zahlreichen Farnen erweitert sich der ursprüngliche axile Strang in dem erstarkenden Stamme zur Röhre, welche grösstentheils ringsum geschlossen ist und nur an jedem Knoten, unter der Blattinsertion, eine relativ kleine Spalte oder Blattlücke hat, durch welche das Markparenchym mit der Rinde in Verbindung steht, und von deren Rande ein oder mehrere Bündel in

---

1) Mohl, Structura candicis filicum arborearum etc. in Martius, Ic. Plantar. crypt. Brasil. Tab. 29—36. — Verm. Schriften, p. 108. — Hofmeister, Beitr. zur Kenntniss d. Gefässkryptogamen. II. — Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften V. 602. — Stenzel, Ueber d. Bau u. d. Wachsthum d. Farne. Nov. Acta Acad. Leopold. Bd. 28. — Mettenius, Ueber den Bau von Angiopteris, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. IX, p. 500. — Trécul, Ann. sc. nat. 5. Sér. T. X, p. 344 u. XII, p. 218.

2) Russow, Vergl. Unters. p. 13.

3) Mettenius, Hymenophylleen, l. c. (vgl. oben, p. 133).

4) Russow, l. c.

das Blatt abgehen. Hierher gehören zumeist Formen mit dünnem kriechendem Rhizom und alternirend-zweizeiligen Blättern: die untersuchten Marsilia-Arten, normale Exemplare von Pilularia globulifera[1]) mit sehr kleiner Blattlücke, von deren unterem Rande ein Blattbündel entspringt. Die meisten Arten von Dennstaedtia (D. tenera, scandens, davallioides, punctilobula) haben eine bis auf die Blattlücke geschlossene Röhre, das in das Blatt tretende Bündel entspringt von dem ganzen Rande der Lücke als eine continuirliche concave Platte, die nur ausnahmsweise an ihrem Grunde eine Strecke weit in mehrere neben einander liegende Stränge gespalten ist. »Die gleiche Structur findet sich bei sämmtlichen Arten von Microlepia und Hypolepis, bei den letzterer Gattung nahestehenden Arten von Phegopteris und den Arten von Pteris aus der Abtheilung von Pt. vespertilo, aurita«; ferner bei Polypodium Wallichii und conjugatum, auf deren Gefässbündelröhre zuerst R. Brown aufmerksam machte, und von deren schmal spaltenförmiger Blattlücke jederseits ein Bündel ins Blatt tritt[2]). Von den Hymenophylleen zeigt Loxsoma ein geschlossenes Röhrenbündel[3]) über dessen Blattlücken keine Angaben vorliegen. Von Schizaeaceen sind vielleicht die Schizaea-Arten hier zu nennen, welche jedoch von Russow aus unten (§ 106) zu erörternden Gründen wohl mit Recht in unsere vorige Kategorie gestellt werden, im übrigen noch wenig untersucht sind. Unter den Ophioglosseen findet sich der beschriebene Bau in dem Rhizom von Botrychium Lunaria[4]). Bei Ophioglossum vulgatum fand Hofmeister[5]) das der nächsten Kategorie angehörende Bündelnetz des Rhizoms zuweilen streckenweise zum geschlossenen Rohre verschmolzen.

§ 82. Die meisten Filices mit aufsteigendem oder aufrechtem Rhizome resp. Stamme, vielzeiligen Blättern und wenig gestreckten Internodien unterscheiden sich von dem eben beschriebenen Typus im Grunde nur dadurch, dass die Blattlücken relativ gross, die sie trennenden Streifen des Bündelrohrs relativ schmal sind. Das Rohr hat hiernach die Form eines Netzes, dessen Maschen die Blattlücken sind. Von den Maschenrändern zweigen sich die Blattbündel ab, um durch die Rinde schräg aufwärts zur Blattinsertion zu laufen. Die Stränge der Stammmaschen sind je nach den Arten relativ schmal, von rundem oder elliptischem Querschnitt oder, wie in den Cyatheaceenstämmen, breite, bandförmige, mit den Rändern oft auswärts gekrümmte Platten; die ins Blatt tretenden Bündel zeigen dieselben Verschiedenheiten der Form; ihre Zahl für jedes Blatt, für die erwachsene Pflanze der einzelnen Species innerhalb enger Grenzen beständig, wechselt nach den Arten zwischen 1 und sehr hohen Ziffern. Wo mehrere Stränge austreten, finden zwischen ihnen, zumal bei Cyatheaceen, in vielen Fällen gleich nach dem Austritt aus der Blattlücke netzförmige Anastomosen statt. Aus den verschiedenartigen Combinationen dieser verschiedenen Verhältnisse resultiren die mannichfachsten Einzelformen des Netzes und der Gruppirung der — immer einen Markcylinder umgebenden — Bündel im Stammquerschnitte.

---

1) Russow, l. c.
2) Mettenius, Angiopteris p. 544.
3) Mettenius, Hymenophyllaceen p. 418.
4) Russow, l. c. p. 117 ff.
5) Beitr. II, p. 664.

Diesem Typus gehören an zahlreiche Polypodiaceen, eine Reihe Cyatheaceen, von Schizaeaceen Aneimia, von Ophioglosseen Ophioglossum (O. vulgatum, O. pedunculosum). Einzelheiten seien nachstehend für einige Beispiele angegeben.

Die Keimpflanze von Aspidium filix mas beginnt mit nach $^1/_3$ Divergenz geordneten Blättern, deren einzählige Bündel im Stämmchen sympodial zu einem axilen vereinigt sind. Oberhalb des 5.—6. Blattes nimmt der Stamm beträchtlich an Dicke zu, die $^1/_3$ Stellung geht in $^3/_8$ über, und von der Ausbiegungsstelle des Bündels des obersten nach $^1/_3$ geordneten Blattes an beginnt die Bildung des netzförmigen Bündelrohres. Jedes Blatt erhält ein Bündel aus dem untern Winkel der rhombischen Masche oder Blattlücke, welcher seine Basis aufsitzt; oder, anders ausgedrückt, in jedes Blatt laufen zwei Bündel, von der Austrittsstelle der in die beiden nächstseitlichen ältern Blätter gehenden entspringend, nach ihrer eigenen Autrittsstelle spitzwinkelig convergirend und an dieser in ein Bündel vereinigt. Die Wiederholung dieser Bildung baut das Netz rhombischer Maschen auf. Zu Blatt 9 steigt bei $^3/_8$-Stellung ein Strang von 6 und von 7, zu 7 von 4 und von 5 u. s. w. Im 2ten Jahr wird die Pflanze weit stärker, die Blattstellung geht in $^5/_{13}$ über, welche Divergenz der erwachsenen Pflanze verbleibt oder in $^8/_{21}$ übergeht[1]).

Jedes Blatt erhält jetzt vom Rande seiner Lücke mehrere Bündel, zunächst bis 5, an erwachsenen kräftigen Stöcken 7: einen vom untern Winkel und 6 von den Seiten der Masche entspringende, von letzteren jederseits 2 schwächere der unteren und 1 stärkeres der obern Hälfte der Masche angehörig.[2]) Der Aufbau der Maschen ist bei $^5/_{13}$ Stellung derselbe wie bei $^3/_8$, im untern Winkel einer jeden, wo der Medianstrang ins Blatt geht, stossen immer 2 von den 2 nächstseitlichen älteren Blattmedianen herkommende Stränge zusammen — von der einen Seite her den dreizähligen, von der andern den fünfzähligen Parastichen folgend (vgl. Fig. 132). Der Querschnitt trifft daher im erwachsenen Stamm 8 (bei $^8/_{21}$-Stellung 10—12) Gefässbündel, welche um ein weites Mark einen Kreis bilden; aussen von diesem, in der Rinde, die schräg in die Blattbasis steigenden Bündelchen, je nach der Lage des Schnittes in verschiedener Zahl und Anordnung. Die Gefässbündel des Stammes sind im Verhältniss zu der Masse des Parenchyms schwach, im Querschnitte rundlich oder von aussen und innen abgeplattet (Fig. 133).

Nach den zahlreichen Untersuchungen von Hofmeister, Stenzel, Mettenius findet sich wesentlich derselbe Bau — auch die schmalen, selbst in baumartigen Stämmen schwachen Netzstränge — bei Onoclea Struthiopteris, bei allen untersuchten Arten von Blechnum (incl. Lomaria), Woodwardia, Asplenium, Phegopteris, Aspidium mit mehr als zweizeilig beblättertem Stamm, bei Ophioglossum, Aneimia. Die Verschiedenheiten im Einzelnen beruhen theils auf der der Streckung der Internodien entsprechenden Maschenform — sehr langgestreckte Maschen z. B. bei den ausläuferartigen Rhizomzweigen von Struthiopteris, Aspidium cristatum, an dem kriechenden Stämmchen von A. Thelypteris; ganz kurze breite bei Aspl. filix femina —; theils der Zahl und Anordnung der vom Rande einer Lücke entspringenden Blattbündel. Von den untersuchten Aspidien haben die meisten nach Stenzel's Darstellung 3 oder 5 Bündel für jedes Blatt, eines median aus dem unteren Winkel, die anderen paarig von den Seiten der Masche entspringend; bei Aspid. Thelypteris fehlt nach Stenzel (Tab. V, 18) das mediane, etwa in der Mitte der sehr langgezogenen Masche geht jederseits ein Bündel ins Blatt. Blechnum Spicant (Stenzel, Tab. II, 5) hat 2 seitliche, neben dem untern Winkel der Masche jederseits eins entspringend, Bl. brasiliense dagegen 7, ein medianes und 3 Paar seitliche, von der untern Maschenhälfte entspringende. Bei Asplenium filix femina, dem erwachsenen Rhizome von Struthiopteris[3]), bei Aneimia, Ophioglossum findet das bei Filix mas nur in der Jugend vorhandene Verhalten statt, dass jedes Blatt nur ein medianes Bündel aus dem untern Winkel seiner Lücke erhält. Auffallend ist, nach Stenzel's (l. c. Tab. II, 3) Darstellung, dass bei den Schuppenblättern der gestreckten

1) A. Braun, Schuppen d. Tannenzapfen, Nov. Acta Leopold. Vol. XV, p. 278.
2) Hofmeister, Beiträge II. — Stenzel, l. c.
3) Hofmeister, l. c.

Ausläufer von Struthiopteris das mediane Bündel fehlt und dafür jederseits von der Mitte der langen Masche ein Bündel abgeht.

Unter den Cyatheaceen haben Dicksonia (Balantium) antarctica, Karsteniana, Cibotium Schiedei, glaucescens, Plagiogyria biserrata, Alsophila pruinata, blechnoides[1] — im Gegensatz zu ihren unten zu besprechenden nächsten Verwandten — den hier in Rede stehenden Bau. Das so auffallend von den meisten Polypodiaceen verschiedene Aussehen des

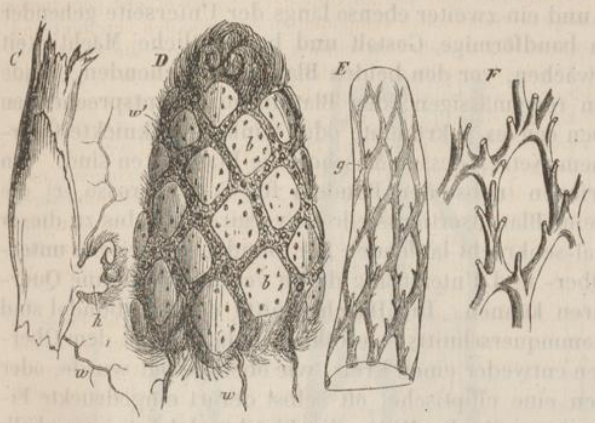


Fig. 132.



Fig. 133.

Querschnitts bei den meisten dieser Pflanzen beruht theils auf der Gestalt der Gefässbündel im Stamme selbst, indem diese breite, an den Rändern meist nach aussen gekrümmte Platten mit engen Blattlücken darstellen, theils auf den diese Bündel umgebenden gewaltigen schwarzbraunen Sklerenchymscheiden, theils auf der grossen Zahl dünner oder dem Vorhandensein eines oder weniger breiter rinnenförmiger Blattbündel; endlich auf dem sehr schrägen Aufsteigen der Blattbündel durch die Rinde und den hier vielfach vorhandenen Anastomosen zwischen den zu einem Blatte gehörigen. Vgl. Fig. 141, p. 304. Sind die Internodien kurz, so zeigt der Querschnitt einen das Mark umgebenden Kreis von in Richtung der Peripherie gestreckten oder nach aussen hufeisenförmig gekrümmten braunumscheideten Bündeln, zwischen ihnen Markstrahlen von ungleicher Breite, je nachdem der Schnitt Blattlücken in verschiedener Höhe getroffen hat; aussen von dem Bündelkreise die zu den Blättern gehenden Bündel. Bei gestreckten Internodien und relativ geringer Grösse der Blattlücken kann der Querschnitt ein geschlossenes ringförmiges Bündel zeigen, welches nur an einer Stelle eine Unterbrechung (Blattlücke) und vor dieser in der Rinde Blattbündel zeigt, wie z. B. Karsten[2] für Alsophila pruinata abbildet.

§ 83. Denkt man sich den soeben für Stämme mit mehrzeiligen Blättern beschriebenen Bau auf alternirend zweizeilig beblätterte, horizontal wachsende mutatis mutandis übertragen, so erhält man zweizeilig rechts und links alternirende Blattlücken, begrenzt durch einen im Stamme median oben und einen

Fig. 132. Aspidium filix mas, nat. Gr. *F* schwach vergr. *D* Stammende, dessen Blätter mit Ausnahme der obersten abgeschnitten sind. *B* Blattstielquerschnitt. *w* Wurzeln. *E* ebensolches Stammende, Bündelnetz durch Abschälung der Rinde blossgelegt (*g*). *F* Masche des Netzes mit den Ansätzen der Blattbündel. *C* Blattstielbasis mit einer Seitenknospe *h*, Längsschnitt. *w* Wurzel. — Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 133. Aspidium filix mas, Querschnitt durch einen starken Stamm mit $^8/_{21}$ Blattstellung. Nat. Gr.

1) Mettenius, Angiopteris p. 524.

2) Vegetationsorg. d. Palmen, Taf. IX, Fig. 1.

median unten laufenden Strang, und alternirende Querstränge zwischen diesen beiden. Bei zahlreichen Formen treffen diese Verhältnisse, rein oder mit unbedeutenden Modificationen, thatsächlich zu [1]). Vgl. Fig. 134, 135.

Ihr kriechendes Rhizom zeigt im Querschnitt einen Kreis von Bündeln. Unter diesen zeichnet sich ein längs der Mitte der Oberseite verlaufender Oberstrang (*o* Fig. 134, 135) und ein zweiter ebenso längs der Unterseite gehender Unterstrang (*u*) durch bandförmige Gestalt und beträchtliche Mächtigkeit aus von den übrigen schwachen, vor den beiden Blattzeilen stehenden. Beide starke Stränge werden in regelmässigen, den Blattdistanzen entsprechenden Abständen durch nach oben convex gekrümmte oder winkelig geknickte Querstränge verbunden zu einem Netze, dessen Maschen die Blattlücken sind. Von dem Rande dieser entspringen (nebst den Bündeln für Seitensprosse, *x*) die gegen die meist relativ kleine Blattinsertionsstelle convergirenden, bis zu dieser im Stamme ziemlich radial-senkrecht laufenden Blattbündel (*b*), welche untereinander und mit dem Ober- und Unterstrang durch vereinzelte dünne Querverbindungen anastomosiren können. Die Durchschnitte der Blattbündel sind die kleinen Bündel des Stammquerschnitts; sie bilden in diesem mit dem Ober- und Unterstrang zusammen entweder einen Kreis, wie oben gesagt wurde, oder bei abgeplatteten Stämmen eine elliptische, oft selbst derart eingedrückte Figur, dass Ober- und Unterstrang in die Mitte, die Blattbündelchen ausserhalb zu stehen kommen.

In einfacher Form findet sich das beschriebene Verhalten mit Speciesmodificationen bezüglich der Zahl der Blattbündel, Gestalt der Lücken, Stärke der Stränge etc. bei Asplenium obtusifolium, A. resectum, Acrostichum brevipes, A. Lingua, A. simplex, A. melanopus, Polypodium altescandens, P. tenellum, Nephrolepis ramosa, Aspidium albopunctatum, A. coriaceum (Fig. 135). Bei den Davallien tritt die Complication hinzu, dass die von dem Rande der Blattlücke entspringenden Zweige nicht einfach oder mit unbedeutenden Anastomosen zum Blatte laufen, sondern zunächst ein feinsträngiges Netz bilden, welches die Blattlücke überspannt und eine bestimmte Zahl von Zweigen ins Blatt sendet. Nach der (nach den Species verschiedenen) Zahl dieser Blattstränge ist das Netz einfacher (D. parvula, pedata, heterophylla) oder reichmaschiger und verwickelter (D. bullata, dissecta (Fig. 134) elegans, pyxidata, canariensis etc.)

Eine erheblichere Abweichung von dem beschriebenen Bau tritt bei anderen kriechenden und zweizeilig beblätterten Farnstämmen dadurch ein, dass nicht nur die Blattlücke von einem Bündelnetz überspannt, sondern auch statt des Unterstrangs zwei oder mehrere, netzförmig anastomosirende Stränge vorhanden, der Unterstrang gleichsam in ein Netz von Strängen gespalten ist (Fig. 136). Wo Zahl und Anordnung der Stränge sehr einfach sind, wie z. B. bei Polypodium aurisetum, piloselloides, cayennense, oder wo die Ober- und Unterstränge und ihre die Blattlücke abgrenzenden Querverbindungen durch Stärke von den übrigen sehr ausgezeichnet sind, wie bei Platycerium alcicorne, lässt sich der Bau einfach auf das Ober- und Unterstrangschema zurückführen. Vielfach aber sind Oberstrang, Unterstränge und alle Anastomosen von so wenig

1) Mettenius, Angiopteris p. 544. Einzelne Abweichungen und Unregelmässigkeiten vgl. bei Trécul, l. c.

ungleicher Stärke und die Maschen verschiedenen Werthes so wenig regelmässig, dass die Blattlücken nur zu beiden Seiten des Oberstrangs, wo die Bündel in die Blätter austreten, unterschieden werden können. An Stelle des regelmässig von Blattlücken durchbrochenen Rohres ist in den extremen Fällen gleichsam ein reichmaschiges unregelmässiges Netz getreten, dessen Beziehungen



Fig. 134.



Fig. 135.



Fig. 136.

zu dem einfachern Typus nur noch andeutungsweise an den regelmässig alternirenden »Blattmaschen« (*b*) erkannt werden können. Beispiele für das Extrem sind z. B. Polypodium vulgare, sporadocarpum, aureum; zahlreiche Arten von Polypodium, Acrostichum axillare zeigen mannichfache Abstufungen zwischen

Fig. 134. Davallia dissecta, Rhizom, schwach vergr. *A* Gefässbündelsystem in der eben gelegten Cylinderfläche. *o* Oberstrang, *u* Unterstrang, *b* Blattinsertionsstelle, unter *x* Ursprungsstelle eines Seitensprosses. *B* Querschnitt. Nach Mettenius.

Fig. 135. Aspidium coriaceum, Rhizom, schwach vergr., nach Mettenius. *A* Bündelsystem in der eben gelegten Cylinderfläche. Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 134. *B* Querschnitt.

Fig. 136. Polypodium fraxinifolium, Rhizom, schwach vergr., nach Mettenius. *A* Bündelsystem in der eben gelegten Cylinderfläche. *o* Oberstrang, *b* Blattinsertion, *x* Ursprungsorte der Seitensprosse. — *B* Querschnitt.

diesen und dem einfachen Ober- und Unterstrangschema. Weitere Einzelheiten s. bei Mettenius, Angiopteris, p. 552 ff., Taf. VII—X.

b. Mehrere concentrische Bündelringe.

§ 84. Eine Anzahl vielzeilig beblätterter Farnstämme — Pteris-, Saccoloma-Arten, Marattiaceen, Ceratopteris — zeigt auf dem Stammquerschnitt mehrere concentrische Ringe einander an Gestalt und Stärke ähnlicher Bündel. Soweit bekannt, schliessen sich die hierher gehörigen Fälle an jene oben beschriebenen Formen an, bei welchen die aus dem Ringe zu einem Blatte laufenden Bündel allmählich und eine grosse Strecke weit schräg durch die Rinde aufsteigen und, sowohl untereinander als mit den benachbarten Blättern angehörenden, durch Anastomosen verbunden sind. Die Mitte des Stammes wird durchzogen von einem axilen Strange oder meistens von einem relativ schmalen, ein enges Mark umgebenden Bündelrohr.

Von diesen innersten Bündeln entspringen in regelmässigen, mit der Blattordnung in nächster Beziehung stehenden Abständen plattenförmige oder schmale, aber alsbald zu breiten Netzschichten ausgezweigte Bündel, welche nicht direct in ein ihrer Ursprungsstelle nahes Blatt austreten, sondern eine Anzahl von Internodien hindurch auf- und gegen die Stammoberfläche steigen, um schliesslich in Blätter auszutreten, resp. sich in successive austretende Zweige zu spalten. Jede dieser Bündelschichten hat die Gestalt des Längsabschnitts eines nach oben erweiterten Kegelmantels; jede ist von einem ähnlichen Mantel (und einer sie von diesem trennenden parenchymatischen Rindenzone) umgeben und entspringt mit ihrem untern Ende von den innersten Bündeln. In den Blattinsertionsstellen finden Anastomosen zwischen den successiven Zonen, d. h. der austretenden und der nächstinnern, weiterlaufenden statt. Die auf dem Querschnitt auftretenden Ringe sind die Durchschnitte der Kegelzonen; ihre Zahl in einem bestimmten Querschnitt richtet sich nach dem speciellen Verlauf, zumal dem mit der Streckung der Internodien in naher Beziehung stehenden Grade der Neigung der Kegelflächen.

Der einfachste Fall findet sich bei Pteris elata var. Karsteniana und Pt. podophylla Sw.[1]), wohl auch Pt. Orizabae und Pt. gigantea[2]). Bei den 2 erstgenannten Arten liegt, nach Mettenius, innerhalb einer äusseren Bündelröhre eine zweite enge, zuweilen an einer, zuweilen an zwei Seiten gespaltene. Abschnitte der ersteren biegen unmittelbar in Blätter aus; Abschnitte der letzteren treten, nach aussen sich wendend, in die durch den Austritt entstandenen Lücken der ersteren ein, zusammenfliessend mit der seitlich von der Blattbasis ansteigenden äussern Röhre.

Saccoloma inaequale verhält sich ebenso (Mettenius). Saccoloma adiantoides[3]) zeigt auf dem Querschnitt (Fig. 137) mindestens drei geschlossene oder gespaltene Ringe, entsprechend ebenso vielen Kegelzonen, von denen die äussere allein breit-plattenförmige, concave Abschnitte in die (nach $^8/_{21}$ dicht gestellten) Blätter abgibt, die mittlere, nach aussen biegend, in die hierdurch entstandenen Lücken eintritt, die innere endlich die durch das Ausbiegen entstandenen Lücken der mittleren in der gleichen Weise ergänzt.

---

1) Mettenius, Angiopteris p. 535, Taf. VI, 12—16.
2) Karsten, Vegetationsorg. d. Palmen, l. c. p. 193.
3) Mettenius, l. c. 531, Taf. VI. — Karsten, l. c. p. 194. (Dicksonia Lindeni).

Die innerste dieser Zonen ist je nach den Individuen verschieden: bei den einen, von Mettenius untersuchten, aus zwei platten, im Querschnitt gegeneinander gekrümmten kleinen Strängen gebildet; bei anderen, welche Karsten's Angaben zum Grunde zu liegen scheinen, ein solider cylindrischer Strang. Karsten sagt von diesem, dass er nach unten frei im Markgewebe endige, was mit den obigen, vorzugsweise nach Mettenius gegebenen Daten nicht stimmt und weiterer Prüfung bedarf.



Fig. 137.

Von Marattiaceen mit mehreren Bündelkreisen im Querschnitte dürfte nach den Andeutungen von Mettenius[1]) hierher gehören der cylindrische Stamm der Danaea-Arten mit durchschnittlich drei Querschnittsringen, von denen der äussere aus zahlreichen fadenförmigen Bündeln, die beiden anderen aus breiteren, platten bestehen. Doch bedürfen diese Stämme noch genauerer Untersuchung. Das Gleiche gilt für den verkehrt-kegelförmigen dicken Knollenstamm von Angiopteris evecta,[2]) von welchem Mettenius nur ein starkes Exemplar ausführlich untersucht und beschrieben hat. Durchschnitte des Stammes zeigen 5—6 unregelmässige, in einander übergehende Zonen, resp. Ringe. Aus einem das Mark umgebenden unregelmässigen Bündelnetz entspringen in der Blattordnung entsprechender Folge schräg nach aussen steigende Stränge, deren jeder sich bald ausbreitet und spaltet in ein schräg nach aussen und oben aufsteigendes, wenig regelmässiges Netz von der Form eines Kegelabschnittes, dessen Stränge mit denen benachbarter gleichwerthiger Abschnitte in Maschenverbindung stehen. In jede Blattbasis tritt eine Anzahl von der jeweils äussersten Zone abgehender Zweige aus (in den Rücken und die Seiten des Blattgrundes), und zum Ersatz der ausgetretenen tritt ein entsprechender Abschnitt der nächstinnern Zone aus der Tiefe der Achseln des betreffenden und der beiden nächstuntern seitlichen Blätter nach oben in die Aussenzone. Abschnitte der 3ten Zone treten in die so entstandenen Lücken der 2ten u. s. f., jeweils netzförmige Verbindungen mit der nächstäusseren Zone eingehend. Weitere Anastomosen zwischen den Zweigen der successiven Zonen kommen in der Blattinsertionsstelle selbst zu Stande, und zwei der innern Seite der Blattbasis angehörende Bündel werden von der in die Lücke der äusseren tretenden 2ten Zone entsendet. An dem untersuchten Stamme hatten die unteren Zonen schmale, etwa cylindrische Bündel, welche weitmaschige unregelmässige Netze bildeten; die oberen (dem im Wachsthum stille stehenden Ende des abgestorbenen Stammes nahen) breit plattenförmige Bündel mit engen Netzlücken; die örtlich intermediären stellten auch in Bezug auf die Netzgestalt Mittelformen dar; die in die Blätter tretenden Bündel waren denen der Zonen, von denen sie entsprangen, ähnlich gestaltet. Demgemäss zeigten Querschnitte in verschiedener Höhe entweder mehrere concentrische, öfters durch schräge Streifen (die getroffenen in äussere Zonen abbiegenden Abschnitte) unregelmässig verbundene Ringzonen von kleinen, rundlichen, durch reichliches Parenchym getrennten Bündeln — entsprechend wohl dem gewöhnlichen Vorkommen bei den knolligen Marattiaceenstämmen; oder aber Ringe, von denen die äusseren wenigstens aus

Fig. 137. Saccoloma adiantoides. Querschnitt durch den Stamm, nach Mettenius. Nat. Gr. Bei *a* das bandförmige Gefässbündel eines Blattes, von dem äusseren Ringe eben abgetrennt; *b* und *c* Bündel zweier successive höherer Blätter, als Ausbuchtungen des äussersten Ringes auftretend. Die in die Blätter tretenden Bündel fein undulirt. Die Bündel aller Kreise von einer Scheide dunkleren, dickwandigeren Parenchyms umgeben. — In meinen Exemplaren ist der innerste Bündelkreis theils enger, theils ein einziger runder Strang an seiner Stelle vorhanden. —

---

1) l. c. p. 524. — Vgl. auch Brongniart, Archives du Muséum d'hist. nat. Tom. I, p. 439, Tab. XXXIII, und Karsten, Vegetationsorg. d. Palmen, Taf. IX, Fig. 10.

2) Brongniart, l. c.

breiten plattenförmigen Stücken, getrennt durch wenige Parenchymstreifen, bestanden. Weitere Einzelheiten vergl. bei Mettenius, l. c.

Die Untersuchung eines jungen Stämmchens von Angiopteris zeigte mir ein durchaus typisches, von weiten Blattlücken durchbrochenes Bündelrohr; zwei starke Blattbündel entspringen unten an den Seitenrändern der Lücke und steigen durch die Rinde schräg aufwärts, innerhalb dieser in ihre ins Blatt austretenden Zweige getheilt. —

Die concentrischen Zonen dünner Bündel im Stämmchen von Ceratopteris thalictroides dürften ebenfalls hierher gehören, bedürfen aber noch genauer Untersuchung. Vgl. Mettenius, l. c. p. 530.

c. Accessorische mark- und rindenständige Bündel neben dem einfachen Bündelrohre.

§ 85. Unter den Cyatheaceen haben, nach Mettenius, die oben p. 297 erwähnten Formen nur das typische, von Blattlücken durchbrochene Rohr plattenförmiger Gefässbündel, deren Ränder an den Lücken auswärts gekrümmt sind. Andere Arten, wohl die meisten der Genera Cyathea und Alsophila, haben neben dem so beschaffenen Gefässbündelkörper kleine Bündel, welche von den Blattlücken aus durch Mark und Rinde verlaufen und hier ein lockeres zartes Netz bilden. Die relativ dünnen, vom Rande der Blattlücke in den Blattstiel tretenden Stränge ordnen sich so, dass sie im Querschnitte der Insertion des letzteren, resp. der Blattnarbe, in einem nach unten convexen einfachen oder mit den Enden oben eingeschlagenen Bogen stehen, der bei schwächern Blättern wenige Bündel zählt, z. B. bei jungen Exemplaren von Hemitelia capensis 13—14, von Alsophila radens Klf. 4, Cyathea arborea Sm. 13 Bündel[1]; oder aber, bei starken Exemplaren resp. Arten, bilden sie zwei reichzählige, mit den Enden eingeschlagene Bögen, einen nach unten convexen dem untern, einen nach oben convexen dem obern Rande der Blattlücke entsprechenden und resp. von diesen entspringenden. Die eingeschlagenen Enden beider Bögen sind nach unten und gegen die Mitte der Blattnarbe gerichtet, derart, dass ihre Bündel jederseits zwei annähernd parallel zur Narbenmitte verlaufende Reihen bilden.[2] Vgl. Fig. 138.

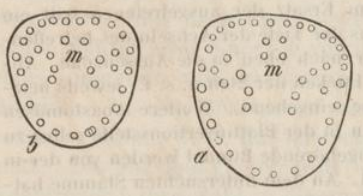


Fig. 138.

In dem von dem einzigen oder von dem obern Bogen umschriebenen Raume treten nun ferner relativ wenige — bei den von Mettenius beschriebenen Hemitelia capensis, Alsophila radens, Cyathea arborea je 2; bei einer Cyathea spec. 7, bei Alsophila Haenkei 4, bei Cyathea Imrayana 2 oder 4, bei C. ebenina 2 Bündel in den Blattstiel aus. Dieselben entspringen nicht von dem Rande der Blattlücke, sondern sind zwar innerhalb und ausserhalb dieser sowohl mit dem Rande selbst als auch untereinander durch zahlreiche starke (meist skleren-

Fig. 138. Cyathea Imrayana. Nat. Gr. Zwei alte Blattnarben, von einem todten Stamm. *a* tiefer, *b* höher am Stamme. *a* mit 4, *b* mit 2 Markbündeln über *m*.

1) Mettenius, Angiopteris, l. c. Taf. V.

2) Mohl, in Martius, Icones l. c., Verm. Schriften p. 110. Zahlreiche werthvolle Details bei Trécul, l. c. XII, p. 270.

chymatisch umscheidete) Anastomosen verbunden, laufen dann aber durch die Blattlücke abwärts in das Mark. (Fig. 139, 140 *m*).

Hier gehen sie sofort nach ihrem Eintritt steil bogig ein- und abwärts und spalten sich in spitzwinkelig abwärts divergirende Zweige, welche theils in der Mitte, theils in der Peripherie des Markes weitergehen und von denen sich die



Fig. 139.

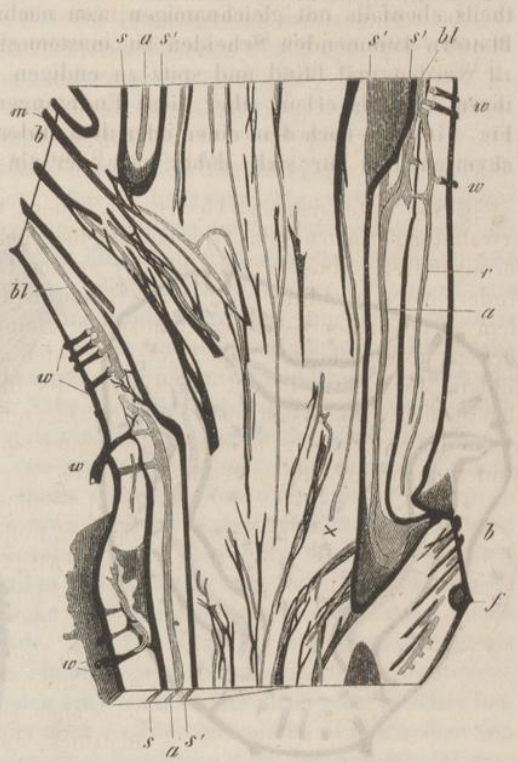


Fig. 140.

Fig. 139. Cyathea Imrayana. Nat. Gr. Von einem todten Stamm, dessen sämmtliche Weichtheile ausgefault sind. Der Stamm der Länge nach mitten durchgeschnitten, von innen gesehen. Die Figur zeigt ein Stück des Gefässbündelrohrs mit einer genau längs-halbirten Blattlücke *l*—*l* und Blattnarbe. Von jener sieht man die die Gefässbündel begleitenden Sklerenchymstränge abgehen und von diesen die die Markbündel begleitenden sich abzweigen und ins Mark absteigen, verzweigt und anastomosirend, einige mit spitzen blinden Enden; das am weitesten abwärts reichende anastomosirte mit einem von einem tiefer stehenden Blatte kommenden. Von den in der Blattnarbe endigenden Bündeln kommt *m* aus dem Marke, die übrigen vom Rande der Blattlücke.

Fig. 140. Cyathea Imrayana, axiler Längsschnitt durch denselben Stamm wie Fig. 141 und 142. Nat. Gr. Der Schnitt ist etwa 3mm dick, grösstentheils durchscheinend; die in eine Fläche gezeichneten schwarzen Sklerenchym- und blassen Gefässstreifen liegen nicht alle genau in, aber doch alle nahe dieser Fläche. Einzelne aus der Tiefe durchschimmernde Stücke der Haupt-Sklerenchymscheide *s*—*s'* und unten zwei schräg gesehene Stücke der Stammoberfläche sind von der Schnittfläche aus abschattirt. Die Buchstaben *a*, *s*, *s'*, *f* haben dieselbe Bedeutung wie in Fig. 141. *r* Rindenbündel, *b* Blattnarben, *bl* in Blätter austretende Gefässbündel, *w* Wurzelansätze, *m* ein ins Mark laufendes Blattbündel. Ueber *x* blindes Ende eines (mikroskopisch untersuchten) Markbündels.

einen an gleichnamige, von tiefer stehenden Blättern kommende Zweige spitzwinklig anlegen, die andern blind endigen. An der Blattlücke sind die für sich etwa borstendicken Bündel von braunem Sklerenchym rings umscheidet oder einseitig gestützt, und diese geschlossenen oder einseitig offenen Sklerenchymscheiden begleiten die Bündel eine längere Strecke weit abwärts, um theils ebenfalls mit gleichnamigen, von nächstseitlichen und tiefer stehenden Blättern kommenden Scheiden zu anastomosiren, theils nach unten schmäler zu werden und blind und spitz zu endigen, während die Gefässbündelchen ihren Abwärtsverlauf über diese Endigungen hinaus allein fortsetzen. (Vgl. Fig. 140). Je nach dem einen oder dem anderen Verhalten bilden die Sklerenchymscheiden für sich daher entweder ein das ganze Mark durchsetzendes

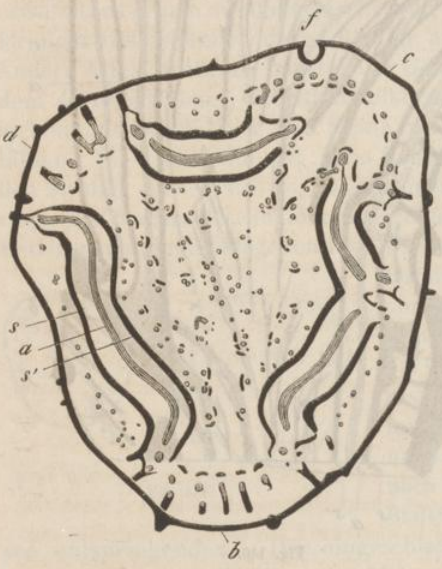


Fig. 141.

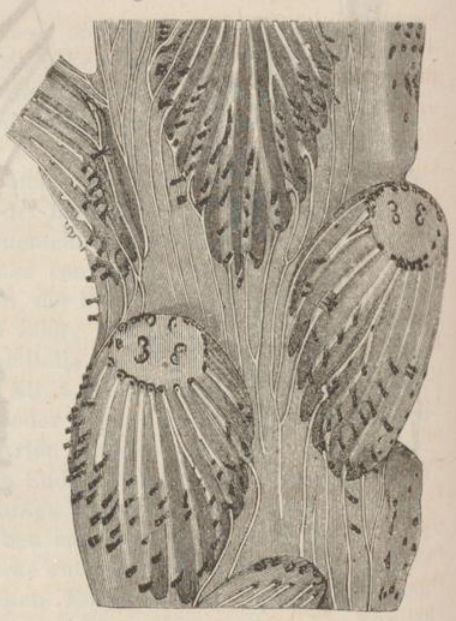


Fig. 142.

derbes Netz, wie z. B. bei einem als Cyathea ebenina vorliegenden Stämmchen, oder sie ragen von jedem Blatte aus ein- und abwärts als ein Büschel blind und spitz endigender Stränge, welche untereinander viele, mit den zu benachbarten

Fig. 141. Cyathea Imrayana. Querschnitt durch den lebenden Stamm, natürl. Grösse. Von oben gesehen. Bei *b*, *c*, *d* Blattlücken. Alle ganz schwarzen Streifen und Punkte sind Sklerenchym-, alle blasseren Gefässbündelquerschnitte. In und an den Blattlücken, zumal *a* und *b*, Wurzelbündel, in die Peripherie gehend. *f* Grübchen der Blattbasis. *a* Gefässbündel des Hauptrohres, *s* äussere, *s'* innere Platte seiner Sklerenchymscheide. Innen von *s'* das Mark mit seinen, aussen von *s* die Rinde mit ihren Bündelchen.

Fig. 142. Cyathea Imrayana. Stück eines lebenden Stammes mit 4 Blattstielbasen, nach Abschälung der äusseren Rindenschichten, von aussen gesehen. Die Ränder von 4 Blattlücken, die von ihnen entspringenden, in die Blätter gehenden Bündel mit den daran sitzenden (schwarzen) Wurzelanlagen und die in der Rinde absteigenden Bündelchen sind frei gelegt, letztere und die Wurzeln ganz frei, die übrigen noch von wenigem durchsichtigem Parenchym bedeckt, durch welches sie klar sichtbar und alle Theile in ihrer natürlichen Lage zusammengehalten sind. Natürl. Grösse.

Blättern gehörenden Büscheln weniger, oft nur ganz einzelne Anastomosen zeigen, z. B. Cyathea arborea, Hemitelia capensis (Mettenius), C. Imrayana, und wohl die meisten anderen Arten; bei Alsophila microphylla und villosa werden die Gefässbündel innerhalb des Markes nur von isolirten spindelförmigen Sklerenchymsträngen begleitet, welche erst in der Blattlücke zu Scheiden zusammenschliessen (Mettenius). In den meist zur Untersuchung kommenden vertrockneten Stämmen pflegen die unbescheideten weichen Theile der Gefässbündel unkenntlich, die derben Sklerenchymstränge allein deutlich erhalten zu sein. Da ihr Verlauf nach dem Gesagten auch den der Gefässbündel veranschaulicht, so ist derselbe schon hier angegeben worden.

Manche, nicht alle Arten haben ausser den markständigen auch accessorische rindenständige Bündelchen. Bei C. Imrayana (Fig. 142) entspringen diese von ins Blatt tretenden Bündeln dicht über deren Abgangsstelle von der Blattlücke; und zwar von den meisten, aber nicht von allen den seitlichen und untern Rand der Lücke verlassenden. Sie steigen von ihrer Ursprungsstelle steil-bogig hinab in das Parenchym der Rinde, einzelne, um sich nach einer kurzen Strecke eigenen Verlaufs mit einem anderen von derselben Blattlücke kommenden zu vereinigen, die meisten, um mitten in der Rinde ziemlich gerade abwärts zu steigen und in der Nähe nächstseitlicher unterer Blattlücken sich entweder an hier entspringende spitzwinklig anzusetzen oder blind zu endigen. Die Rinde ist somit durchzogen von einem Bündelnetze mit langgestreckten, theils vollständig geschlossenen, theils einseitig offenen Maschen. Bei den in Rede stehenden Stämmen sind die etwa borstendicken Rindenbündelchen meist ganz ohne Sklerenchymscheide, einzelne, zumal vom obern Theil des seitlichen Lückenrandes entspringende werden jedoch öfters von ihrer Ursprungsstelle aus eine etwa 1 Ctm. lange Strecke weit begleitet von einer solchen, nach aussen rinnenförmig offenen Scheide. Vgl. Fig. 142. An einem trockenen, als C. Imrayana bezeichneten starken Stamm (einem andern als zu den beistehenden Abbildungen benutzten) liess sich ein dem eben beschriebenen gleicher Bau noch deutlich erkennen. Es tritt hier aber die Eigenthümlichkeit hinzu, dass von dem obern Theile jedes Seitenrandes einer Blattlücke 2 bis mehrere Bündel entspringen, welche sich nach kurzem Verlaufe in eines vereinigen, und dass diese Bündel von ihrer Ursprungsstelle aus von einer dicken Sklerenchymscheide umgeben sind. Mit dieser zusammen stellen sie jederseits von der Blattlücke einen an seiner Ursprungsstelle mehrere Millimeter dicken Zapfen dar, welcher entweder, gegen die nächstseitlich untern Lücken hin in eine Spitze verschmälert, im Parenchym blind endigt oder mit dem Rande der nächstseitlich untern Lücken und einem hier entspringenden Zapfen verschmilzt. Die Sklerenchymscheide der Zapfen zeigt hie und da Spalten, durch welche unbescheidete Bündelzweige abwärts hervortreten. Zapfen, welche den beschriebenen im Wesentlichen gleich sind, blind und spitz in der Rinde endigen und welche mit Sicherheit das Vorhandensein eines ähnlichen Rindenbündelsystems, wie bei C. Imrayana andeuten, hat Mettenius[1]) zuerst in einem trockenen Stamm von Alsophila Haenkei gefunden. Bei anderen Arten ist ein Rindenbündelsystem

1) Angiopteris, p. 528, Taf. V. Eine gute Abbildung eines Farnstammquerschnittes mit Rindenbündelchen gibt C. H. Schultz, in Mém. présent. de l'Acad. des Sciences, T. VII (1841) pl. 22.

nicht bekannt, theilweise wohl wegen der Schwierigkeit, es in den trocken zur Untersuchung kommenden Stämmen zu finden, bei manchen Arten, als welche z. B. Cyathea arborea und Alsophila microphylla mit Bestimmtheit genannt werden können, fehlt es aber vollständig.

§ 86. Die meisten Arten von Dennstaedtia haben, wie oben erwähnt wurde, eine einfache, mit Ausnahme der engen Blattlücken geschlossene Bündelröhre. Innerhalb dieser, der im horizontalen Stamm oberen Seite genähert, liegen im Marke bei D. rubiginosa ein, bei D. cornuta mehrere kleine, im Querschnitt rundliche Bündel, bei D. cornuta eine abwechselnd geschlossene und wieder in 2—3 Stränge gespaltene Röhre bildend. An der Basis eines Sprosses entspringen die Markbündel von der Innenfläche der Röhre, an der Blattlücke nähern sie sich dieser und spalten sich in wenige Zweige, von denen die einen mit dem Rande der Lücke anastomosiren, andere mit den von letzteren abgehenden ins Blatt treten, die (resp. der) dritten als Markbündel im Sprosse weiter aufsteigen. [1])

Das bei Mettenius l. c. zu vergleichende, etwas complicirtere Verhalten von Chrysodium vulgare dürfte sich hier zunächst anschliessen.

§ 87. Während in den letzterwähnten Fällen accessorische Markbündel, bei manchen Cyatheaceen accessorische Mark- und Rindenbündel neben einem typischen Bündelrohr vorkommen, findet sich bei Pteris aquilina und Polybotrya Meyeriana ein nach dem Oberstrangtypus gebautes Bündelrohr und dieses wird durch ein reichgegliedertes, rindenständiges Bündelsystem verstärkt.

Pteris aquilina [2]) hat in der Keimpflanze, bis zur Ausbildung des 7. bis 9. Blattes, ein von der Vereinigungsstelle des ersten Blattes mit der ersten Wurzel aus das Stämmchen durchziehendes axiles, im Querschnitt tief eingebuchtet halbmondförmiges Bündel, von welchem die Bündel in die Blätter treten. Nach Bildung des 7. bis 9. Blattes »gabelt sich der Stamm«. Beide Gabeläste nehmen an Dicke rasch und bedeutend zu, der Gefässbündelverlauf ändert sich in ihnen. Die seitliche Oeffnung des axilen Bündels wird erweitert, sodann die obere Hälfte von der untern getrennt, es sind jetzt 2 Bündel, ein Oberstrang und ein Unterstrang vorhanden, die sich ab und zu in dümmere, bald wieder vereinigte Gabeläste spalten. Wenn die Länge der Gabeläste etwa 6 Cm., ihre Dicke etwa 4 mm erreicht hat, zweigen sich von den beiden Strängen schwächere ab, um näher der Oberfläche (in der Rinde) zu verlaufen, hier ein peripherisches, lang- und schmalmaschiges Netz bildend, in welchem der obere mittlere Strang durch grössere Breite von den übrigen ausgezeichnet ist. Diese Structur behält das erwachsene Rhizom bei (Fig. 143); die Zahl der peripherischen steigt in ihm auf 12 im Querschnitt. Zwei starke braune Sklerenchymfaserplatten liegen zwischen dem innern und äussern Bündelsystem, nur an beiden Seiten des Stammes durch eine schmale parenchymerfüllte Spalte von einander getrennt, manchmal an einer Seite, manchmal selbst ringsum zur Röhre verschmolzen. Von beiden Bündelnetzen treten Zweige in die Blätter und Aeste; Wurzeln entspringen nur von dem äussern. An jenen Austrittsstellen, sowie in der Blattstielbasis anastomosiren beide Netze durch einzelne Querstränge.

1) Mettenius, Angiopteris p. 540.
2) Hofmeister, l. c. p. 620. — Mettenius, Angiopteris p. 561. — Stenzel, l. c.

In ihrem ganzen übrigen Verlauf sind sie an manchen, schwächeren, Exemplaren ohne Verbindung miteinander; an starken Rhizomen gehen, nach Stenzel, dünne Verbindungsstränge von den Rändern der Innen- zu den seitlichen Aussenbündeln und werden die oberen und unteren Stränge beider Systeme mittelst einzelner kurzer durch Lücken der Sklerenchymstreifen tretender Zweige verbunden.

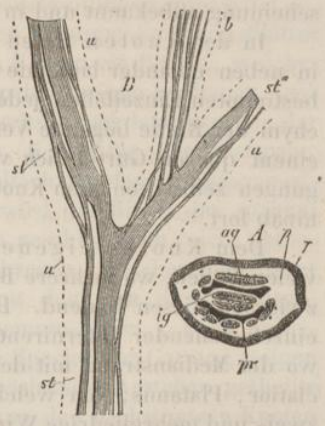


Fig. 143.

In der Hauptachse von Polybotrya Meyeriana[1]) findet sich ein inneres, ein enges Mark umgebendes Netz stärkerer — auf dem Querschnitt zu 3—7 in einen Kreis gestellter — Stränge; es hat die Gliederung des oben für die Polypodien mit netzig zertheiltem Unterstrang beschriebenen: lange, schmale, wenig regelmässige Maschen, nur beiderseits von einem deutlich unterscheidbaren Oberstrang Blattmaschen und Abgangsstellen der Seitensprosse in regelmässig alternirender Anordnung. Ausserhalb dieses Netzes ist ein peripherisches, auf dem Querschnitt 15 bis gegen 50 Stränge zeigend, welche selten einen einzigen Kreis bilden, meist vielmehr an der Stammoberseite in 2—3 unregelmässige Reihen, an der Stammunterseite in einen Bogen geordnet sind. Die Stränge des peripherischen Netzes sind dünn und zu langgestreckten Maschen verbunden, in deren Anordnung ebensowenig Regelmässigkeit erkannt werden konnte, wie in derjenigen der schräg aufsteigenden Verbindungsstränge, durch welche das äussere Netz mit dem innern an vielen Stellen zusammenhängt. In jeden Seitenspross treten drei von einer Masche entspringende Zweige des inneren und 9—12 peripherische ein, in die Blattbasis 2 bis mehrere innere und 9—24 äussere. Sämmtliche Wurzeln entspringen von dem äussern Netze.

c. Bündelverlauf in den Blättern und Laubausbreitungen.

§ 88. Die aus dem Bündelcylinder des Stammes für die Blätter austretenden Stränge laufen im allgemeinen gegen Blatt-Rand und -Spitze.

Von der Austrittsstelle aus dem Cylinder des Stammes an können die Bündel, so wie sie in letzterm verliefen, weiter gehen, also z. B. in ein Coniferenblatt ein Bündel aus dem Cylinder austreten und ungetheilt bis zur Blattspitze verlaufen; oder es können an jedem Orte Verzweigungen der Bündel oder Vereinigungen getrennter eintreten, so dass alsdann die Zahl der in einem

Fig. 143. Pteris aquilina, Stamm (Rhizom), wenig vergr. *A* Querschnitt. *r* braune sklerotische äussere Rindenschicht. *p* farbloses, weiches Parenchym. *ig* Gefässbündel der innern Zone, *ag* der breite obere Strang der äussern, *pr* die beide Zonen trennenden braunen Sklerenchymplatten. *B* der obere Hauptstrang der äusseren Bündelzone des Stammes (*st*) und seiner Gabeläste (*st'*, *st''*), mit den in ein Blatt tretenden Zweigen (*b*) frei präparirt. *u—u* Umriss des Stammes.

1) Mettenius, l. c. 559, Taf. VII.

Querschnitt des Blattes befindlichen eine andere ist als an der Austrittsstelle selbst. Beispiele für dieses Verhalten, soweit es in dem Knoten selbst auftritt, sind schon oben, § 61, angegeben, für den weiteren Verlauf ist die Erscheinung allbekannt und in Folgendem näher zu betrachten.

In den Knoten treten in den meisten Fällen die Bündel ungetheilt oder in neben einander laufende Zweige gespalten durch die Rinde in das Blatt. In bestimmten Einzelfällen jedoch treten im Knoten selbst eigene, in dem Parenchym der Rinde liegende Verzweigungen auf, welche hier zu einem Netz oder einem queren Gürtel sich verbinden; manchmal setzen sich Bündelverzweigungen selbst von dem Knoten aus in die Rinde des zugehörigen Internodiums hinab fort.

Dem Knoten eigene (nicht austretende) Verzweigungen finden sich in vielen Fällen, wo mehrere Bündel austreten, quere oder bogige Verbindungen zwischen diesen bildend. Dies gilt sowohl für manche mehrsträngige Spuren einzelnstehender (alternirender) Blätter, z. B. Lathyrus Aphaca (vgl. p. 251), wo der Medianstrang mit den lateralen eine bogige Querverbindung hat, Viola elatior, Platanus, von welchen unten noch die Rede sein wird; als auch für zwei- und mehrgliedrige Wirtel mit 1- oder mehrsträngigen Blättern. Für einsträngige Blätter wurde ein die Stränge im Knoten verbindender Quergürtel von Hanstein[1]) bei zahlreichen Rubiaceen mit zwei- und mehrgliedrigen Wirteln gefunden (Asperula-, Rubia-, Galium-Arten, Hamelia chrysantha, Houstonia coccinea, Bouvardia mollis), wogegen jedoch andere Rubiaceen (Coprosma ligustrina, Exostemma floribundum nach Hanstein) keinen Quergürtel zeigen. Für mehrsträngige wirtelige Blätter wurden Quergürtel oben p. 267, 268 bei Calycanthus und Melastomaceen beschrieben; Hanstein fand sie bei Sambucus, bei Arten von Valeriana, Centranthus, Valerianella; Scabiosa, Knautia, Succisa, Dipsacus; Dahlia, Bidens cernua und tripartita, Guizotia oleifera; Nägeli bei Humulus. Bei den meisten Pflanzen mit opponirten Blättern, z. B. den Labiaten, Asclepiadeen, Caryophylleen, Caprifoliaceen mit Ausnahme von Sambucus, vielen Compositen und anderen von Hanstein aufgezählten kommen jedoch die Quergürtel nicht vor.

In der Rinde abwärtssteigende Bündelzweige, welche hier zu nennen sind, wurden schon oben für manche Cyatheaceen beschrieben. Auch die markständigen Bündel dieser Farne gehören, als von den Blattbasen abwärts verlaufende Appendices, streng genommen hierher. Von Monocotylen sind keine streng hierher zu zählenden Beispiele bekannt, doch entsprechen die cortical verlaufenden Bündel, welche oben für Bromeliaceen und Palmen beschrieben wurden, auf ihrer corticalen Bahn einigermassen den hier in Rede stehenden. Das Gleiche gilt von den oben für Melastomeen und Calycanthus beschriebenen Rindenbündeln. Unter den Dicotyledonen kommen aber vom Knoten durch die Rinde abwärts laufende Verzweigungen noch anderweit vor; einestheils in den laubartigen Kanten sogenannter geflügelter Stengel, z. B. bei Lathyrus-Arten (L. silvestris, latifolius, Nissolia etc.), anderntheils, und am auffallendsten bei manchen (keineswegs allen) succulenten Pflanzen: Salicornia,

1) Ueber gürtelförmige Gefässstrangverbindungen. Abhandl. d. Berliner Academie 1857, p. 77.

Mesembryanthemum-Arten, Cacteen. Der Verlauf und die Verzweigung der Bündel gleicht in diesen Fällen und den Flügelkanten vollständig dem für die Laubausbreitungen zu beschreibenden, die Rinde nimmt hier die anatomischen (und physiologischen) Eigenschaften der Laubausbreitungen vollständig an.

Bei den Salicornia-Arten[1]) stehen die kurzen schuppenförmigen Blätter in decussirten Paaren. In jedes Blatt tritt aus dem Knoten ein Bündel, welches sich gleich an seiner Austrittsstelle in 3 Aeste spaltet: einen medianen, zur Spitze der Blattschuppe verlaufenden, und jederseits einen lateralen, in der Rinde senkrecht abwärts laufenden. Diese Aeste, 6 also für jedes Blattpaar, geben auf ihrem ganzen Verlaufe zahlreiche, vielfach netzförmig anastomosirende Zweige ab. Von den Blattspitzen abwärts wird die Rinde des ganzen, bis 2 Cm. langen Internodiums von einem ringsum geschlossenen (nicht unterbrochenen, wie Duval angibt) Bündelnetze durchzogen, welches dicht über dem nächstuntern Knoten aufhört, ohne sich mit dem von diesem ausgehenden zu verbinden. Bei manchen Mesembryanthemum-Arten, z. B. M. imbricatum, M. crystallinum etc., aber keineswegs allen Species der Gattung steigen von dem Knoten dünne, in netzförmig anastomosirende Aestchen getheilte Bündelzweige in der Rinde abwärts, ebenfalls ohne den nächstuntern Knoten zu erreichen. Bei Cacteen: Epiphyllum truncatum, Cereus-, Mamillaria-Arten, den oben (p. 271) erwähnten Rhipsalideen[2]) u. a. verlaufen von den zur Spitze der Blattrudimente gehenden Hauptbündeln netzförmig verbundene Aestchen durch die Rinde, zwischen benachbarten Hauptbündeln ein continuirliches Anastomosennetz bildend.

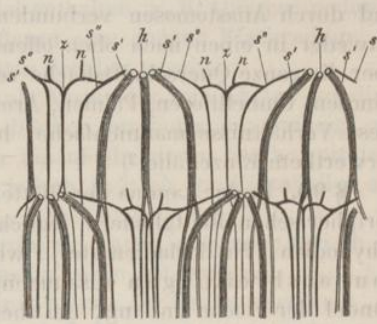


Fig. 144.

Die Bündel, welche in Stipulae und andere, vielfach mit drüsiger Oberfläche versehene Anhänge der Blattbasis eintreten, entspringen meist als Zweige von den ins Hauptblatt tretenden (z. B. Prunus, Passiflora, Tropaeolum, Medicago, Liriodendron[3]), Coprosma ligustrina, Exostemma floribundum[4]), Quercus[5]); oder von den Knotenanastomosen; von den Querbögen z. B. bei den mit solchen versehenen Rubiaceen, besonders auffallend an den grossen laubigen Stipulae der Stellaten, bei Sambucus Ebulus (Fig. 144) u. s. w.

Fig. 144. Sambucus Ebulus, nach Hanstein. Schema des Bündelverlaufs in 2 successiven Internodien, in der eben gelegten Cylinderfläche. Blätter paarig-decussirt. Jedes Blatt erhält einen medianen Strang *h* und jederseits 2 laterale *s'*, *s''*. Von diesen steigt der innere stärkere *s'* ungetheilt in das Internodium hinab; der äussere, *s''* theilt sich im Knoten in 2 Schenkel, einen innern eigenläufig absteigenden, und einen äussern sofort mit dem gleichnamigen des gegenüberstehenden Blattes vereintläufigen (*z*). Durch diese Vereinigung im Knoten wird der Quergürtel gebildet, von dem die Bündel *n* in die Nebenblätter abgehen. Der weitere Verlauf der für ein Blattpaar 12strängigen Spur ist aus der Figur ersichtlich. Aus Sachs, Lehrb.

1) Duval-Jouve, l. c. (s. oben p. 236.)
2) Vöchting, l. c.
3) Nägeli, Beitr. l. c.
4) Hanstein, l. c.
5) A. B. Frank, Bot. Ztg. 1864, p. 378.

In seltneren Fällen treten besondere laterale Stränge der im Stamm verlaufenden mehrsträngigen Blattspur in die Stipulae [1]). Bei Viola elatior in jede Stipula ein lateraler der 3 strängigen Spur, dazu Zweige von bogigen Queranastomosen, welche zwischen den Bündeln einer Spur im Knoten auftreten. Bei Platanus occidentalis hat das stengelumfassende Nebenblatt am Grunde 7—9 Stränge; von diesen entspringen die 2 stärkeren, seitlichen von den äussersten Lateralsträngen der (7—9 strängigen) Blattspur, die übrigen vereinigen sich zu 2, zuweilen zu 1 oder 3 Strängen, welche selbständig in den Bündelring des Stammes treten. Von den drei in den Stamm tretenden Strängen jeder Blattspur des Humulus Lupulus [1]) geht der mediane in den Blattstiel, jeder seitliche als Mittelnerv in eine Stipula. Jeder seitliche ist im Knoten durch einen Querstrang einerseits mit seinem Medianstrang, andrerseits mit dem lateralen des andern (opponirten) Blattes verbunden; von dem so gebildeten Quergürtel gehen in regelmässiger Folge die seitlichen Nerven der Nebenblätter ab und zwar in der Weise, dass der Gürtel selber als Sympodium von ausbiegenden Strängen angelegt wird.

§ 89. Durch den Blattstiel laufen die Bündel im allgemeinen gerade gegen die Lamina; wo sie in Mehrzahl vorhanden sind, auch hier oft verzweigt und durch Anastomosen verbunden. Mehrzählige sind auf dem Querschnitt entweder in einen nach oben offenen Bogen oder in einen Ring geordnet oder über die ganze Querschnittsfläche vertheilt. Grössere Blätter, z. B. von Leguminosen, Umbelliferen, Palmen, Aroideen, Cycadeen, Farnen u. s. f. liefern für diese Verhältnisse mannichfache, bei den Farnen vielfach für die Systematik verwerthete Einzelfälle.[2])

§ 90. In der Lamina der Blätter, welche Gestalt sie auch haben mag, den peripherischen Blattgliedern jeglichen Stamms, den blattähnlichen Zweigen (Phyllodien, Phyllocladien etc.), welche Theile sämmtlich mit dem Namen der Laubausbreitungen zusammengefasst werden sollen, vertheilen sich die Bündel der Fläche entlang, um theils frei zu endigen, theils netzförmig miteinander zu anastomosiren.

Die Bündel liegen, zumal in den flachen Ausbreitungen, in der Regel in den Vorsprüngen oder Furchen der Oberfläche, welche als Nerven, Rippen, Adern bekannt sind. Der Verlauf dieser, die Nervation, Berippung, und der der Gefässbündel decken sich oft vollständig, beide Erscheinungen werden daher meist mit dem gleichen Namen bezeichnet. Gegen diesen bequemen Brauch ist nichts weiter einzuwenden; nur ist darauf aufmerksam zu machen, dass es sich um zwei verschiedene Erscheinungen handelt, eine zu der äussern Gestaltung der Theile gehörige, auf das Relief der Oberfläche bezügliche und eine andere, auf den inneren Bau bezügliche, und dass beide Erscheinungen aller-

---

1) Nägeli, l. c. p. 75, 92, 114.

2) Vgl. z. B. Grew, Anatomy Tab. 49. — Presl, Gefässbündelvertheilung im Stipes der Farne. Abhandl. d. k. Böhm. Ges. d. Wissensch. 5. Folge, Bd. V. — Reichardt, in Denkschr. d. Wiener Academie Bd. XVII. — Duval-Jouve, Et. sur le pétiole des fougères, Hagenau 1856. — Trécul, Ann. sc. nat. 5. Sér. X u. XII, u. die descriptive Farnliteratur. — Reichardt, Ueber d. centr. Gefässbündelsystem einiger Umbelliferen. Wiener Acad. Sitzungsberichte 1856. — A. B. Frank, Bot. Ztg. 1864, p. 380.

dings immer in naher Correlation stehen, einander aber nicht immer und nicht in allen Beziehungen decken.

Die auf das Oberflächenrelief bezüglichen Erscheinungen der gröberen Berippung können hier als bekannt vorausgesetzt werden, unter Verweisung auf die einschlägige zumal pteridographische und paläontographische Literatur[1]). Die Darstellung der Gefässbündelanordnung hat zu betrachten 1) die Ausbreitung der Bündel, ihren Verlauf in der Richtung der Oberflächen der Laubausbreitungen: § 91, 2) ihre — im senkrechten Durchschnitt hervortretende — Stellung innerhalb der ungleichnamigen Gewebe: § 92.

§ 91. Bezüglich der Bündelausbreitung ist vorauszuschicken, dass für die Mittelstücke (Rachis, Petiolus communis) zusammengesetzter und tief getheilter und für die Hauptrippen vieler, zumal grosser Blätter das oben für den Bündelverlauf im Blattstiele Gesagte gilt. Aus mehrsträngigem Blattstiele setzen sich die Stränge in den Hauptnerv fort, hier in eine nach oben offene Rinne, oder in einen oder mehrere Kreise geordnet, durch Anastomosen miteinander verbunden; in ihrem Verlaufe gegen die Peripherie theils austretend, theils Zweige abgebend in die Verzweigungen der Nerven, und in dem Maasse, als dies geschieht, abnehmend an Zahl und Stärke. Auch die stärkeren Seitennerven einer Lamina können mehrere Gefässbündel enthalten, z. B. Quercus pedunculata. A. B. Frank (l. c.) hat für diese Pflanze eine genaue Beschreibung des Blattbündelverlaufs, für andere Andeutungen darüber gegeben.

Die von den eben genannten Theilen als Aeste oder vom Knoten aus direct in die Laubausbreitung tretenden Bündel bleiben entweder unverzweigt oder geben Aeste, oft bis in hohe Ordnungen hinauf ab, deren Stärke mit jeder höhern Ordnung in der Regel abnimmt, jedoch in nach den Einzelfällen sehr verschiedenem Grade.

Die Bündel und Aeste jeglicher Ordnung enden entweder frei in der Laubausbreitung oder vereinigen sich, anastomosiren mit anderen.

Freie Enden liegen theils in der Peripherie der Laubausbreitung, bei flachen Blättern vorzugsweise in Rand und Spitze, zuweilen auch in den Flächen; theils im Innern: innere Enden. Die in Rand und Spitze endigenden Bündel kann man, der Terminologie für die gröbere Nervation folgend, als spitzenläufige (acrodrome) und randläufige (craspedodrome) bezeichnen. Die Orte der Endigung stärkerer, randläufiger Bündel sind vielfach die Enden von Zähnen und Lacinien. Anastomosen können auftreten zwischen Zweigen jeglicher Ordnung, zwischen gleichwerthigen und ungleichwerthigen, und an jedem Orte der Laubausbreitung. Sie geben dem Bündelsysteme die Gestalt eines nach den Einzelfällen mannichfach wechselnden Netzes (Adernetz). Eine, zumal bei flachen Blättern häufige, hierher gehörige Specialform ist die, dass anastomosirende Bündel innerhalb des Randes dem Umrisse dieses ähnlich verlaufende

---

1) Als Haupt-Arbeiten und Quellen seien hier folgende citirt: L. v. Buch, Ueber die Blattnerven und die Gesetze ihrer Vertheilung. Monatsber. d. Berliner Academie, 1852, p. 42. — C. v. Ettingshausen, Die Blattskelette der Dicotyledonen, Wien 1861, fol. und folgende Aufsätze desselben Autors aus den Sitzungsberichten (S) und Denkschriften (D) der Wiener Academie: Apetalen (D. XV). Papilionaceen (S. XII). Bombaceen (D. XIV). Celastrineen (D. XIII). Euphorbiaceen (S. XII). Loranthaceen (D. XXXII). Gramineen (S. LII, 1). — Für die Filices vergl. Mettenius, Filices Horti bot. Lipsiensis.

Bögen beschreiben: bogenläufige (camptodrome) Bündel nach der Nervationsterminologie.

Die überaus mannichfaltigen Einzelfälle, welche durch verschiedene Combinationen der angegebenen Erscheinungen zu Stande kommen, gruppiren sich zunächst in zwei Haupttypen, nämlich Ausbreitungen mit nur getrenntläufigen, frei endenden Bündeln ohne Anastomosen, und solche mit anastomosirenden Bündeln.

1) Nur getrenntläufige, freiendende Bündel haben viele rudimentär bleibende und submerse Blätter angiospermer Pflanzen der verschiedensten Ordnungen, die Laubausbreitungen sämmtlicher Gymnospermen mit Ausnahme von Gnetum und Stangeria und viele Farnblätter. Ein unverzweigtes Bündel oder die Verzweigungen ästiger durchziehen die Laubausbreitung, um innerlich oder meist marginal frei zu endigen.

Rudimentäre Niederblätter angiospermer Pflanzen haben vielfach die Gefässbündel, wenn solche überhaupt vorhanden sind, in dieser einfachsten Anordnung; dasselbe gilt von den Cotyledonen monocotyler Pflanzen mit einem medianen Bündel oder 2 neben der Mittellinie laufenden oder mehr als zwei. Die Cotyledonen dicotyledoner Pflanzen sind hinsichtlich der in Rede stehenden Verhältnisse wenig untersucht, viele haben jedenfalls ein Bündelnetz, auch wenn sie »einnervig« sind. Ueberhaupt sind diese einfachsten Blattformen in Beziehung auf die hier in Rede stehenden Structurverhältnisse wenig beachtet. Von den grösseren Laubausbreitungen gehören hierher manche submerse Blätter von Dicotylen (Batrachium, Myriophyllum [1]) mit einem Bündel in jedem Blattzipfel; Pseudocallitriche mit einem medianen Bündel [2]); Elatine Alsinastrum mit einem medianen Bündel, welches meist einige randläufige Zweige abgibt in den schmalen untergetauchten Blättern, u. a. m.); desgleichen von Monocotylen z. B. die rudimentären, einfachen Medianbündel der Hydrilleen. Im Laube von Landpflanzen findet sich ein einfaches spitzenläufiges Bündelchen in jedem der schuppenförmigen Blattrudimente der Casuarinen und von Arceuthobium ebenso wie der habituell ähnlichen von Equisetum und Ephedra.

Von Gymnospermen gehören hierher die Laubausbreitungen aller Coniferen [3]): die Blätter der Cupressineen, von Taxus, Phyllocladus etc. mit einem medianen Bündel; die der Abietineen mit meist 2 sehr genäherten, median und parallel laufenden, selten (Abies Pindrow) einem einfachen Bündel; die Doppelblätter von Sciadopitys mit 2 neben der Mittellinie parallel laufenden. Mehr als 2 unverzweigt von der Blattbasis gegen die Spitze laufende, theils in, theils unterhalb dieser (innen) endende Bündel haben die Blätter der breitblättrigen Araucarien, der Dammara- und Nageia-Arten. Bei Ginkgo theilen sich die 2 aus dem Petiolus eingetretenen Bündel in der Lamina wiederholt in randläufige Gabelzweige. Ueber Phyllocladus vergl. Strasburger l. c.

Die Pinnae von Cycas enthalten ein medianes, die der meisten Cycadeen zahlreiche, unverzweigte, parallel oder leicht bogig von der Basis zur Spitze laufende Bündel. Bei Stangeria werden sie von einem Mediannerven durch-

1) Askenasy, Bot. Ztg. 1870, p. 196. — Vöchting, Myriophyllum, l. c.

2) Hegelmaier, Monogr. d. Gattg. Callitriche, p. 31.

3) Geyler, l. c. (s. oben p. 255). — Thomas, in Pringsheim's Jahrb. IV, p. 43. — Strasburger, l. c.

zogen, in welchem 6—8 Bündel neben einander laufen, die seitlich fiederig geordnete und dicht innerhalb des Randes theilweise bogenläufig-anastomosirende Aeste abgeben.[1])

Die Blätter von Gnetum haben, soweit bekannt, typischen netzaderigen Bündelverlauf; im Blatt von Welwitschia findet sich eine eigenthümliche, unten zu beschreibende Anordnung.

Von Farngewächsen sind hier zu nennen, ausser den schon erwähnten Equiseten, die pfriemenförmigen Blätter von Pilularia, Isoëtes, Lycopodium, Selaginella; sodann die mit dichotom-fächerförmig verzweigten Bündeln versehenen, die Cyclopteris-Nervatur repräsentirenden Blätter und Blattabschnitte (z. B. Adiantum, Marsilia) und die mit ein- oder mehrfach fiederig verzweigten, sämmtlich unverbunden rand- und spitzenläufigen Bündeln, welche die Caenopteris-, Ctenopteris-, Pecopteris-, Taeniopteris-, Sphenopteris-, Eupteris- und Neuropteris-[2]) Nervaturen darstellen.

2) Die Laubausbreitungen mit anastomosirenden Bündeln sind nach der Anordnung dieser in zwei Untertypen zu sondern, welche der streifige und der netzaderige genannt seien.

a) Bei dem streifigen laufen zahlreiche Bündel getrennt und nebeneinander längs der Blattfläche, die medianen geradlinig zur Spitze, die übrigen von diesem geraden Verlauf um so mehr abweichend, je näher sie dem Rande und je weniger die diesen beiderseits begrenzenden Linien parallel sind. Die meisten dieser Bündel sind dicht innerhalb des Randes bogenläufig derart miteinander verbunden, dass jedes sein acroskop gekrümmtes Ende an die basiskope Seite des nächstmedianen anlegt. Freie Enden sind selten. In ihrem ganzen Verlaufe sind die Bündel durch dünne, quere Aestchen leiterartig verbunden. Mit Rücksicht hierauf kann man den Querästchen die anderen kurzweg als Längsbündel gegenüberstellen. Diese Anordnung findet sich, soweit bekannt, fast ausschliesslich bei Monocotyledonen und zwar in den Blättern der meisten dieser Familien, auch in den Phyllodien von Ruscus, Myrsiphyllum, in diesen mit Uebergängen zur netzaderigen Form. Wenige monocotyle Familien, wie die typischen Aroideen, Dioscoreen, Taccaceen, manche Smilaceen machen eine Ausnahme. Von Nicht-Monocotyledonen gehören hierher oder schliessen sich wenigstens hier an die Blätter von Welwitschia und manchen schmalblättrigen Eryngium-Arten, wie E. pandanifolium, E. junceum etc.

Nach dem Verlaufe der Längsbündel sind hier wiederum zwei Unterformen zu sondern, welche allerdings durch intermediäre (z. B. bei Dracaeneen) miteinander verbunden werden. Bei der einen, welche die längsstreifige genannt werden mag, laufen alle Bündel in der angegebenen Weise getrennt von der Basis gegen die Spitze des Blattes, resp. der Lamina. Bei der anderen, fiederstreifigen treten zahlreiche Bündel in die Mittelrippe eines flachen Blattes ein, um in dieser gegen die Spitze zu laufen. Eins nach dem andern tritt dann aus der Mittelrippe in eine Blatthälfte aus und gibt zahlreiche Zweige in diese ab, nur eins bis wenige erreichen die Blattspitze selbst. Alle in die Blatthälfte ausgetretenen Bündel und Zweige sind fiederig geordnet und haben

1) Kraus, in Pringsheim's Jahrb. IV, l. c.
2) Vgl. Mettenius, Filices horti Lipsiens. p. 2 ff.

acroskop-bogenläufige Richtung. Die fiederstreifige Anordnung ist charakteristisch für die Scitamineen-Gruppe, für breitblättrige Dracaeneen, Curculigo, manche Haemanthus-Arten (z. B. H. coccineus), Eucharis amazonica u. a. m. Die längsstreifige für die Mehrzahl der gewöhnlichen, lineal-verschmälerten Monocotylenblätter, auch für die fächerförmigen und die Foliola der fiederigen Palmenblätter.

Die in den hierher gehörenden Monocotylenblättern verlaufenden Längsbündel sind vielfach annähernd gleichwerthig, in so fern sie als ebensoviele Spurstränge aus dem Stamm oder als annähernd aequivalente Aeste eines Spurbündels (z. B. Potamogeton-Arten) aus dem Knoten in das Blatt eintreten. Anderntheils kommen gar nicht selten dem Ursprung nach ungleichwerthige vor, die einen als Aeste von den andern entspringend, alle aber wesentlich den gleichen Verlauf nehmend. Für die fiederstreifigen Formen ist dies schon oben besprochen worden, das Gleiche findet sich auch bei längsstreifigen.

Die Längsbündel eines Blattes sind nicht selten von annähernd gleicher Stärke; in andern Fällen erheblich ungleich stark. In den Palmenblättern unterscheidet Mohl dreierlei verschieden starke. Häufig ist ein die übrigen an Stärke übertreffendes Medianbündel in längsstreifigen Blättern vorhanden; in manchen Orchideenblättern mit 5 und mehr vorspringenden Rippen (z. B. Stanhopea, Acropera, Maxillaria squalens) liegt in jeder Rippe ein von den übrigen, nicht vorspringenden durch Stärke ausgezeichnetes Bündel. In den fiederstreifigen Blättern von Heliconia farinosa sind die aus der Mittelrippe austretenden Bündelenden erheblich stärker als ihre ihnen gleichlaufenden Zweige, eine Differenz, welche bei ähnlichen Blättern verwandter Pflanzen, z. B. Phrynium setosum, nicht zu bemerken ist. Aus dem Orchideen-Beispiel darf nicht geschlossen werden, dass bei den streifigen Blättern überhaupt die Stärke vorspringender Nerven derjenigen der darin laufenden Bündel entsprechen müsse. In der kielartig vorspringenden Mittelrippe von Carex-Arten, Pandanus pygmaeus verläuft ein die übrigen an Stärke wenig übertreffendes Bündel; in der dicken Mittelrippe von Zea Mais und anderen grossen Grasblättern mehrere, in derselben Stellung, wie in den flachen Blatthälften und den in diesen verlaufenden gleich, mit Ausnahme des etwas stärkeren medianen.

Die queren Aestchen, welche die Längsbündel Leitersprossen ähnlich verbinden, sind jenen an Stärke manchmal nahzu gleich — z. B. Rhapis flabelliformis, Vanda furva — meist viel schwächer, selbst auf eine einzelne Gefässröhre oder Tracheidenreihe reducirt, wie die geradezu schwierig auffindbaren in den Fiedern von Chamaedorea-Arten, den Blättern von Curculigo, Zea u. a. Ihre Zahl auf einer gegebenen Fläche wechselt nach den einzelnen Arten: durchschnittlich mag der Abstand je zweier etwa ^{1}mm betragen, oft ist er grösser, selten sind sie viel dichter gestellt — bei Phrynium setosum durchschnittlich 10—12 auf die Strecke von ^{1}mm. Sie verlaufen entweder ziemlich genau rechtwinklig zu den Längsbündeln, so dass das ganze Bündelsystem aus rechteckigen Maschen besteht; oder sie haben mehr oder minder schräge Richtung. Sie gehen ferner entweder von einem Bündel zu dem nächstseitlichen, oder aber, in sehr vielen Fällen an den nächstseitlichen vorbei, diese nur aussen berührend, zu dem zweit- bis drittseitlichen. Zumal bei Blättern mit abwechselnd stärkern und schwächern Bündeln sieht man sie oft die gleichstarken verbinden und an zwischenliegenden ungleichen vorbei laufen. Den gleichen Verlauf wie in den Blättern zeigen die in den Halmen mancher Monocotylen oben (p. 275) angegebenen Querbündelchen.



Fig. 145.

Nur ausnahmsweise enden in den Monocotylen-Blättern einzelne Querästchen blind in dem ungleichnamigen Gewebe. Häufiger ist der Fall, dass von einem solchen ein Längsbündel als Ast entspringt.

Das colossale Blatt von Welwitschia wird der Länge nach durchzogen von sehr zahlreichen parallelen starken Bündeln und diese sind durch Querästchen leiterförmig

Fig. 145. Welwitschia mirabilis, Stück des Gefässbündelnetzes im Blatt, freipräparirt, etwa 4 mal vergr. *b* der der Blattbasis zugekehrte Rand des Stückes.

verbunden. Die Querästchen gehen entweder rechtwinklig von den Längsbündeln ab oder schräg, und theils direct und einfach von einem Längsbündel zum andern, theils in den schmalen Interstitien zwischen letzteren mit einem andern convergirend und anastomosirend. Einzelne Querästchen endigen, ohne das nächste Längsbündel zu erreichen, frei in dem Parenchym; und von den Querverbindungen aus geht vielfach je ein kurzes, ebenfalls im Parenchym blind endendes Aestchen ab, immer gegen die Basis des Blattes gerichtet (Fig. 145). Hiernach ist der Bündelverlauf in den meisten Punkten dem der längsstreifigen Monocotylen gleich, die zahlreichen freien inneren Enden dagegen entsprechen dem bei den netzaderigen Dicotylen gewöhnlichen Verhalten. — In den Blättern eben genannter Eryngien finden sich nur Querästchen zwischen den parallelen Longitudinalbündeln; bei ähnlichen anderen schmalblättrigen Arten, wie E. aquaticum, übrigens auch freie Enden und Netzanastomosen. —

b) Bei dem netzaderigen Typus (Fig. 146) sind die ins Blatt getretenen Bündel durch verschieden hohe Ordnungen verweigt und die Zweige über die ganze Fläche ausgebreitet, nach verschiedenen Seiten gerichtet und theils zu polygonalen oder bogigen Netzmaschen verbunden, theils frei innen oder peripherisch endigend. Maschen höherer Ordnung sind in die der niederen Ordnungen eingeschlossen. Die randsichtigen Seiten sämmtlicher randständiger Maschen bilden in flachen Blättern mit einander einen dem Rande folgenden sympodialen Strang, welcher dem Rande selbst mehr oder minder genähert, nicht selten im äussersten Rande selbst gelegen ist (z. B. Quercus pedunculata, Banksia, Lauraceen, Cocculus laurifolius und viele andere Folia coriacea). Die innen frei endenden Bündel entspringen als Zweige von den Seiten der Maschen, und hören in dem von diesen umschlossenen Felde, oft nach abermaliger kurzer Verzweigung, auf.

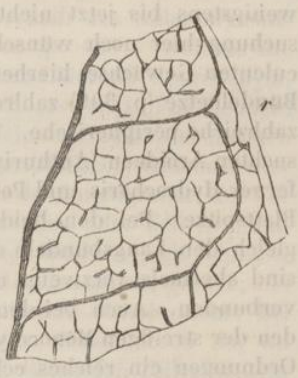


Fig. 146.

Diesem Typus gehören, soviel bekannt, sämmtliche Laubverbreitungen der Dicotyledonen an mit den im Vorstehenden angeführten wenigen Ausnahmen. Manche Landpflanzen angehörige Blätter, wie die mancher Trifolium-Arten, welche nach dem Aussehen der groben Nervatur dem getrenntläufigen Typus anzugehören scheinen, machen keine Ausnahme; ebensowenig die kleinen, linealen »einnervigen« Laubblättchen dicotyler Landpflanzen, wie Erica-, Passerina-Arten, Fabiana imbricata. Von Monocotylen gehören hierher die Dioscoreen, manche Smilaceen, speciell Smilax, Taccaceen, Lapageria, Philesia, u. a.; von Gymnospermen Gnetum; endlich die netzaderigen Farnblätter, welche die Nervationstypen Goniophlebium, Phlebodium, Doodya, Marginaria etc. der Pteridographie repräsentiren. Die typischen Aroideen, breitblättrigen Potamogetonen, Hydrocharis schliessen sich hier an, stellen jedoch Intermediärformen dar zwischen dem in Rede stehenden und dem streifigen Typus.

Bekanntlich treten die Bündel dieses Typus in die Ausbreitung ein, einzeln oder zu mehreren in einer gegen die Spitze verlaufenden Medianrippe und geben von dieser aus Zweige erster Ordnung in fiederiger Stellung in beide Blatt-

Fig. 146. Psoralea bituminosa (40). Letzte Bündelverzweigungen in einem Stücke eines Blättchens. Bei *r* der Rand dieses letztern.

hälften ab (Folia penninervia); oder mehrere getrennte Hauptstränge gehen von der Blattinsertion divergirend aus, ihrerseits dann zunächst ebenfalls fiederig verzweigt (Folia palmatinervia, peltinervia, triplinervia etc.) Die Zweige höherer Ordnungen sind theils ebenfalls fiederig gestellt, theils (ächte oder falsche?) Gabeläste. Die Zahl der Verzweigungsordnungen dürfte bei den Phanerogamen meist 5—8 betragen; bei sehr kleinen Blättern, wie Erica, Fabiana allerdings weniger, kaum 2. Bei den Farnen ist die Verzweigung in jeder Beziehung einfacher als bei den hierher gehörigen Phanerogamen.

Es wurde schon oben erwähnt, dass Zweige jeder Ordnung frei, peripherisch oder innen, endigen oder anastomosiren können. Hinsichtlich des Vorkommens dieser Endigungsformen findet sich

1. selten Netzverbindung zwischen allen Zweigen, freie Enden höchstens in der Blattspitze. Bei manchen succulenten Pflanzen — Sempervivum-, Mesembryanthemum-Arten — fehlen alle freien Endigungen, oder konnten wenigstens bis jetzt nicht nachgewiesen werden; doch ist genauere Untersuchung hier noch wünschenswerth. Uebrigens gehören keinenfalls alle succulenten Gewächse hierher; Salicornia z. B. hat in ihrem rindenständigen Bündelnetze (p. 309) zahlreiche innere Enden, die strauchigen Crassula-Arten zahlreiche peripherische. Von Monocotyledonen schliessen sich hier die untersuchten Aroideen (Anthurium-, Pothos-, Monstera-Arten, Calla, Richardia) an, ferner Hydrocharis und Potamogeton. Alle diese haben ein freies Ende in der Blattspitze. Bei den beiden letztgenannten Genera laufen die Hauptbündel gleich den Längsbündeln des streifigen Typus, die sie verbindenden Queräste sind abermals verzweigt und die Zweige zu einem Netz mit eckigen Maschen verbunden. Auch bei den Aroideen erinnert der Verlauf der Hauptbündel an den der streifigen Monocotylenblätter. Zwischen ihnen bilden Zweige mehrerer Ordnungen ein reiches eckiges Netz. Freie innere Enden sind nicht oder nur selten und einzeln vorhanden.

2. Freie innere Enden innerhalb der Maschen, keine freien peripherischen. Dicht innerhalb des Randes des flachen Blattes läuft der sympodiale, alle Randmaschen aussen abschliessende Marginalstrang und gibt keine Zweige randwärts ab. Die Blätter von Ficus-, Banksia-Arten, Cocculus laurifolius, Buxus, Quercus pedunculata[1], Psoralea (Fig. 146) können als Beispiele für dieses Vorkommen genannt werden; wahrscheinlich schliessen sich ihnen sehr zahlreiche, ganzrandige, zumal derbe langlebige Blätter an. Ich möchte jedoch keine weiteren Beispiele citiren, weil die vorhandenen Arbeiten über die gröbere Nervatur eine sichere Entscheidung darüber nicht zulassen, wo etwa noch kurze und dünne, frei endigende Zweige von dem sympodialen Marginalstrang randwärts abgehen.

3. Sowohl innere als peripherische Enden kommen wohl allen (?) hierher gehörigen Farnen zu, manchen, (z. B. Ophioglossum vulgatum, pedunculosum, Platycerium) die peripherischen Enden nur spärlich; sodann zahlreichen Dicotyledonen, Smilax- und Dioscorea-Arten. In den flachen Blättern der Dicotylen endigen theils in stärkern (randläufigen) Nerven verlaufende Bündel, theils kleine, kurze Aestchen in dem Rande, zumal den Zähnen desselben. Als

1) Frank, Bot. Ztg. 1864, p. 380.

eine besonders häufige Erscheinung findet sich dabei, dass sich nahe dem Rande, mit einem gegen diesen laufenden stärkeren Bündel, 2 oder mehr von beiden Seiten kommende Aeste vereinigen und dann mit jenem in den Rand auslaufen, dass also mit anderen Worten die freien Enden von dem sympodialen Randstrang abgehen. So z. B. bei den Blättern von Primula sinensis, Papaver, Brassica, Fuchsia, Calendula, Cucurbita, Mercurialis, Camellia japonica. Weitere, hinsichtlich des zuletzt erwähnten Verhältnisses nicht genauer untersuchte, in die vorliegende Kategorie gehörende Beispiele sind die Blätter von Cupuliferen[1]), Betulaceen, Myrica, Planera, Ulmus, Trifolium-Arten, Tropaeolum etc. Kleine Aestchen gehen von dem sympodialen Marginalstrange gegen den Rand zu ab bei den untersuchten Arten von Smilax und Dioscorea.

§ 92. Was die im senkrechten Durchschnitte der Laubausbreitung hervortretende Stellung der Bündel betrifft, so verlaufen sie, mit selbstverständlicher Ausnahme der peripherischen Enden, innerhalb der übrigen Gewebe, nicht oberflächlich, die in den Rippen verlaufenden innerhalb des collenchymatischen und sklerenchymatischen oder Wassergewebes (p. 123), welches die Masse des Rippenvorsprungs bildet oder, selten, in dem Chlorophyllparenchym, das sich mehr oder minder reichlich in die Rippe hinein erstreckt. Für die nicht in vorspringenden Rippen liegenden, also für die kleineren Aeste der meisten verzweigten, für sämmtliche Bündel vieler fleischiger Monocotyledonenblätter gilt als Regel, dass sie dicht inner- oder unterhalb der Innengrenze der zur Blattfläche senkrechten chlorophyllreichen Pallisadenzellen oder Zellenreihen, nicht in diesem Gewebe liegen. Also bei den bifacialen Blättern (vgl. Cap. IX) in dem Schwammparenchym, da wo dieses an die Pallisadenschicht grenzt; bei den centrisch gebauten im Umkreis der (chlorophyllfreien) Mittelschicht; bei den intermediären Formen, wie Dianthus Caryophyllus, Crassulaceen da, wo die von der ganzen Blattfläche senkrecht nach innen laufenden Zellreihen, in der Blattmitte zusammenstossen. In dem ersten und letzten Falle ist das Bündelsystem sonach, das Blatt eben gedacht, in einer ebenen Fläche ausgebreitet, in dem zweiten in der Oberfläche eines wenn auch stark abgeplatteten Hohlkörpers.

Ausnahmen von dieser Regel sind mir für bifaciale Blätter nicht bekannt. Bei centrisch gebauten Ausbreitungen mit relativ dünner, nur aus wenigen Zelllagen bestehender Mittelschicht liegen in dieser manchmal alle Bündel (z. B. Blätter von Statice monopetala, Phyllodien von Acacia marginata) oder die stärkeren Bündel (Hakea ceratophylla, Acacia longifolia, Huegelii) im Innern der Mittelschicht und nur die dünneren Aeste an der Aussengrenze dieser. Im Blatte von Agave americana laufen durch die dicke Mittelschicht mehrere, mit Ausnahme der mittlern gegen den Rand hin aufhörende, der Blattfläche parallele und durch Anastomosen verbundene Reihen von Bündeln, und eine äussere rings um das ganze Blatt an der Grenze zwischen Chlorophyll- und Mittelschicht. In den durch grosse Lufthöhlen getrennten Längslamellen der dicken Blattmittelschicht von Typha und Sparganium liegen je 1—3 Längsbündel; zahlreiche kleinere stehen an der Aussengrenze, angelehnt an einen derben hypodermen Sklerenchymstrang. — In den dicken Blättern der Mesembryanthema (M. linguaeforme

1) v. Ettingshausen, Blattst. d. Dicotylen Taf. I, II u. a.

und Verw., M. barbatum, imbricatum, stramineum u. a. m.) laufen die Hauptbündeläste der Länge nach mitten durch die Mittelschicht und senden von hier nach allen Seiten schräg spitzenwärts gerichtete Aeste, die sich mit ihren netzförmig verbundenen letzten Verzweigungen in der Aussengrenze jener ausbreiten. Auch bei den dicken Blättern von Crassulaceen, selbst Semperviven kommen Divergenzen der Bündelzweige und Maschen gegen die Flächen hin vor; am auffallendsten bei den in den Flächen endenden Bündelzweigen der unten (§ 111) noch zu besprechenden dickblättrigen Crassula-Arten.

Ueber die bei Platycerium den fruchttragenden Blättern eigene, ihrer Form nach sich hier anschliessende Bündelanordnung, sowie über die in dieser Arbeit nicht näher zu behandelnden Besonderheiten der Gefässbündel in den sporangientragenden Farnblättern überhaupt ist die pteridographische Literatur zu vergleichen, speciell Mettenius, Filices horti Lispiensis.

Es ist allbekannt, dass innerhalb sämmtlicher Typen die grösste Mannichfaltigkeit herrscht bezüglich der Richtung der Bündel und der ihnen entsprechenden Rippen der verschiedenen Ordnungen, ihrer Divergenz, ihrer Zahl und relativen Stärke. Auf die Einzelheiten dieser Nervaturverhältnisse einzugehen, ist Sache der speciellen Pflanzenbeschreibung.

Die Beispiele von amphibischen Pflanzen, der blattartigen Phyllodienzweige, der Gewächse mit rudimentären Blättern und rindenständigem Bündelnetz zeigen, dass der Bündelverlauf zunächst abhängig sein kann von verschiedenen Anpassungen. Theils ändert er sich nach den verschiedenen Anpassungen morphologisch gleichwerthiger Glieder: die untergetauchten Blätter der Wasserranunkeln, der Elatine Alsinastrum gehören dem ersten, getrenntläufigen Typus an, die Luftblätter derselben Arten dem netzaderigen; theils tritt bei morphologisch ungleichwerthigen Gliedern der gleiche Bündelverlauf bei gleicher Anpassung ein: Phyllodien von Myrsiphyllum, Ruscus, Laubblätter verwandter Pflanzen.

Andererseits sind die verschiedenen Haupt- und Unterformen des Bündelverlaufs in den meisten Fällen nicht direct auf Anpassungsursachen zurückführbar. Innerhalb eines engeren oder weiteren Verwandtschaftskreises findet sich der gleiche Nervationstypus bei gleicher oder verschiedener Anpassung und umgekehrt. Auch von der Blattgestalt ist die Nervation in weitgehendem Maasse unabhängig. Belege hierfür anzuführen, ist nach dem oben Gesagten überflüssig.

Unter den grossen Abtheilungen des Pflanzenreiches zeigen die Dicotyledonen die grösste Uebereinstimmung des Grundplanes der Nervation, indem ihre Luft-Laubblätter mit der einzigen Ausnahme der schmalblätterigen Eryngien, alle dem netzaderigen Typus angehören; und im Einzelnen die grösste Mannichfaltigkeit, da in diesem Typus die Variationen und Combinationen verschiedener Detailerscheinungen möglich und thatsächlich vorhanden sind.

Unter den Monocotyledonen gehört die weitaus überwiegende Mehrzahl der Formen dem überall in den Haupterscheinungen ausserordentlich gleichförmig auftretenden Streifentypus an, nur die wenigen oben namhaft gemachten Familien und Genera stellen auffallende Ausnahmen dar, indem sie dem Netzadertypus der Dicotylen theils vollständig entsprechen, theils sich nähern.

Unter den Gymnospermen hat nur Gnetum (übereinstimmend mit dem übrigen, den Dicotylen nächststehenden morphologischen Verhalten) ganz dicotyle Nervation; die Pinnae von Stangeria nur einzelne randläufige Anastomosen; alle übrigen Formen getrenntläufige Bündel.

Bemerkenswerth ist die Mannichfaltigkeit des Bündelverlaufs in den gross entwickelten Laubflächen der Farngewächse, wo selbst innerhalb eines engen Verwandtschaftskreises, z. B. den Gattungen Polypodium, Aspidium, im Sinne von Mettenius' Fil. hort. Lips. die einen Arten getrenntläufige Bündel einfachster Anordnung haben, andere Netzadern; und wo theils innerhalb einer und derselben Species theils besonders nach den verschiede-

nen Arten zwischen den extrem verschiedenen Typen alle intermediären vorkommen. Die Zahl der Bündel auf einem gegebenen Flächenstück ist bei den Farnen allerdings, im Vergleich mit angiospermen Phanerogamen wohl immer eine geringe, der Plan ihrer Vertheilung aber vielfach, z. B. bei Ophioglossum vulgatum, Platycerium, der gleiche wie in den netzaderigen Dicotyledonenblättern.

d. Verbindung der Bündelsysteme verschiedener Spross- und Zweigordnungen.

§ 93. Das Bündelsystem seitlicher, gleich- oder ungleichnamiger Zweige einer relativen Hauptachse, steht mit dem der letzteren in Continuität, setzt sich an dasselbe an. Die Form, in welcher dieses geschieht, richtet sich hauptsächlich nach der morphologischen Qualität der Haupt- und Seitenachsen, dem morphologischen Orte des Ursprungs letzterer und dem Bündelverlauf innerhalb der jeweiligen Achsen. Specifische Besonderheiten treten in manchen Fällen hinzu. Hiernach ist die folgende Uebersicht einzutheilen.

I. Gleichnamige Verzweigungen beblätterter Stengel.

I. Normale Zweige.[1]

a. Dicotyledonen und Gymnospermen mit Bündelring.

§ 94. Die normalen Zweige der in § 61—63 behandelten Dicotyledonen und Gymnospermen sind in den allermeisten Fällen axillär; von solchen ist daher hier fast ausschliesslich die Rede. Ueber die selten vorkommenden extraaxillären liegen nur wenige hier in Betracht kommende Untersuchungen vor, von welchen einzelne in Nachstehendem gelegentlich erwähnt sind.

Das primäre Bündelsystem der axillären Seitensprosse, soweit es aus Blattspuren besteht, zeigt vier Hauptformen des Ansatzes an das des Hauptsprosses.

In den meisten Fällen vereinigt es sich an der Insertionsstelle des Zweiges in 2 bis wenige Bündel, die sich in dem Knoten des Tragblatts an solche Spurstränge des Hauptsprosses ansetzen, welche die hier durch den Austritt der medianen Spurstränge entstandene Lücke des Bündelrings (Tragblattlücke) begrenzen.

In einer zweiten, anscheinend minder zahlreichen Reihe von Fällen treten die 2 oder wenigen Stränge der Zweigbasis im Tragblattknoten in den Bündelring des Hauptsprosses und gehen in diesem eigenläufig bis zu einem tiefern Knoten hinab, um sich in diesem gleich Blattspursträngen anzusetzen.

In diesen beiden Fällen ist die Stellung der Ansatzstränge immer derart, dass zwischen dem Marke von Haupt- und Seitenspross directe Continuität besteht.

In einer dritten Reihe von Fällen setzt sich das Bündelsystem des Seitensprosses im Tragblattknoten mit zahlreichen Strängen an den vielsträngigen Bündelring des Hauptsprosses aussen an, so dass die Markcylinder beider Sprossordnungen nur mittelst schmaler Markstrahlen in Verbindung stehen.

---

1) Im Sinne von Sachs, Lehrb. p. 174.

Die vierte Kategorie endlich wird durch manche unten zu beschreibende Cacteen von sehr eigenthümlichem Verhalten repräsentirt.

Für die Fälle der ersten und zweiten Kategorie liegt eine Anzahl genauerer Untersuchungen vor von Nägeli und Anderen, welche ihm in der Verfolgung der primären Blattspuren folgten. [1]) In den der ersten Reihe angehörigen, zahlreichsten ist das Bündelsystem des Axillarsprosses an seiner Ansatzstelle vereinigt in zwei Stränge, welche man die Ansatzstränge nennen kann. Dieselben setzen sich an die Spurstränge in oder dicht unter dem Tragblattknoten, und zwar:

a) an die von oben herabkommenden Stränge, welche die Tragblattlücke seitlich begrenzen, der eine rechts, der andere links: Iberis amara, Lupinus (Axillarsprosse der Cotyledonen (Fig. 94, p. 249), Passiflora Vespertilio (axilläre Ranken), Antirrhinum majus, Urtica Dodartii, auch Pisonia; Juniperus (Fig. 108, p. 256) Kurztriebe (Nadelbüschel) von Pinus (Fig. 110, p. 257),

b) an den oder die Blattspurstränge des Tragblattes selbst: Anagallis arvensis (axilläre Blüthenstiele), Clematis (p. 255).

Bei Satureja variegata findet sowohl der unter a) als der unter b) bezeichnete Fall statt. Bei Galium und Rubia setzen sich zuerst die 2 Spurstränge des ersten Blattpaares, dann die des 2ten Blattpaares des Axillarsprosses meist im Knoten an den zum Tragblatt gehenden Strang an; ebenso verhält sich meistens Russelia juncea, zuweilen Spergula arvensis.

In der zweiten Reihe von Fällen treten die beiden Axillarsprossstränge im Tragblattknoten in den Bündelring des Hauptsprosses und gehen eigenläufig durch ein (z. B. Aristolochia, Fig. 96, p. 250, Lathyrus Aphaca, Fig. 98, 99, p. 251), zwei (z. B. Cerastium frigidum, Fig. 102, 103, p. 253) und selbst 3 Internodien (z. B. axilläre Blüthenstiele von Viola elatior) hinab, um sich dann an Blattspurstränge anzusetzen. Weitere Beispiele und Details s. bei Nägeli, l. c. und oben, § 61, p. 246. Bei den vorhin genannten Galium, Rubia, Spergula, Russelia kommt nach Nägeli entweder sofortiger Ansatz im Tragblattknoten oder eigenläufiges Abwärtssteigen durch ein Internodium und mehr vor. Bei Vitis vinifera treten von dem Axillarspross, sowie auch von der nicht axillären Ranke, drei gewöhnlich durch ein Internodium eigenläufig absteigende Bündel in den Hauptspross.

Die zwei oder drei Ansatzstränge des Axillarsprosses kommen entweder dadurch zu Stande, dass sich seine schon im untersten Knoten mehrsträngigen Blattspuren an der Ansatzstelle zu 2 Strängen vereinigen, z. B. Clematis; oder sie sind die einsträngigen Spuren seiner beiden untersten Blätter, z. B. Galium.

Durch die beschriebenen Ansatzstränge ist aber die Verbindung des axillären Bündelsystems mit dem des Hauptsprosses nicht vollendet. Vielmehr treten nach Frank's [2]) Untersuchungen an Taxus, Quercus, Bidens, Solidago alsbald Verbindungsstränge auf, einer bei Quercus, etwa 3 bei Taxus, welche von dem obern Rande der Tragblattlücke abwärts zu den Ansatzsträngen verlaufen. Durch diese und nachher zwischen den ursprünglichen auftretende fernere »Ausfüllungsstränge« wird die Verbindungsstelle des Markes vom Haupt- und

1) Vgl. oben § 61.

2) Bot. Ztg. 1864, p. 154 u. 382.

Axillarspross bald ringförmig umgrenzt. Die Ausfüllungsstränge gehören ohne Zweifel den secundären Zwischenstrangbildungen (Cap. XIV) an; für die oberen Verbindungsstränge ist das Nämliche wahrscheinlich, doch bedarf ihr Verhältniss zu den Blattspuren des Axillarsprosses noch genauerer Untersuchung.

Bezüglich des Bündelansatzes solcher Axillarsprosse, welche zu 2 und mehr über einander stehen, seien hier Frank's (l. c. p. 382) Angaben wörtlich reproducirt, die Sache weiterer Untersuchung empfohlen. »Bei Rubus stehen in der Blattachsel 2 Knospen dicht über einander, ihre Gefässbündelsysteme sind in den unteren Theilen mit einander vereinigt und hängen mit dem Gefässbündelsysteme des Stammes so zusammen, als wenn sie einer einzigen Achselknospe angehörten. Nachdem sich beide seitliche Reihen (d. h. die Verzweigungen der beiden ursprünglichen Ansatzstränge, Ref.) an ihren vorderen (d. h. dem Tragblatt zugekehrten) Enden vereinigt haben, weicht jede in ihrer Mitte auseinander und die vorderen Hälften schliessen sich nun zu einem kreisförmigen System für die untere Knospe. Die zurückgebliebenen hinteren Hälften vereinigen sich alsbald an ihren vorderen Enden und bilden das Gefässbündelsystem der zweiten Knospe. Die hinteren Theile beider Gefässbündelkreise werden auch hier durch abwärts steigende Stränge geschlossen, die demnach bei der unteren Knospe von den Gefässbündeln der obern ausgehen. — Bei den oft bis zu 4 senkrecht übereinander stehenden, aber meist ziemlich von einander entfernten Achselknospen von Lonicera Xylosteum, deren oberste man äusserlich nicht wohl von Adventivknospen zu unterscheiden vermag, sind die unteren Theile der Gefässbündelsysteme ebenfalls in den Gefässbündelkreis des Stammes eingeschaltet, doch pflegt hier jedes System für sich mit dem Stamme in Verbindung zu stehen, indem sich oberhalb jeder Knospe die Lücke des Gefässbündelrings des Muttersprosses schliesst und erst dicht unter der Insertion des nächsten wieder geöffnet wird, wo dann von den Rändern des offenen Gefässbündelkreises die beiderseitigen Knospenstränge ausgehen.«

Der dritte, seltnere Fall des Ansatzes der axillaren Bündel ausserhalb des geschlossenen Bündelrings des Hauptsprosses findet sich bei Umbelliferen, wenngleich nicht bei allen. Die Blattspurbündel des untersten Axillarsprossinternodiums treten hier, in dem Tragblattknoten, zusammen zu einem rindenständigen Strange, welcher sich sofort in zwei nach rechts und links abgehende und den Bündelring des Hauptsprosses miteinander gürtelartig quer umspannende Arme theilt. Von diesem Gürtel gehen abwärts paarweise neben einander entspringende Zweige ab. Jedes dieser Zweigpaare umfasst rittlings von oben und aussen einen Spurstrang des Tragblatts und setzt sich convergirend an dessen beide Seiten an, da wo er aus dem Bündelringe des Hauptsprosses nach aussen biegt. Das Bündelsystem des Axillarsprosses ist also ausserhalb des Ringes des Stammes durch die rittlings aufsitzenden Paare auf ebensoviele austretende Stränge seines Tragblattes befestigt. Es umfasst in dieser Weise entweder den ganzen Knotenumfang, auf sämmtlichen austretenden Bündeln der stengelumfassenden Tragblattspur reitend: Foeniculum, Heracleum-, Chaerophyllum-Arten, Myrrhis, Archangelica; oder nur einen Theil desselben, nur auf wenigen Tragblattsträngen aufsitzend: Aethusa Cynapium. Eine Markcontinuität zwischen den Sprossen beider Ordnungen ist hiernach nur mittelst der schmalen Markstrahlen möglich.

In der beschriebenen Weise ist die Erscheinung an der erwachsenen Pflanze gestaltet[1]). Ihr genaueres entwicklungsgeschichtliches Studium ist noch

1) Wenn ich nicht irre, ist sie vor langer Zeit von C. F. Schimper als »Astkorb« beschrieben worden, wo, habe ich vergeblich zu ermitteln gesucht. —

zu machen. Auch nach beträchtlicher secundärer Verdickung des Stammes bleibt sie kenntlich und die dicken, aber mit schmalen Füsschen befestigten stammumfassenden Astansätze gehen wie Korbgeflechte um die Knoten der Hauptachse; besonders entwickelt bei den perennirenden bodenständigen Sprossen von Myrrhis, Chaerophyllum-Arten u. s. w.

Manche Umbelliferen haben, wie aus der Continuität des beiderseitigen Markcylinders ersichtlich ist, eine andere, näher zu untersuchende Form des axillaren Ansatzes; so Silaus pratensis mit seinen markständigen, p. 264 erwähnten Bündeln.

Die gleiche Form des Axillaransatzes, wie bei den oben genannten Umbelliferen, speciell Aethusa, findet sich bei Aralia japonica; ob bei anderen Araliaceen, und bei anderen Familien, deren Blattinsertion und vielleicht auch Bündelverlauf den Umbelliferen ähnlich ist, z. B. Ranunculaceen mit alternirenden Blättern, bleibt zu untersuchen.

Der oben erwähnte vierte, ganz besondere Fall des Knospenbündelansatzes findet statt bei Echinocactus- und einigen dicksprossigen Cereus-Arten (C. candicans?). Seine Entwicklung ist noch zu untersuchen. Im erwachsenen Zustande findet man die einsträngigen Blattspuren im Bündelring zu senkrechten getrennten, den Stengelkanten gleichzähligen (Echinocactus) oder zu netzförmig verbundenen Sympodialsträngen vereinigt, zwischen ihnen breite Markstrahlen. Die Blattstränge laufen wenig schräg, fast horizontal aufwärts gegen den untern Rand der Stachelpolster, also gegen die Insertionsstelle der rudimentär bleibenden Blätter. Dicht über einem jeden Blattstrang und in diesem annähernd paralleler Richtung wird die dicke Rinde des Stammes von einigen, einander genäherten und mit ihren Gefässtheilen einander zugekehrten Gefässbündelchen durchzogen, welche zu der über dem Blattrudiment angelegten Axillarknospe gehören und sofort eine beträchtliche Stärke erhalten, wenn die Knospe zum Spross heranwächst. Diese Knospenstränge nun treten durch die Markstrahlen zwischen den Blattspursympodien des Stammes ins Mark, sind hier reich nach allen Seiten verästelt und ihre Aeste miteinander zu einem reichen, das ganze Mark durchziehenden Geflechte vereinigt. Mit den Blattspursympodien steht dieses Knospenbündelsystem nur durch einzelne kurze Verbindungsstränge an den Durchtrittstellen durch die Markstrahlen in directem Zusammenhang. — Bei den Opuntien, Cereus speciosissimus u. a., auch bei den Rhipsalideen[1]) fehlt die beschriebene Erscheinung, die Knospenbündel setzen sich, so weit untersucht, in der für Dicotylen gewöhnlichen Form theils an die Rindenbündel, theils an die des Bündelrings an, Markbündel fehlen gänzlich. Bei den Mamillarien, welche Markbündel besitzen (p. 264), ist eine Beziehung dieser zu Seitensprossanlagen wenigstens bis jetzt nicht aufgefunden.

Die erwähnten Pflanzen haben demnach ein System markständiger Bündel, welches von den anderen oben p. 263 beschriebenen seiner Bedeutung nach wesentlich verschieden ist.

Wo letztere und wo rindenständige Bündel bei Dicotyledonen vorkommen, findet der axillare Ansatz, soweit bekannt, in einer (meist wohl der ersten) der

1) Vgl. Vöchting, l. c. (p. 271).

typischen Formen statt, unter Hinzukommen directer Verbindungen zwischen den Mark- resp. Rindenbündeln des Hauptsprosses und der Seitensprosse.

b. Monocotyledonen und Phanerogamen mit axilem Strang.

§ 95. Unter den dem Palmentypus (§ 65—67) angehörigen Monocotyledonen treten bei Palmen [1], Dracaeneen, Liliaceen, Aroideen, Orchideen u. a. die zahlreichen Bündel des untersten Internodiums des normalen axillaren Seitensprosses im Knoten in den Bündelcylinder des Hauptsprosses, um mit den Bündeln des Tragblatts schräg ab- und einwärts zu steigen und, ohne die Mitte des Cylinders zu erreichen, sich successive an peripherische Bündel dieses anzusetzen. In manchen Fällen, wie den Rhizomen von Acorus, dringen die Axillarbündel nicht weiter als bis zur Oberfläche des Cylinders des Hauptsprosses vor, breiten sich aber, reich verästelt, auf der zugehörigen Längshälfte des Hauptsprosses weit nach abwärts aus und bilden, mit den Bündeln der Cylinderoberfläche verflochten und stellenweise vereinigt, ein dichtes, gegen die Rinde scharf abgesetztes Stranggeflecht.

Bei den untersuchten Gräsern, Zea, Saccharum, Coix, Arundo Donax u. a. treten aus dem untersten Internodium des Axillarsprosses zahlreiche Bündel quer in den Knoten und verzweigen sich hier ungemein reichlich, ihre Aeste über den ganzen Querschnitt des Knotens, in verticaler Richtung dagegen nur wenig ausbreitend, zwischen die senkrecht durch den Knoten tretenden Bündel der Hauptachse und zwischen einander einschiebend und hie und da an jene ansetzend. Die Gesammtheit der Axillarbündel bildet im Knoten ein in der bezeichneten Weise ausgebreitetes und angesetztes reiches und wirres Geflecht von der Form einer queren Scheibe, welche bei den genannten grossen Arten einige Millimeter hoch wird [2] und deren im fertigen Zustande undeutliche Entstehung durch die vom Axillarspross ausgehende Einschiebung an jungen Entwicklungszuständen klar hervortritt.

Bei dünnstengeligen Commelineen wie Tradescantia albiflora, Commelina agraria finden sich in dem basalen Internodium des jungen Axillarsprosses mehrere innere Stränge (vgl. § 69), — z. B. 3 oder 4 bei genannter Tradescantia —, welche in den Knoten des Hauptsprosses dringen und sich hier, über dem ausbiegenden Medianstrang des Trageblatts abwärts gewendet, an die Vereinigungsstelle der inneren Bündel ansetzen. In etwas älteren Axillarsprossen kommen hierzu peripherische, jedenfalls theilweise die stammeigenen, welche sich an die stammeigenen des Hauptsprosses ansetzen. Bei dickstengeligen Commelineen wie Maravelia zeylanica, Dichorisandra-Arten vereinigen sich die inneren Bündel des untersten Axillarspross-Internodiums zu einem dicken Strang, welcher beinahe genau horizontal in den Tragblattknoten dringt, um sich in dessen Mitte mit einigen Zweigen an hier absteigende innere Bündel anzusetzen. Bei Tradescantia virginiana treten mehrere Bündel aus dem Axillarspross in den Tragblattknoten und theilen sich hier in Aeste, welche ähnlich wie im

---

1) Mohl, Palm. Struct. p. 31. — Vgl. auch Falkenberg, l. c. und die Bemerkung oben, p. 287.

2) Vgl. v. Mohl, l. c. Tab. 9. — Schleiden, Grundz. 3. Aufl. II, 158.

Grasknoten zwischen die inneren Bündel des Hauptsprosses geflochten sind und sich an diese anlegen.

In dem Knoten von Potamogeton natans ist das Bündelsystem des jungen Axillarsprosses in einen Strang vereinigt und dieser setzt sich an den medianen des Tragblattes, da wo derselbe nach aussen biegt. Die anderen untersuchten Potamegetonen — P. lucens, gramineus, pectinatus, pusillus — zeigen ganz ähnlichen Ansatz, mit dem Unterschiede, dass sich der vom Axillarsprosse kommende Strang nicht an den ins Tragblattt abgehenden, sondern an den im Knoten abwärts steigenden, axilen Sympodialstrang ansetzt. Vgl. Fig. 123, p. 283.

Aehnlich wie bei letztgenannten Monocotyledonen sind, soweit bekannt, die selbstverständlich sehr einfachen Ansatzverhältnisse bei den Phanerogamen mit axilem Strange überhaupt.

c. Farnartige Pflanzen.

§ 96. Unter den Farngewächsen findet sich theils gabelige, theils monopodiale Verzweigung, bei manchen Arten, wie bei Aspidium filix mas, Athyrium filix femina beide Verzweigungsformen neben einander.

Monopodiale Verzweigung kommt unzweifelhaft zu den Salviniaceen, Marsiliaceen und manchen Filices. Sehr viele Filices zeigen ein anscheinend aus Hauptachse und Seitensprossen gegliedertes Sprosssystem, von welchem streitig, ob es ein Monopodium oder ein aus ungleich geförderten successiven Gabelungen aufgebautes Sympodium ist. Dasselbe soll hier als Monopodium betrachtet werden, wie es Mettenius auffasst. Ich bemerke aber ausdrücklich, dass ich diese Auffassung nur acceptire, um die hier zu gebende Darstellung zu vereinfachen, und dass ich die bezügliche Controverse vollkommen unentschieden lasse. Die Thatsache, dass der Bündelansatz der factischen Seitensprosse in vielen hierher gehörenden Fällen für die Auffassung Mettenius' zu sprechen scheint, kann keineswegs entscheidend sein, weil ungleiche Förderung des Wachsthums gleichwerthig angelegter Sprosse auch eine von Anfang an ungleiche Gestaltung ihres Gefässbündelsystems zur Folge haben kann.

Die normalen Seitensprosse der hierher gehörenden Gewächse stehen, mit Ausnahme mancher auch in dieser Beziehung streitiger Hymenophylleen und Davallien, nicht axillar, wenn auch in constanten anderweiten Stellungen zu den Blattinsertionen.

Sie entspringen entweder vom Stamme, und zwar theils dicht bei der Insertionsstelle des Blattes, seitlich oder unter dem Rücken dieses, theils in grösserer Entfernung, zwischen zwei Blättern; oder sie entspringen auf dem Rücken oder an den Seiten des Blattstielgrundes selbst, manchmal, wie bei den doch auch hierher zu rechnenden gewöhnlichen Verzweigungen von Aspid. filix mas, in beträchtlicher, bei dem genannten Beispiel etwa 2—3 Centimeter betragender Entfernung von der Insertionsstelle. Vgl. Fig. 132, C, p. 297.

Bei der zweifellos monopodialen Verzweigung vieler Filices mit mehr als zwei Blattzeilen, ist das Gefässbündelsystem des Seitensprosses in der Regel gegen die Ursprungszelle hin vereinigt zu einem schmalen, nicht hohlen Strange, welcher an einem Strange der Hauptachse ansitzt. So bei den an oder unter

dem Rücken der Blattstielbasis hervortretenden Seitensprossen von Aspidium cristatum, spinulosum, Blechnum Spicant, Asplen. filix femina, Polypodium alpestre, Alsophila aculeata u. a.[1]) Am untern Rande einer Blattlücke des Stammes setzt sich bei den Erstgenannten das eine fadenförmige Bündel, welches in die dünne Zweigbasis tritt, an; bei dem untersuchten Exemplar von Alsophila mehrere Bündel, deren jedes in einen der in Mehrzahl um eine Blattbasis entspringenden Sprosse geht. Das Bündel des Seitensprosses von Struthiopteris hat denselben Ansatzort wie bei Aspidium cristatum, ist aber nicht fadenförmig, sondern von der Gestalt einer nach aussen rinnig ausgehöhlten Platte, die sich mit ihrer Entfernung vom Ansatzpunkte allmählich verbreitert und zur schräg nach aussen und unten geöffneten Röhre schliesst. Durch die Röhre und Rinne setzt sich hier das Mark des Seitensprosses in das Parenchym des Hauptsprosses ununterbrochen fort, während bei den fadenförmig entspringenden Bündeln diese Continuität nicht besteht. — Die blattstielständigen Seitensprosse von Aspid. filix mas haben in der Regel den gleichen fadenförmigen Bündelansatz an ein Bündel des Blattstiels. Seltener entspringt das Bündelsystem des Seitensprosses mit 3 Strängen von ebensovielen des Stiels, oder als sofort markerfüllte Röhre vom Rande einer Lücke in einem bandförmig verbreiterten Blattbündel. Bei einer als Diplazium giganteum bezeichneten Art endlich fand Stenzel diese letztere Ansatzform an den vom Stamm unter den Blättern entspringenden Verzweigungen: für jeden Ast ist in dem Bündelnetz des Stammes eine eigene kleine Lücke, von deren Rand das des Astes röhrenförmig entspringt.

Bei den Farnen und Rhizocarpeen mit zweizeilig beblättertem langgliedrigem Stamme und vom Stamme, nicht vom Blattstiel abgehenden Seitensprossen findet, wenn ein einfaches axiles Bündel vorhanden ist, selbstverständlich ein Ansatz des zum Seitenspross gehenden an das in dem Hauptsprosse verlaufende statt. Bei den Marsiliaceen mit röhrenförmigem Strange entspringt das in den Ast abgehende sogleich in Röhrenform vom Rande einer entsprechenden Lücke in der Bündelröhre der Hauptachse, durch welche Lücke das Mark beider Achsen in Continuität steht.

Bei den mit deutlich hervortretendem Ober- und Unterstrang versehenen Farnen (s. oben, p. 298) ist in den meisten beschriebenen Fällen[2]), wie bei den mehrzeilig beblätterten, das Bündelsystem des Seitensprosses am Grunde vereinigt in ein Bündel, welches von dem nächstuntern, die Blattlücken trennenden Querstrang entspringt, meist in Form einer markwärts offenen Rinne. So bei Aspidium albopunctatum, coriaceum (vgl. Fig. 135, p. 299), Acrostichum Lingua, brevipes, den meisten Davallien und anderen oben genannten Arten, über deren Detailverhältnisse Mettenius' Darstellung zu vergleichen ist. Nach Trécul's Untersuchung[3]) würde jedoch bei A. coriaceum der zum Zweig abgehende Strang sich sowohl an den queren als an den Unterstrang, in den Winkel den diese beiden bilden, ansetzen. Unter den Davallien verhalten sich einige Arten (D. stenocarpa, divaricata) in sofern abweichend, als ein die Blattlücken abgrenzender geschlossener Querstrang fehlt, an seiner Stelle aber und in der

1) Hofmeister, Beitr. l. c. — Stenzel, l. c. vgl. p. 294.
2) Mettenius, Angiopteris, p. 546.
3) Ann. sc. nat. 5. Sér. T. XII, p. 242.

Richtung, welche er bei anderen Species hat, zwei Stränge verlaufen, der eine vom Ober-, der andere vom Unterstrang entspringend, beide schräg scheitelwärts convergirend und ohne sich zu berühren als Ober- und Unterstrang in den Seitenspross eintretend. Unregelmässiger, doch auch hier anzuschliessen ist das von Mettenius beschriebene Verhalten der Dav. chaerophylla.

Von den an die soeben besprochenen, durch Uebergänge sich anschliessenden Farnen mit gespaltenem Ober- oder Unterstrang und jenen, bei denen statt beider Stränge nur ein reichmaschiges, oft unregelmässiges Bündelnetz vorhanden ist (s. p. 299), lässt sich allgemein nur dieses aussagen, dass manchen einfach gebauten Formen, z. B. Polypodium squamulosum, das Bündelsystem der Seitensprosse von einer bestimmten Masche in dem der Hauptachse als einfaches Bündel entspringt. In der überwiegenden Mehrzahl dieser Fälle entspringen von dem Rande bestimmter Maschen mehrere in den Seitenspross tretende dünne Bündel. Vgl. Fig. 136, p. 299. Ihre Zahl ist nach Arten verschieden, 2—8, soweit die vorhandenen Daten reichen, immer geringer als die der bei derselben Species in ein Blatt tretenden. Wo markständige Bündel vorhanden sind und eine Continuität besteht zwischen dem Marke des Haupt- und des Seitensprosses, zweigen sich von den Markbündeln jenes in letzteren tretende Aeste ab, z. B. Polybotrya Meyeriana; bei den als einfacher, nicht hohler Strang sich ansetzenden Seitensprossbündeln ist solche Abzweigung nicht vorhanden.

Wo die Seitensprosse vom Blattgrunde entspringen, finden, wie das oben erwähnte Beispiel von Aspidium filix mas zeigt, ähnliche, auch ähnlich variirte Verhältnisse des Bündelansatzes statt, wie bei den vom Stamme abgehenden. Eingehendere Untersuchungen darüber liegen wenige vor.

Ueber den Bündelansatz an den spärlich vorkommenden Verzweigungsstellen der Osmundaceen sind ebensowenig, wie über das Zustandekommen dieser Verzweigungen, genauere Untersuchungen vorhanden.

Bei den Equiseten setzt sich das Bündelsystem jedes Zweiges, in einen Strang vereinigt, im Knoten des Hauptsprosses an den Gabelungswinkel eines von der nächsthöhern Blattscheide herabkommenden Bündels (vgl. p. 290) aussen an. [1])

Wo die Verzweigung als Gabelung der Hauptachse auftritt und persistirt, theilt sich auch das ganze Bündelsystem dieser in zwei, je in einen Gabelzweig eintretende, beide sind untereinander und dem der Hauptachse im Wesentlichen gleich.

Von Filices sind — wenn man die oben angedeuteten Controversen bei Seite lässt — die Rhizome von Pteris aquilina [2]) ein exquisiter hierher gehöriger Fall. Vgl. Fig. 143, p. 307. Auch bei Aspidium filix femina kommt die Erscheinung nach Hofmeister häufig, bei Aspid. filix mas selten vor, sie wird freilich von Mettenius hier als durch frühzeitige Förderung monopodial angelegter Seitensprosse entstandene scheinbare Gabelung gedeutet.

Für die Lycopodien und Selaginellen, deren Verzweigungen immer — wenn auch nicht immer ganz gleichwerthige — Gabelungen sind, ist der An-

---

1) S. Stenzel, l. c. Taf. IV, Fig. 13.

2) Vgl. Hofmeister, Stenzel, l. l. c. c.

satz der in die Zweige gehenden Gefässbündel durch das Gesagte allgemein bezeichnet. Bei den Selaginellen mit 2 seitlichen Bündeln in jedem Spross, wie S. Kraussiana, Martensii etc. (vgl. p. 293), gehen von den 4 für jeden Gabelast bestimmten entweder drei von dem einen Strange des Hauptsprosses spitzwinklig divergirend aus und der 4te ist die Fortsetzung des andern im Hauptspross verlaufenden; oder jeder der letzteren spaltet sich in 2 (bei ihrem Eintritt in den Gabelast zunächst sehr genäherte) Zweige. Bei S. Martensii ist der erstere Fall beobachtet[1]), bei S. Kraussiana[2]) kommen beide Fälle vor; bei letzterer an der Gabelungsstelle ausserdem eine mehr oder minder vollständige Queranastomose. Für die mit mehreren Bündeln im Sprosse versehenen Selaginellen ist der Abgang in die Seitensprosse nicht näher untersucht.

II. Adventivsprosse.

§ 97. Von den Adventivsprossen steht allgemein fest, dass ihr Bündelsystem sich stets an die ihrem Ursprungsorte nächstliegenden Gefässbündel oder Stellen des Holz- und Bastkörpers der Hauptachse ansetzt. Da solche Sprosse an den heterogensten Orten und in verschiedensten Alterszuständen der Pflanzen entstehen können, so sind die Einzelfälle von grosser Mannichfaltigkeit. Kennt man den normalen Bündellauf, so ist die Orientirung mit dem Gesagten vollständig gegeben.

II. Wurzeln.

§ 98. In den gabelig verzweigten Wurzeln der Isoëten, Selaginellen, Lycopodien gabelt sich das Gefässbündel wie in den dichotomen Stengeln.

Als seitliche Zweige finden sich Wurzeln an gleichnamigen Gliedern sowohl als an Stengeln, selten an Blättern; die einen treten an bestimmten morphologischen Orten auf, z. B. an bestimmten Punkten der Blattinsertion, die anderen ordnungslos; jene kann man normale, letztere adventive Seitenwurzeln nennen.

Die stets endogene Entstehung seitlicher Wurzeln findet in oder an Gefässbündeln resp. Holz- und Bastmassen statt. Ihr Gefässbündel setzt sich direct und unverzweigt an das nächste der Hauptachse an oder spaltet sich in Zweige, welche mit mehreren jener angehörigen sich verbinden.

Ersteres, einfache Ansetzung, findet selbstverständlich bei Gliedern mit einfachem axilem Strange — also bei fast allen Wurzeln — statt; sodann an den nach dem Dicotylentypus aufgebauten Stengeln und den Farnen.

Spaltung des Wurzelbündels in mehrere Schenkel, welche sich an mehrere Bündel ansetzen, ist eine im Stamme der Monocotyledonen häufige Erscheinung. Sie findet sich übrigens nicht bei allen Arten; im Rhizom von Carex hirta z. B. setzen sich die Wurzelbündel einfach an je ein peripherisches des Stammcylinders.

---

1) Vgl. Nägeli u. Leitgeb, Entstehung etc. d. Wurzeln, Taf. XVIII, Fig. 11.
2) Hofmeister, Vergl. Unters., Taf. XXIII, 4.

Die Zweige oder Schenkel, in welche die sich ansetzenden Wurzelbündel getheilt sind, treten in der Peripherie des Bündelcylinders auseinander. Sie setzen sich dann, in einer ersten Reihe von Fällen, an hier verlaufende Bündel an, ohne tiefer in den Stammcylinder einzudringen; so bei den untersuchten Orchideen, manchen Commelineen, Aroideen, Richardia aethiopica, Philodendron spec., mit wenigen kurzen, vorwiegend nach oben und unten divergirenden Schenkeln; Acorus mit reicherer Verästelung; Calla palustris[1]) mit einem Kranze von Wurzeln, deren Bündelansätze mit einander einen Quergürtel bilden in jedem Knoten des Rhizoms.

In einer anderen Reihe von Fällen theilt sich das Bündel der Wurzel an der Aussengrenze des Stammcylinders in zahlreiche Aeste, welche, nach allen Richtungen divergirend, zwischen die Bündel des Stammes treten und in welligem Verlaufe nach der Mitte dieses vordringen, um sich, die einen weiter aussen, die anderen tiefer innen, an Bündel des Stammes anzulegen. So bei den Palmen[2]), wo die eindringenden Bündel die Stammesmitte nicht erreichen; in den Knoten der Gräser, dickstengeliger Commelineen.

Auch an den dicken Primärseitenwurzeln von Pandanus setzt sich das Bündelsystem der gleichnamigen Seitenachsen an das der Hauptachse in der soeben beschriebenen Form an, d. h. zahlreiche strahlig divergirende und undulirte Zweige treten zwischen und an die unten (§ 108) zu beschreibenden Longitudinalbündel; und bei den Palmen schiebt sich, nach Mohl, das Bündel der Wurzeläste, in ähnlicher Weise in dünne Aeste gespalten, zwischen die Elemente des hohlcylindrischen Bündels der relativen Hauptwurzel ein.

Die Erscheinungen bei den genannten Commelineen seien noch etwas näher beschrieben. In den Knoten entspringen, vorwiegend auf der dem Axillarspross entgegengesetzten Seite und etwas höher als die Insertionsstelle dieses und als die Vereinigungsstelle der Blattspurbündel, mehrere Nebenwurzeln. Die Bündel dieser dringen horizontal in den Stamm bis zu der von dem stammeigenen Bündelkreise (s. p. 280) eingenommenen Cylinderfläche. Hier theilen sie sich in horizontal divergirende Schenkel und diese bilden miteinander einen rings um die ganze Peripherie gehenden niedrigen Quergürtel. Bei den schlanken Stengeln von Tradescantia albiflora, Commelina agraria ist dieser Gürtel ohne centripetale Zweige. Bei Tr. zebrina, virginiana, Maravelia zeylanica gehen von ihm zahlreiche Aeste in centripetaler Richtung ab, quer durch den ganzen Knoten verbreitet in welligen Krümmungen, mit den absteigenden Bündeln des Stammes und mit den eintretenden des Axillarsprosses anastomosirend, und ein ähnliches, wenn auch minder dichtes und hohes Geflecht bildend wie das für die Grasknoten characteristische.

B. Bau des Gefässbündels.

§ 99. Die Gefässbündel sind Stränge, welche aus Tracheen und Siebröhren als ihren wesentlichen Theilen bestehen. Beide werden von parenchymatischen, oft auch von sklerenchymatischen Elementen begleitet. Der Bau des Bündels ist bestimmt durch die Zusammenstellung aller dieser Bestandtheile.

---

1) v. Tieghem, Struct. des Aroidées, l. c.

2) v. Mohl, Palm. structura, p. XIX. Tab. I, A. u. Verm. Schr. p. 157 u. 172.

In dem Verlaufe eines Bündels erfährt derselbe mehr oder minder grosse Veränderungen. Von einander entfernte Querschnitte desselben Bündels können die grössten Verschiedenheiten in der Zahl und Vertheilung der einzelnen Bestandtheile zeigen; Fig. 147 stellt z. B. den im Blatte verlaufenden Theil, Fig. 148 das im Stamme befindliche untere Ende eines Blattspurbündels von Acorus Calamus dar, in der dazwischen liegenden Strecke geht die eine Structur in die andere successive über. Am auffallendsten treten solche Verschiedenheiten

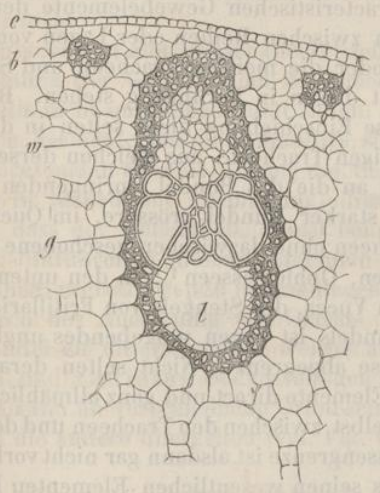


Fig. 147.

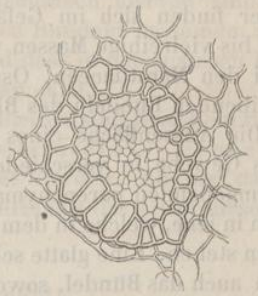


Fig. 148.

hervor bei Vergleichung der peripherischen im Laube oder der Stammperipherie ausgebreiteten Enden der Bündel mit den übrigen Theilen derselben. Es ist daher zweckmässig, bei der Betrachtung zu unterscheiden zwischen Bündelenden und Bündelstämmen, wenn auch eine scharfe Grenze zwischen beiden in keinem Falle angegeben werden kann.

In die Kategorie der Bündelstämme gehören der Hauptsache nach die in Stamm, Wurzeln, Blattstielen und starken Blattnerven verlaufenden Bündel. Die Beschreibung des Baues hat von ihnen auszugehen.

Die meisten Bündelstämme besitzen, bei aller Verschiedenheit im Einzelnen, die oben allgemein angedeutete Zusammensetzung. In verhältnissmässig wenigen Fällen ist ihr Bau vereinfacht durch Schwinden oder Rudimentärbleiben wesentlicher Organe. Man hat daher unvollständige Bündelstämme von den vollständigen, completen, zu unterscheiden. Von ersteren soll hier zuerst die Rede sein.

Fig. 147. Acorus Calamus, Querschnitt durch die Peripherie des Blüthenschafts (145). *e* Epidermis. *b* kleine Gefässbündel, aussen vom Sklerenchym umscheidet. In der Mitte ein grosses Gefässbündel, *w* dessen Siebtheil, *g* äussere grosse Tracheen des Gefässtheils, *l* Intercellulargang am Innenrande dieses. — Der Querschnitt durch das Blatt zeigt den gleichen Bau.

Fig. 148. Acorus Calamus. Querschnitt durch das concentrisch geordnete untere Ende eines Blattspurbündels im Stamme (145). Der zart- und kleinmaschige Siebtheil nimmt die Mitte ein und wird umgeben von einem Ring leiterförmiger Netztracheiden. Aussen von diesem ist Parenchym.

I. Bündelstämme.

§ 100. Die wesentlichen Gewebelemente des completen Bündels sind Tracheen und Siebröhren. Beide sind immer so geordnet, dass ein Längsabschnitt des Bündels alle Tracheen, ein anderer oder seltener mehr als ein anderer alle Siebröhren enthält. In jedem Bündel ist also zu unterscheiden der Tracheen (Tracheiden oder Gefässe) führende und der Siebröhren führende Theil, kürzer ausgedrückt der Gefässtheil und der Siebtheil.

In beiden Theilen sind die characteristischen Gewebelemente der Regel nach nicht allein vorhanden, sondern zwischen Reihen oder Lagen von Zellen (vgl. p. 5) gestellt, derart dass alle oder die meisten Tracheen und Siebröhren wenigstens an einem Punkte mit diesen in Berührung stehen. Bei sehr kleinen Bündeln fehlt allerdings diese Einschiebung nicht selten in dem Gefässtheil; dafür grenzen aber die wenigen Tracheen, aus welchen derselbe besteht, wenigstens zum grössten Theil an die das Bündel umringenden Zellen. Seltner finden sich im Gefässtheile starker Bündel grössere, im Querschnitt mehr bis vielreihige Massen von Tracheen ohne dazwischen geschobene Zellen; so bei den Marattiaceen, Osmundaceen, Ophioglosseen[1]; in den unten zu beschreibenden Bündeln des Blattes von Yucca, des Stengels von Fritillaria[2] u. a.

Die Aussenfläche eines Gefässbündels ist gegen umgebendes ungleichnamiges Gewebe in verschiedener Weise abgegrenzt. Nicht selten derart, dass die umgebenden parenchymatischen Elemente direct und ganz allmählich übergehen in jene, welche in dem Bündel selbst, zwischen den Tracheen und den Siebröhren stehen. Eine glatte scharfe Aussengrenze ist alsdann gar nicht vorhanden, wenn auch das Bündel, soweit es aus seinen wesentlichen Elementen besteht, immer scharf hervortritt. Häufiger ist allerdings die völlige oder theilweise Umgrenzung des Bündels durch eine distincte Scheide, Strangscheide, Bündelscheide[3], in dem p. 6 allgemein festgestellten Sinne des Wortes. Dieselbe tritt auf erstlich in Form der Endodermis (p. 129), oder anderweiter eigenartiger Parenchymschichten (Cap. IX); zweitens in Form von Strängen oder Schichten sklerotischer Faserzellen oder besonders Sklerenchymfasern, welche das Bündel einerseits begrenzen oder rings umgeben. Alle diese Scheiden sind in der Regel mit gleicher Schärfe nach innen gegen das Bündel, wie nach aussen gegen die ungleichnamige Umgebung abgegrenzt; sie können daher eben so gut zu dem Bündel selbst wie zu seiner Umgebung gerechnet, die Grenze dieses entweder in die Aussen- oder die Innenfläche der Scheide gesetzt werden. Es ist üblich und zweckmässig, bei parenchymatischen, zumal Endodermscheiden, das Letztere zu thun, zumal auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Erscheinungen bei fast sämmtlichen Wurzeln; doch darf dabei nicht ausser Acht gelassen werden, dass für die Endodermis der meisten Bündel in Farnstämmen die Entwicklungsgeschichte eher zum gegentheiligen Resultate führt. Vgl. § 106.

Für die sklerenchymatischen Stränge und Scheiden, welche die Bündel der

---

1) Vgl. Russow, Vergl. Unters. p. 117.

2) v. Mohl, Palm. struct., Tab. G, Fig. 11.

3) C. H. Schultz, Die Cyclose, l. c. (p. 201), p. 246. — Sachs, Lehrb. p. 126. — Vgl. auch Russow, Vergl. Untersuchgn.

Länge nach begleiten, ist von Alters her gebräuchlich, sie den Gefässbündeln zuzurechnen oder, nach Nägeli's Vorgang, sie wenigstens als wesentliche Begleiter dieser zu betrachten und den aus ihnen und dem Gefässbündel bestehenden Gesammtstrang Fibrovasalstrang zu nennen. Schon aus den früheren Abschnitten und weiterhin aus der allgemeinen vergleichenden Betrachtung der Sklerenchymanordnung (Cap. X) ergibt sich, dass jene Faserscheiden und Stränge, genau genommen, nicht zu den Gefässbündeln gehören, sondern zu einem besondern Gewebesystem, welches mit diesen streckenweise vereintläufig ist oder nicht.

Unbeschadet aller dieser theoretischen Erwägungen, kann die anatomische Betrachtung der Gefässbündel die Scheiden jeglicher Art, wo sie vorkommen, jedenfalls nicht unberücksichtigt lassen.

Die Elemente des Gefässbündels sind sowohl untereinander als mit denen der umgebenden Scheide, soweit die Untersuchungen reichen, fast überall und immer in lückenloser Verbindung. Nur die Ausnahmen hiervon sind nicht selten, dass der Gefässtheil, zumal bei collateralen Bündeln an seinem innern Rande, luftführende Intercellularräume zeigt und dass in der äusseren Region der Bündel secretführende Räume liegen. Vgl. Cap. XIII.

Nach der Anordnung von Gefäss- und Siebtheilen sind drei Hauptformen der Bündel zu unterscheiden, welche als die collateralen[1]), concentrischen und radialen oder strahligen bezeichnet werden. Ein und dasselbe Bündel kann an verschiedenen Orten seines Verlaufes aus der einen dieser Formen in die andere übergehen (vgl. Fig. 147, 148).

1. Collaterale Gefässbündel.

§ 101. Collaterale Bündel sind mit seltenen Ausnahmen characteristisch für Stamm und Laub der Phanerogamen; sodann für den Stamm der Equiseten, der Ophioglosseen, von Osmunda und Todea (?). Von Theilen aus der Kategorie der Wurzeln kommen sie nur den zu Knollen entwickelten von Dioscoreen (D. Batatas), Ophrydeen und vielleicht den Sedum-Arten aus der Verwandtschaft von S. Telephium zu. Vgl. p. 243.

Sie bestehen in den meisten und den gewöhnlichen Fällen aus einem Sieb- und einem Gefässtheil, von denen jeder mit einer Fläche der Länge nach an den andern und mit dem übrigen Theil seiner Oberfläche an ungleichnamige Umgebung grenzt. Eine besondere, als doppelt collateral oder bicollateral zu bezeichnende Unterform ist von der gewöhnlichen dadurch ausgezeichnet, dass zwei Siebtheile gegenüberliegenden Seiten eines Gefässtheils anliegen. Sie sollen zuletzt besprochen werden und zunächst nur von den einfach collateralen die Rede sein.

Die Orientirung der collateralen Bündel ist in den gewöhnlichen Fällen, welche man die normalen nennen kann, immer diese, dass der Gefässtheil der Mitte, der Siebtheil der Peripherie des Gesammtkörpers, welchen sie angehören, zugekehrt ist. Man kann hiernach Innen und Aussen an dem Bündel allgemein bezeichnen, also den dem Siebtheil abgekehrten Rand den innern nennen, die übrigen Seiten dann dem entsprechend. In dem Bündelring der

1) Russow, Vergl. Unters.

typisch-gebauten Dicotyledonen und Gymnospermen (p. 246) liegen in Folge der angegebenen Orientirung alle Gefässtheile in einer zunächst das Mark umgebenden Ringzone, alle Siebtheile in einer dieser concentrischen und aussen angrenzenden. Die erstere, sammt dem, was durch secundäre Neubildung später hinzukommt, wird herkömmlicher Weise als der Holzring, Holzkörper, die zweite als der Bast, Bastring, Bastzone oder die Innenrinde bezeichnet, beide Theile des Bündels sind hiernach der Holztheil und der Basttheil oder Rindentheil — Xylem und Phloëm[1]) genannt und die ursprünglich für die Dicotyledonen getroffene Bezeichnung auf die dem Bau nach gleichen Theile sämmtlicher Gefässbündel, ohne Rücksicht auf Anordnung und Orientirung, übertragen worden. Dieselbe Orientirung ist Regel auch für die Monocotyledonen-Stämme und für sämmtliche Blätter oder Blatttheile, in welchen die Bündel rings um eine bündelfreie Mitte gestellt sind. Wo dagegen die Bündel im Blatt oder Blatttheil eine andere als die soeben genannte Ringstellung haben, ist ihr Siebtheil der morphologisch untern, ihr Gefässtheil der obern Blattfläche zugekehrt; auf den Stamm bei aufgerichtet gedachtem Blatte bezogen also die gleiche Orientirung wie in jenem vorhanden.

Ausnahmen von diesen Regeln sind für Dicotyledonen mit typischem einfachem Bündelring nicht bekannt, es sei denn, dass vielleicht bei Strychnos-Arten eine solche vorkäme; vgl. Cap. XVI. In Stämmen, Blattstielen und Blattrippen mit mehreren concentrischen Bündelringen oder im Querschnitt zerstreuten Bündeln kommen sie allerdings vor, jedoch selten; sehr selten ferner in der Lamina flacher Blätter.

An den erstgenannten Orten haben genau die umgekehrte Orientirung wie im normalen Falle bestimmte Bündel im Stamme von Nelumbium (Fig. 112, p. 264), nämlich die des Kreises 3 und 5 der mittleren Ordnung; ferner die markständigen Bündel im Stamme der p. 263 genannten Aralien; die 4 Rindenbündel im Internodium von Calycanthus; die des mittleren der drei concentrischen Bündelkreise im Blattstiele der Linden[2]) u. a. m.

Unregelmässig orientirt, d. h. mit den beiden Theilen weder genau nach aussen noch nach innen sehend, sind viele auf dem Querschnitt zerstreute Bündel in Stämmen und Blattstielen. Zumal solche, welche anastomosiren oder verzweigt sind, zeigen oft Drehungen, welche sie aus der normalen Orientirung gleichsam ablenken, nahe den Verzweigungs- resp. Vereinigungsorten. Beispiele hierfür finden sich in vielen Blattstielen, z. B. Aralia japonica, Aroideen; im Marke von Silaus und anderen p. 263 genannten Umbelliferen; im Innern der Stämme von Aroideen und Pandaneen (vgl. p. 278).

In den Blättern von Typha und Agave americana (p. 317) sind die durch die chlorophyllfreie Mittelschicht verlaufenden Bündel sämmtlich mit dem Gefässtheil nach der Oberseite gewendet; bei den beiderseits an dem Chlorophyllparenchym liegenden sieht der Gefässtheil nach der Blattmitte. Von den in einer Ebene liegenden Längsbündeln in der Blattlamina von Dracaena reflexa ist das mediane normal orientirt, alle übrigen mit dem Gefässtheile diesem, mit dem Siebtheile dem Blattrande zugewendet.

---

1) Nägeli, Beitr. I. 2) Vgl. Frank, Bot. Ztg. 1864, p. 381.

Die Gesammtform des Querschnitts collateraler Bündel ist in der Regel rund oder oblong; in letzterem Falle geht der grössere Durchmesser in der Regel durch die Mitte des Aussen- und Innenrandes. In manchen Monocotyledonen-Stengeln und Blättern geht diese nach verschiedenen Querschnittsradien ungleiche Ausdehnung bis zur starken Abplattung des Bündels von den Seiten her; z. B. Blätter von Scitamineen, Asphodelus luteus, Hemerocallis, Hyacinthus, Pandanus, Laubstengel von Canna u. a. Andere Gestalten sind selten; so der hufeisenförmige Querschnitt der Bündel im Stamme von Osmunda (Fig. 128, p. 290), der ringförmige im Stamme von Botrychium (p. 295) und in den Stielen und Rippen mancher Dicotyledonenblätter, wie denen von Eriobotrya japonica, Veronica speciosa [1], dem Blattstielpolster von Mimosa pudica u. a. In diesen letzteren Fällen ist immer der innere Rand des Ringes nicht nur der Orientirung, sondern auch dem Bau nach der innere des Bündels.

Abgesehen von diesen ringförmigen Bündeln, und abgesehen von den weiter unten zu besprechenden Vereinigungsstellen mehrerer, bildet sowohl das ganze collaterale Bündel als jeder seiner beiden Theile einen annähernd, wenn auch niemals genau monosymmetrischen Körper, dessen Symmetrieebene durch die Mitte des Aussen- und Innenrandes geht. Auch die Anordnung der Elemente in dem Bündel stimmt mit dieser ohngefähren Monosymmetrie überein, wie unten dargestellt werden wird.

Die Zahl der Elemente in einem jeden Theile und die daraus sich ergebende Stärke des Bündels ist nach den Einzelfällen äusserst verschieden: viele saftige, krautige Pflanzen, zumal Monocotyledonen, Wasser- und Sumpfbewohner haben nur eine Gruppe von wenigen — 3—6 Tracheen und einen auf gegen 20 oder weniger Elemente beschränkten Siebtheil; in den Stengeln und Blattstielen vieler Aroideen sinkt die Zahl der Tracheen mancher Bündel auf 2 und 1 [2]; stärkere Bündel monocotyler Pflanzen und vor allem die starken Bündel der oben genannten Filices und der Blätter von dicotyledonen Landpflanzen weisen andrerseits sehr hohe Ziffern auf. Es liegt a priori nahe, ein bestimmtes Verhältniss zu vermuthen zwischen der Grösse der Bündel, zumal ihres Gefässtheils, und ihrer Zahl, und bestimmte Beziehungen beider zu der Grösse der verdunstenden und assimilirenden Laubfläche sowohl wie zu der Stärke der Bewurzelung und der Anordnung der Wurzeln. Eine Menge theils hier, theils in §§ 61—71 angegebene und im Cap. XIV noch zu betrachtende Thatsachen weisen auf dergleichen Verhältnisse hin. Die Vergleichung nächstverwandter, einerseits Wasser, andrerseits Land bewohnender Arten weist bei jenen eine erheblich geringere Ausbildung der Bündel nach — vgl. z. B. Fig. 153 und 154 —, welch letztere bis zum gänzlichen Schwinden des Gefässtheils gehen kann. Um jedoch allgemeine, für mehr als einzelne Erscheinungen gültige Resultate zu erhalten, fehlt es noch an der ausreichenden Grundlage, so dass hier auf die auf der Hand liegenden Verhältnisse nur hingewiesen, aber nicht näher eingegangen werden kann.

Der Bau beider Theile des Bündels, soweit er durch die Zusammenstellung der Gewebearten und ihre in früheren Capiteln besprochenen Eigenschaften

---

1) Areschoug, Om bladets inre byggnad. Lund's Univ. Arskrift, Tom. IV.
2) Vgl. van Tieghem, Struct. des Aroidées, l. c.

zu Stande kommt, soll für die Osmundaceen und Marattiaceen unten bei den concentrischen Farnbündeln (§ 106) noch erwähnt werden. Bei den übrigen collateralen Bündeln, zumal der Phanerogamen wird, wenn dieselben aus mehr als ein paar Elementen bestehen,

a) der Gefässtheil aus Tracheen und (parenchymatischen) Zellen aufgebaut. An seinem Innenrand liegt eine kleine Zahl enger, spiral- oder ringfaseriger Tracheen, welche bei der Differenzirung der Gewebe zuerst entstehen, also Erstlinge zu nennen sind (Protoxylem Russow's). Aus den p. 163 angegebenen Ursachen sind es vornehmlich diese Erstlinge, in welchen bei der erwachsenen Pflanze die Spiralfasern steil gewunden oder ganz verzerrt, die Ringe weit und oft unregelmässig auseinander gerückt sind. Nicht selten werden die Erstlinge selbst durch die Dehnung ihrer Umgebung zusammengedrückt und streckenweise augenscheinlich zerstört. Bei den Coniferen, Equiseten, Ophioglosseen sind die Erstlinge Tracheiden; von den oben, p. 172, als der Gefässe überhaupt entbehrend genannten Pflanzen oder Theilen mag das Gleiche gelten. In den übrigen Fällen werden sie, meist jedenfalls mit Recht, als Gefässe bezeichnet. Genauere Untersuchungen über diese im Grunde wenig wesentliche Unterscheidung sind jedoch gerade für die Erstlingstracheen wenig angestellt werden. Aussen von den Erstlingen folgen weitere Tracheen und zwar je nach den einzelnen im Cap. IV, speciell § 40 angegebenen Fällen Tracheiden oder Gefässe[1]. Ihre Ausbildung erfolgt successive vom Innenrande des Bündels nach aussen fortschreitend und in der Regel wenn die Streckung des Gesammttheils, dem sie angehören, ihrem Ende nahe kommt. Ihre Wandverdickungen sind daher successive dichter gestellt: dichte Spiral- und Ringtracheen, Netz- und Tüpfeltracheen folgen successive und mit allmählichen Uebergängen, oder mit Uebersprungung einer oder der andern Zwischenform von innen nach aussen aufeinander. Für das Vorkommen der einzelnen Verdickungsformen lässt sich jedenfalls als Regel aufstellen, dass es bei den Monocotyledonen meist nur bis zur Ausbildung dichter Faserverdickungen kommt: Ring- und Spiralfasern, Netzfasern, unbehofte Tüpfel- oder Leiterflächen (p. 165, 170). Behofte Tüpfel resp. Leiterspalten kommen hier nur den collateralen Bündeln langlebiger und relativ langsam wachsender Stämme zu, wie denen vieler Palmen, von Arundo Donax, manchen Rhizomen. Für Stamm und Blätter solcher Dicotyledonen, welche kein secundäres Holz bilden, trifft das Gleiche häufig zu, doch finden sich hier, selbst bei relativ kurzlebigen Theilen, wie z. B. den Laubstengeln von Thalictrum flavum, aquilegifolium Ausnahmen. Bei der Mehrzahl der Dicotyledonen und Gymnospermen, welche secundäres Holz bilden, treten die Tracheen mit Hoftüpfeln im Stamme auf, wo sich jenes an die primären Bündel anschliesst (vgl. Cap. XIV), und kommen alsdann auch dem äussern Theile der die Blattstiele und Blätter durchziehenden Bündelstämme zu. Die Elemente dieses Theiles sind in manchen Fällen[2], zumal bei Coniferen, denen des secundären Holzes im Stamme überhaupt in Gestalt und Bau sehr ähnlich; doch ist diese ins Einzelne gehende Uebereinstimmung keineswegs allgemein verbreitet. —

1) Vgl. Details bei Caspary, l. c.
2) Vgl. Frank, Bot. Ztg. 1864, p. 167, 393.

Mit der von innen nach aussen zu sich ändernden Wandstructur nimmt die Weite der Tracheen im Vergleich mit jener der Erstlinge zu; und zwar je nach den Einzelfällen allmählich oder sprungweise, stetig oder so, dass auf weitere wiederum engere folgen.

Bei sehr kleinen, nur ein paar Tracheen führenden Bündeln bilden jene eine weiterer Beschreibung nicht bedürftige, wenn auch nach Einzelfällen verschiedene Gruppe. Grössere, aus zahlreichen Elementen bestehende Bündelstämme zeigen dagegen sowohl in der Anordnung als in der successive sich ändernden Weite bemerkenswerthe Verschiedenheiten.

Die collerateralen Bündelstämme der meisten Dicotyledonen und Gymnospermen zeigen die Tracheen in von innen nach aussen laufende Reihen geordnet, welche seitlich einander berühren oder durch Reihen ungleichnamiger Elemente getrennt sind. Die Tracheen werden in jeder Reihe nach aussen zu allmählich weiter und erreichen bei stärkern Bündeln bald eine in der ganzen Region gleichbleibende Durchschnittsgrösse (Fig. 157, 158, 183). In den grossen Bündeln mancher Dicotyledonenblätter nimmt die Weite der Elemente erst successive zu und sinkt dann wieder auf eine weiter nach aussen gleich bleibende Durchschnittsgrösse, z. B. Blätter von Camellia, Ilex, Rosmarinus, Eucalyptus-Arten u. a. m. Die Differenz zwischen den engsten und den weitesten Elementen ist in allen diesen Fällen eine, zumal im Vergleich zu vielen Monocotyledonen mässige, sie beträgt das 2—3fache oder noch weniger; auch die absolute Grösse der Tracheen ist mässig, in den Blättern sind sie meist sehr eng, die durchschnittliche Weite der Tracheiden und Fasern des secundären Holzes bei weitem nicht erreichend. Vgl. die Grössenangaben im § 40 und Cap. XIV.

In den stärkern Bündeln der Monocotyledonen sind andere Verhältnisse Regel. In den meisten Fällen bilden hier die Tracheen im Querschnitt zwei Hauptreihen, welche wie die Schenkel eines V divergiren. In dem Schnittpunkte der beiden Schenkel oder nach innen von demselben liegen die Erstlinge; die Enden jener werden gewöhnlich von einer die Erstlinge an Weite vielmals übertreffenden Trachee mit dicht spiralfaseriger oder eng netzfaseriger Wand eingenommen, welche entweder das Ende einer continuirlichen oder unterbrochenen Reihe successive weiterer einnimmt, oder plötzlich, sprungweise auf viel engere folgt. In der Mitte zwischen beiden Schenkeln liegen entweder keine Gefässe, es kann hier selbst der ganze Siebtheil eingeschlossen sein, wie im Laubstengel von Asparagus[1], Tamus communis; oder die Mitte wird eingenommen und mehr oder minder ausgefüllt von einer Gruppe relativ enger, dicht netzförmiger oder getüpfelter Gefässe, wie z. B. bei Gräsern (Fig. 151) und diese Gruppe kann sich selbst über den äussern Rand der grossen Tracheen an den Enden der Schenkel ausbreiten (Fig. 147). In den oben erwähnten seitlich abgeplatteten Monocotyledonen-Bündeln liegen die Tracheen in einer unterbrochenen einfachen oder streckenweise mehrfachen, von innen nach aussen gehenden Reihe. In dieser pflegt auf einen oder wenige enge Erstlinge nach aussen eine einzelne oder wenige Tracheen von beträchtlicher Weite zu folgen, z. B. eine sehr grosse Spiraltracheide im Blattstiel von Musa[2], Canna etc.; weiter nach aussen keine Tracheen mehr, z. B. im Blatte von Pan-

1) v. Mohl, l. c. Tab. G.

2) v. Mohl, l. c. Tab. G, Fig. 3.

danus[1]), oder einige relativ sehr enge, z. B. Musa, Canna, Heliconia u. a. m. Auch die breiten, nicht seitlich abgeplatteten Bündel im Stamme mancher Palmen, zumal Calamus[2]), zeigen das gleiche Verhalten; bei Calamus folgt auf einige enge Spiralgefässe ein einziges colossal weites Tüpfelgefäss (vgl. p. 176), weiter nach aussen keine anderen.

Die angegebenen Erscheinungen verursachen den charakteristischen, zumal im Querschnitt hervortretenden Habitus der meisten Monocotyledonen-Bündel. Sie kommen auch solchen Angehörigen dieser Classe zu, welche sich, wie die Dioscoreen, bezüglich der Anordnung der Bündel abweichend von den übrigen verhalten (vgl. p. 286). Sie sind jedoch einerseits weder auf Monocotyledonen beschränkt, indem die Bündel bei Ranunculus- und besonders Thalictrum-Arten der für Monocotylen erstbeschriebenen, die von Nelumbium der zweiten Form angehören oder sich nahe anschliessen; noch kommen sie selbst in den Monocotyledonenfamilien, in welchen sie vorherrschen, allgemein verbreitet vor. Der Querschnitt durch die Bündelstämme im Laubstengel von Fritillaria imperialis, im Blatte von Phormium tenax[3]) z. B. zeigt eine (nach aussen verbreiterte) dreieckige Gruppe mässig weiter und nach aussen zu wenig an Grösse zunehmender Tracheen von der regulären Beschaffenheit resp. Succession der Wandstructur. Die stärkeren Bündelstämme im Blatte von Yucca filamentosa — von welchen die schwächern nur durch Zahl und Grösse der Elemente verschieden sind — zeigen einen starken, im Querschnitt breit dreieckigen Gefässtheil, in welchem auf die Erstlinge eine ebenfalls breit dreieckige Gruppe mässig und untereinander ziemlich gleich weiter Spiralgefässe mit eng gewundener Faser folgt. Aussen schliesst sich an diese Gruppe unmittelbar an eine aus ohngefähr 4 Querreihen lückenlos verbundener engerer Netz- und Tüpfelgefässe bestehende Zone, welche anderseits an den Siebtheil grenzt. —

Die unten noch zu besprechenden Bündel der Equiseten stimmen in der Anordnung ihrer Tracheen mit den zweischenkeligen der Monocotyledonen im Wesentlichen überein. —

Die Anordnung der parenchymatischen Zellen des Gefässtheils ergibt sich zum grössten Theil aus der für die Tracheen angegebenen. Bei den Bündeln mit vielreihigen Tracheen bilden sie zwischen diese eingeschobene ähnliche Reihen von der Gestalt schmaler, langer Markstrahlen, um welche die Tracheenzüge der Länge nach leicht undulirt verlaufen, abwechselnd sich von einander entfernend und an den Enden der Zellreihen einander berührend. Bei den Monocotylen-Bündeln mit minder regelmässiger Reihenordnung bilden sie zwischen den Tracheen einzelne Längsreihen oder verschieden gestaltete Gruppen. Die Zellen selbst sind in verschiedenem Grade längsgestreckt, mit horizontalen oder schrägen Enden, ihre Wände zart oder erheblich verdickt und verholzt; in letzterem Falle ist ihre Unterscheidung von Tracheiden oft schwierig.

b) Der Siebtheil der collateralen Bündel besteht aus Siebröhren und aus zartwandigen, gestreckt prismatischen Zellen, für welche Nägeli's Bezeich-

1) v. Meyen, Phytotomie, Taf. VIII. 2) v. Mohl, l. c. Tab. D, F.
3) v. Mohl, l. c. Tab. G.

nung Cambiformzellen zu reserviren ist. Hinsichtlich des specielleren Baues sind drei, nicht gleichmässig bekannte Fälle auseinander zu halten.

1. Bei den genauer untersuchten Monocotyledonen (z. B. Gräsern, Fig. 150, welchen sich auch die Equiseten anzuschliessen scheinen) und nicht minder bei sehr vielen Dicotyledonen: Ranunculaceen, Umbelliferen (Foeniculum u. a.), Vitis, Aristolochia, auch Cucurbita u. a. m. zeigt der Querschnitt des Siebtheils die seit Moldenhawer und Mohl's Palmenanatomie bekannten zweierlei Maschen: weitere, polygonale, die Querdurchschnitte der Siebröhren, und engere, quadratische oder rechteckige, oder manchmal schmal und schief viereckige, die Querschnitte der Cambiformzellen. Letztere stehen zwischen den Siebröhren einzeln, in verschieden regelmässiger Vertheilung, derart, dass durchschnittlich jede Siebröhre mit einem Theil ihrer Seitenwände an eine andere, mit einem anderen Theil an eine Cambiformzelle grenzt. Der Länge nach verfolgt, bilden die Cambiformzellen zwischen den Siebröhren diesen parallele Reihen. Sie sind, einzeln betrachtet, in der Regel kürzer, selten so lang wie die Siebröhrenglieder. Sowohl nach der Anordnung auf dem Querschnitt als bei Verfolgung in der Längsrichtung hat es vielfach den Anschein, als ob die Cambiformzellen mit den Siebröhrengliedern aus einer Mutterzelle entständen, derart, dass sich diese der Länge nach theilt in eine zum Siebröhrengliede werdende Tochterzelle und eine andere, welche entweder ungetheilt zur Cambiformzelle oder durch Querwände in mehrere dieser getheilt wird [1]). Doch sind hierüber noch genauere Untersuchungen anzustellen. Die Cambiformzellen haben zarte unverholzte Cellulosewände und feinkörnigen Protoplasmakörper mit längsgestrecktem Zellkern. Ueber den Bau der Siebröhren ist dem im V. Capitel Gesagten hier nichts hinzuzufügen.

2. Bei manchen, vielleicht zahlreichen Dicotyledonen, z. B. im Blattstiel von Olea europaea (Fig. 156), im Stengel von Lobelia-Arten, Crassulaceen, Cacteen [2]), manchen, zumal succulenten Euphorbien wie E. Caput Medusae zeigt der Querschnitt des Siebtheils zwischen weiteren zartwandigen Elementen zahlreiche oder spärliche Gruppen viel engerer, die einzelne Gruppe nach Grösse und Anordnung manchmal den Anschein gewährend, als sei sie aus der Längstheilung eines der weiten Elemente hervorgegangen. Soweit die Untersuchungen reichen, sind hier die engen Elemente Siebröhren oder solche nebst engen Cambiformzellen; die weiten sind Zellen, mag man dieselben Cambiform oder einfach Parenchym nennen. Eingehendere und ausgedehntere Untersuchungen über diese gewöhnlich mit dem Namen Cambiform oder Weichbast kurz abgefertigten Elemente fehlen. In den oben mehrerwähnten starken Bündeln dicotyler Blattstiele und Rippen setzen sich die markstrahlartigen Parenchymreihen aus dem Gefässtheil direct nach aussen in den Siebtheil fort, in diesen zwischen im Querschnitt unregelmässig engmaschigen, ohne Zweifel die Siebröhren enthaltenden Gewebestreifen verlaufend.

3. In den primären Bündeln der Coniferen, speciell der Blätter, wo der im Stamme bald hinzutretende secundäre Zuwachs nicht stört, auch in den grossen Bündeln des Blattes von Welwitschia, zeigt der Querschnitt des Sieb-

1) Vgl. Vöchting, Melastomeen, p. 16.
2) Vgl. Vöchting, Rhipsalideen, l. c. Tab. 52.

theils regelmässige Reihen gleichartiger Elemente, mit weichen, sehr stark quellbaren Membranen. Sie sind theils allein vorhanden (Fig. 63, 157), theils läuft zwischen ihren Reihen hie und da eine einzelne aus relativ grossen Parenchymzellen bestehende, z. B. im Blatte von Dammara alba. Die Gesammtgestalt jener regelmässig gereihten weichen Elemente ist langgestreckt prismatisch. In wie weit sie Siebröhren oder Cambiformzellen sind, ist unentschieden. —

Die Ausbildung der Elemente des Siebtheils collateraler Bündel beginnt an dem Aussenrand und schreitet gegen den Gefässtheil zu fort, also in umgekehrtem Sinne wie in diesem, centripetal, wenn sie in letzterem centrifugale Richtung einhält. In der Mitte des Bündels, an der Grenze zwischen beiden Theilen, kann noch lebhafte Meristemtheilung sein, wenn die Elemente des Aussen- und Innenrands fertig differenzirt sind.

Die äussersten, erstentwickelten Elemente des Siebtheils (Protophloem Russow's) sind von den folgenden oft ausgezeichnet durch geringere Weite und dickere, anscheinend gelatinöse Wände; ihrer Qualität nach sind sie jedoch in den hier in Rede stehenden, genauerer Untersuchung zugänglichen Fällen theils Siebröhren, theils Cambiformzellen. In stärkern Bündeln werden sie, in Folge der Dehnung ihrer Umgebung, nicht selten von innen nach aussen zusammengedrückt, unter anscheinender Quellung ihrer Wände und bis zur Obliteration ihrer Lumina — eine Erscheinung, welche an den alten Siebröhren und Cambiformzellen im secundären Baste weit ausgiebiger eintritt (vgl. Cap. XV).

Die Grenze zwischen Sieb- und Gefässtheil ist durch den Contrast zwischen den einerseits zarten und unverholzten und andrerseits characteristisch verdickten und verholzten Membranen in den meisten Fällen im allgemeinen scharf gezeichnet. Die Elemente, welche sie auf der Seite des Siebtheils bilden, haben wohl immer die Eigenschaften von Cambiformzellen, es ist nicht bekannt, dass eine Siebröhre direct an eine Trachee grenzt. In den starken Bündeln der weitaus meisten Dicotyledonen bleiben auf dieser Grenzfläche die Zellen lange theilungsfähig und ihre Theilungen erfolgen, wenn in der Peripherie die Gewebedifferenzirung einmal begonnen hat, vorwiegend in tangentialer, dem Aussenrande paralleler Richtung. Die Grenze ist durch die hiernach bestimmte radiale und tangentiale Reihung der Zellen in der bezeichneten Zone auch dann ziemlich scharf bestimmt, wenn die Theilung thatsächlich früh erlischt. Bei den Dicotyledonen- und Gymnospermen-Stämmen mit secundärem Dickenzuwachs verbleibt die Theilungsfähigkeit jener Grenzzone, diese wird ein Theil, resp. ein Ausgangspunkt des Cambiumrings (Cap. XIV). Bei den übrigen Bündeln findet das Erlöschen der Theilungen mit der gesammten Gewebedifferenzirung in jedem Querabschnitt frühzeitig statt und in dem Maasse als dies geschieht ist die radial gereihte Grenzschicht undeutlich. Es ist daher auch, zumal bei Monocotyledonen, um so weniger möglich, eine überall scharfe Grenze zwischen Sieb- und Gefässtheil festzustellen, je weniger zahlreich und dicht gestellt die verholzten Elemente in letzterem sind.

Der vorstehend angewendete Namen Cambiform ist zuerst von Nägeli (Beitr. I, p. 4) angewendet worden. Für den aus zartwandigen, längsgestreckten und eine Zeit lang in Längstheilung begriffenen Meristemstrang, aus welchem sich ein Gefässbündel ausbildet, gebraucht Nägeli den überkommenen, allerdings vieldeutigen Namen Cambium, welchen

Sachs neuerdings durch Procambium ersetzt hat. Das aus jenem Cambium hervorgegangene und in Dauerzustand getretene Gewebe des Siebtheils, dessen Elemente denen jenes Cambiums durch ihre gestreckte Form und ihre Zartwändigkeit derart ähnlich sind, dass sie von Früheren geradezu mit ihnen identificirt wurden, nennt Nägeli nun insgesammt das Cambiform, d. h. cambiumähnliche. Die derzeitigen Kenntnisse ergeben die Nothwendigkeit, die Siebröhren als distincte Gewebeart aus dem Nägeli'schen Cambiform auszuscheiden. Der einmal vorhandene Name bleibt daher übrig für ihre characteristischen Begleiter und kann auf diese um so mehr angewendet werden, als er selbst seinem Wortlaute nach für sie auch dann grossentheils passt, wenn dem Worte Cambium seine unten, im XIV. Capitel zu bezeichnende ursprüngliche und von der oben genannten verschiedene Bedeutung wiedergegeben wird.

Der Bau des Siebtheils der collateralen Gefässbündelstämme wurde in vorstehenden Paragraphen dargestellt zunächst auf Grund der zur Zeit zahlreich vorliegenden Untersuchungen an solchen Objecten, bei welchen die Grösse der in Frage kommenden Gewebeelemente eine klare und sichere Einsicht gestattet. Es wurde auch schon sub 2. und 3. hervorgehoben, dass in bestimmten Fällen Verschiedenheiten von dem unter 1. beschriebenen Typus vorkommen und Zweifel über den Bau bestehen. Es gibt ausser jenen bestimmt characterisirten Fällen sehr viele andere, zumal kleinere Gefässbündel betreffende, für welche wir vom Bau des Siebtheils nicht mehr wissen als dass er aus zartwandigen engen und langgestreckten Elementen besteht, von deren genauer Untersuchung ihre Zartheit und Kleinheit und die bei der Präparation hinderliche Quellbarkeit ihrer Wände abschreckt. Wo es bisher gelungen ist, diese Schwierigkeiten zu überwinden, da hat sich der beschriebene Bau immer herausgestellt; von den mit relativ grossen, leicht übersichtlichen bis zu anderen mit äusserst zarten und schwierigen Elementen versehenen Fällen führt eine ununterbrochene Uebergangsreihe. Gründe, welche einen wesentlich andern Bau anzunehmen nöthigten, liegen nirgends vor. Ich glaube daher den beschriebenen Bau für alle hier in Rede stehenden Gefässbündelstämme um so mehr angeben zu sollen, als es ja, wie schon p. 191 bemerkt wurde, noch nicht lange her ist, dass man die grössten Siebröhren klar erkannte, und bezweifle nicht, dass fernere Untersuchungen, welche auf alle Fälle Noth thun, das Gesagte bestätigen werden.

In dem Gefässtheile mancher collateraler Bündel tritt ein dem Verlaufe des ganzen Bündels folgender Intercellulargang auf, und zwar entweder an oder in dem im übrigen persistirenden Gefässtheile, oder indem dieser zwar ursprünglich angelegt wird, die Tracheen aber bei der Streckung der Theile zerstört und rückgebildet werden.

Bei zahlreichen Monocotyledonen, den Equiseten und einigen dicotyledonen Wasserpflanzen wird an der von den Erstlingstracheen eingenommenen Innenseite des Bündels, durch peripherische Dehnung der umgebenden Zellen, also schizogen (p. 209) ein Gang gebildet, während die äussere Partie des Gefässtheils zu vollständiger Ausbildung kommt und persistirt. Die Trennung des ursprünglichen Gewebezusammenhangs geht an der Wand der Erstlingstracheen her, diese sitzen der Wand des Ganges an, können bei beträchtlicher Erweiterung desselben seitlich von einander entfernt werden, und da die Trennung meist vor vollendeter Streckung der Theile erfolgt, werden sie zugleich in der Längsrichtung verzerrt und bis auf die der Gangwand anhaftenden Verdickungsfasern zerstört. Häufig betrifft dieser Process Ringtracheen, deren Ringe alsdann bei starker Streckung auf weite Distanzen auseinander gerückt werden. Der Gang erreicht verschiedene, einerseits der eines mässigen Gefässes, andrerseits dem Querschnitt des ganzen persistirenden Theils gleichkommende Weite. Die bei seiner Bildung activen Zellen erfahren bei stärkerer Erweiterung, auf den Gang bezogen, radiale Theilungen und bleiben in der Regel zartwandig.

Der Inhalt dieser Gänge ist, mit Ausnahme einiger unten zu nennender submerser Pflanzen, Luft.

Sämmtliche collaterale Bündel der Equisetenstengel zeigen einen relativ weiten Gang an der Innenseite des Gefässtheils. Die gleiche Erscheinung findet sich sehr verbreitet in den Laubstengeln (Halmen) und Blättern zahlreicher Monocotyledonen, aber nicht in den Rhizomen derselben. So in den Stengeln von Hydrocharis, Butomus, Sagittaria, Alisma, Juncaceen, Xyris, Cyperaceen, Acorus Calamus, Leucojum, Commelineen (Tradescantia albiflora, zebrina, Lyonii)[1]. Wie die Namen angeben, sind die meisten dieser Pflanzen, aber nicht alle, Wasser- und Sumpfbewohner. Die Erscheinung kommt übrigens oft nicht allen Bündeln desselben Theils zu; die kleinen Bündel im Blatt und Scapus von Acorus Calamus haben z. B. keinen, die grösseren einen sehr weiten Gang; und ferner zeigen nahe verwandte und in der Lebensweise conforme Pflanzen, z. B. Gräser, Cyperaceen, Commelineen, vielfach verschiedenes Verhalten bezüglich der Weite des Gangs, seines Vorhandenseins oder Fehlens. — Von Dicotyledonen gehören hierher nur einige Wasserpflanzen, nämlich ausser den unten zu nennenden die Wasserranunkeln und Nelumbium. Beide haben einen Gang an der Innenseite der grössern Gefässbündel des Stammes, nicht der kleineren.

Bei einer Anzahl Wasserpflanzen geht der beschriebene Process bis zur vollständigen Zerstörung des ganzen Gefässtheils. Dieser wird in früher Jugend angelegt in Form weniger oder eines Bündels zahlreicher enger Ringtracheiden, welche mit der Streckung des Theiles sämmtlich sowohl seitlich von einander getrennt als auch der Länge nach zerrissen werden. Die unscheinbaren getrennten Ringe oder Ringstücke bleiben der Wand des Ganges anhaften, der meist stark entwickelte Siebtheil des Bündels persistirt allein. Der Inhalt dieser Gänge ist, soweit die Untersuchungen reichen, Wasser. Hierher gehören die Blattspurbündel der Internodien von Potamogeton natans und Verwandten — in den stammeigenen Bündeln derselben und in den Knoten persistiren die Tracheen —, die Bündel der Blatt- und Blüthenstiele der Nymphaea-, Nuphar-Arten, der Brasenia peltata[2]. In manchen Bündeln letztgenannter Pflanzen persistirt ein Theil der Gefässe, sie gehören also in die vorige Kategorie; in den Rhizomen derselben kommen keine Gefässbündelgänge vor. — Ueber die sich hier anschliessenden Erscheinungen in den nicht collateralen Bündeln anderer Wasserpflanzen vgl. § 110.

Eine von der beschriebenen einigermassen verschiedene Bildung von Gängen tritt in den Bündeln der Blüthenschäfte, Blattstiele und Blätter von Aroideen[3] auf, zumal solchen mit eingeschlechtigen Blüthen, wie Colocasia, Caladium, Richardia. In dem Gefässtheil werden zwischen zarten, engen Zellen nur wenige Tracheiden gebildet, im Querschnitt 2—4; sie sind langgestreckt und Gefässen ähnlich zu Längsreihen übereinander gestellt. Eine von diesen Reihen wird, nach van Tieghem's Darstellung anscheinend passiv, zu einem weiten, von schmalen Zellen umringten Gange ausgedehnt unter streckenweisem Schwinden ihrer Wandverdickungen. Die sehr schrägen, faserig verdickten

1) Vgl. Frank, Beitr. l. c. p. 138.

2) Vgl. Caspary, Berlin. Monatsber. 1862, l. c. — Trécul, Ann. sc. nat. 4. Sér. Tom. I, 151.

3) Duchartre, Recherches sur la Colocase, Ann. sc. nat. 4. Sér. XII. — Unger, Beitr. z. Physiol. d. Pfl. Wiener Acad. Sitzgsber. Bd. XXVIII, 111. — de la Rue, Bot. Ztg. 1866, 816. — van Tieghem, Struct. des Aroidées, l. c.

(unperforirten?) Endflächen, mit welchen die Glieder aufeinandersitzen, persistiren; auf Querschnitten erscheint daher der Gang oft durch eine Scheidewand in 2 ungleiche Abschnitte getheilt. Die übrigen, theils innen theils aussen von den dilatirten gelegenen Tracheiden bleiben eng und zart, ring- oder spiralfaserig verdickt.

Die Gänge sind im Scapus und Blattstiel um so weiter, je mehr von der Peripherie entfernt, die äussersten Bündel haben an ihrer Stelle nur eine enge Tracheidenreihe. Sie gehen mit den Bündeln in die Lamina des Blattes bis in den dicken Strang, zu welchem sich dieselben in der Blattspitze vereinigen, hier zahlreich dicht neben einander liegend und die mehrfach beschriebenen, wasserführenden Canäle der Aroideenblätter darstellend. Sie werden auch in den Blättern von einigen nicht dilatirten Tracheidenreihen begleitet, an welche sich überall, auch im Stiele, quere Anastomosenästchen ansetzen.

Auf dieselbe Art, wie bei den Aroideen, kommt nach Frank[1]) in den stärkeren Bündeln des Blattes von Sparganium ramosum ein weiter Gang zu Stande. — Der Inhalt der Gänge ist Luft und wässerige Flüssigkeit, bei den Aroideen streckenweise auch gerbstoffreicher Milchsaft. Vgl. S. 196. —

Die Scheiden collateraler Bündel bestehen entweder aus einfachen Parenchymzellen oder, selten, aus der als Endodermis beschriebenen Form; oder endlich, wohl bei der Mehrzahl collateraler Bündelstämme, aus Strängen sklerenchymatischer oder collenchymatischer Fasern, welche die Bündel begleiten, sei es als ein das ganze Bündel rings umgebendes Rohr, sei es als Strang, welcher den Umfang des Bündels theilweise umgibt; selten alsdann ausschliesslich oder vorzugsweise den Gefässtheil, meistens den Siebtheil oder nur dessen Aussenrand. Diese Scheiden und begleitenden Stränge sind von dem Gefässbündel selbst zu sondern und in den folgenden Capiteln zu betrachten. Hier ist nur hervorzuheben, dass die aus Sklerenchymfasern bestehenden nicht selten unmittelbar an die Elemente des Bündels angrenzen, ihre eigenen Elemente selbst zwischen diese einschieben können, so dass die Abgrenzung, zumal auf Querschnitten, undeutlich, die Anordnung der specifischen Theile des Gefässbündels manchmal in eigenthümlicher Form beeinflusst wird.

Ein allmählicher Uebergang der Sklerenchymelemente der Scheide in die Zellen des Gefässtheils findet sehr häufig da statt, wo die letzteren mit stark verdickten und verholzenden Membranen versehen sind, z. B. bei derben Monocotyledonenbündeln (Fig. 150).

Gegen den Siebtheil ist die Sklerenchymscheide meistens sehr scharf abgegrenzt; dieser liegt als gleichförmig-zartwandige Gewebemasse zwischen ihr und dem Gefässtheile. Selten kommt es vor, dass auch hier das Sklerenchym der Scheide tief in den Siebtheil eindringt und sich fortsetzt bis zu den derbwandigen Zellen des Gefässtheils. In dem Stamme von Rhapis flabelliformis haben die meisten Bündel einen im Querschnitt etwa halbmondförmigen Siebtheil, welcher umgeben wird von einer dicken, ein nach aussen gewaltig vorspringendes Faserbündel bildenden Scheide; um den kleinen, aus wenigen Gefässen und diese umgebenden dickwandigen Zellen bestehenden Gefässtheil ist die Scheide schwach oder gar nicht entwickelt. An einzelnen der inneren Bün del geht von

1) Beitr. p. 137.

ihr aus ein etwa 3 Schichten starker leistenartiger Fortsatz bis zu den derbwandigen Zellen des Gefässtheils mitten durch den Siebtheil, diesen in zwei symmetrische Hälften spaltend. Weit auffallender tritt wesentlich die gleiche Erscheinung auf im Stamme von Calamus. Der Gefässtheil zeigt, wie schon p. 336 angegeben wurde, immer einige enge Spiralgefässe, aussen von diesen ein sehr grosses Tüpfelgefäss, rings um und zwischen denselben derbwandige längsgestreckte Zellen. Bei den kleineren peripherischen Bündeln liegt aussen von dem Tüpfelgefäss, umgeben von einer mächtigen um den Gefässtheil fortgesetzten Faserscheide der einfache, im Querschnitt halbmondförmige Siebtheil. Bei den meisten Bündeln ist dieser durch einen breiten, bis an das Tüpfelgefäss reichenden Fortsatz der Scheide in zwei rechts und links von dem Tüpfelgefäss gelegene Abschnitte getrennt, jeder von diesen besteht aus einigen, in eine dem Gefässumfang parallele Reihe gestellten, grossen Siebröhren (vgl. p. 183) mit den sie begleitenden Cambiformzellen. Auch diese Reihe kann abermals durch Sklerenchym unterbrochen sein, so dass einzelne Siebröhren mit ihren Begleitzellen isolirt in dem Scheidensklerenchym stehen. —

In dem erwachsenen Blatte von Pandanus-Arten scheint auf den ersten Blick auch in den starken Längsbündeln der Siebtheil ganz zu fehlen, ein starker, schmaler Sklerenchymfaserstrang an seiner Stelle unmittelbar an den Gefässtheil zu grenzen[1]). Genauere Untersuchung zeigt zwischen den Sklerenchymfasern einzelne Siebröhren. In jüngeren Bündeln sind sie leichter aufzufinden — vielleicht auch zahlreicher — es scheint, als ob hier wie in anderen Bündeln in der Jugend vorhandene Siebröhren später durch die angrenzenden Zellen verdrängt und unkenntlich gemacht würden, was noch zu untersuchen ist.

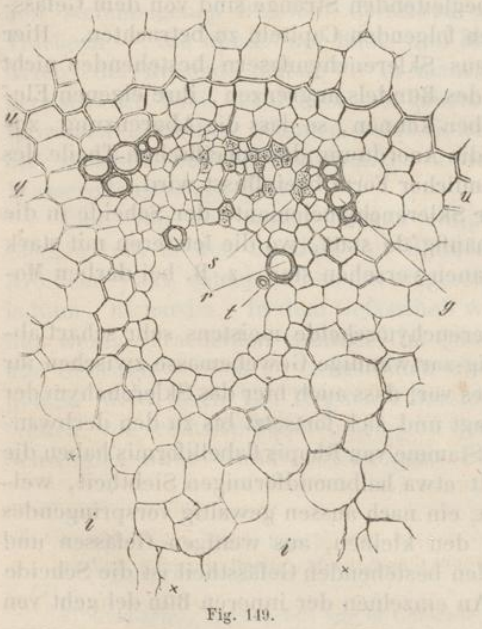


Fig. 149.

Da die dem Gefässbündel angehörigen und angrenzenden Theile thatsächlich im Zusammenhang miteinander zu betrachten sind, erscheint es zweckmässiger, einige auf collaterale Bündel bezügliche Abbildungen hier schliesslich zusammenzustellen und mit Bezugnahme auf die obigen Paragraphen zu erläutern, als dieselben den vorstehenden Darstellungen der einzelnen Theile einzuschalten.

Fig. 149. Querschnitt durch ein erwachsenes Internodium von Equisetum palustre (145). *u* Endodermis, *i* axiler Luftkanal, bei *x* Membranreste geschrumpfter Markzellen. In der Mitte ein von Parenchym, ohne distincte Scheide umgebenes Gefässbündel. Am Innenrande des Gefässtheils liegt ein weiter Intercellulargang, in welchen die Buchstaben *r*, *t*, *s* eingeschrieben sind. *t* ein der Wand anhaftendes Ringstück von der Membran einer grösstentheils zerstörten Erstlings-Tracheide. *r* persistente Ringtracheiden.

1) Vgl. Meyen, l. c. (p. 336). — v. Tieghem, Ann. sc. nat. 5e Sér. VI, 197.

g Gruppen der zuletzt ausgebildeten, ebenfalls bleibenden Ring- und Netztracheiden, von der Umgebung ausgezeichnet durch die Schattirung der Wände. *s* der Siebtheil; die weiteren Lumina in demselben gehören den Siebröhren an (vgl. p. 198), die engeren, zum Theil körnig punktirten den Cambiformzellen. Die doppelt contourirten Streifen an dem Aussenrande des Siebtheils, innen von der auf *u* folgenden Zellschicht deuten die collabirten Erstlinge des Siebtheils (Protophloem) an.

Fig. 150 und 151 stellen zwei Querschnitte durch ein Blattspurbündel von Zea Mais, an verschiedenen Orten seines Verlaufs, dar. — Fig. 150 (550), aus Sachs' Lehrbuch, aus

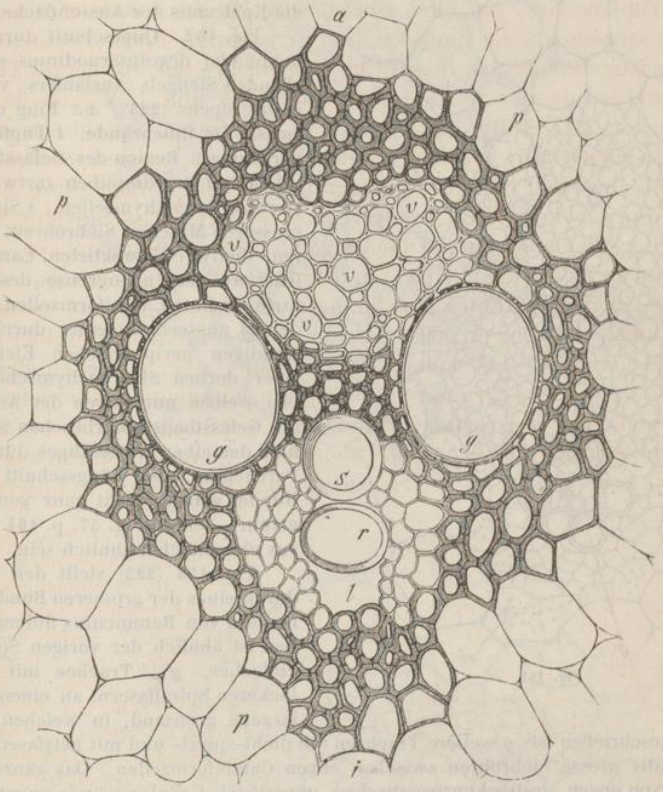


Fig. 150.

dem Stengel. *g—g*, *s*, *r*, *l* der Gefässtheil, *v* der Siebtheil. In letzterem bezeichnen *v*, *v* die Siebröhren, zwischen welchen die engeren Cambiformzellen regelmässig vertheilt stehen; im Aussenrande des Siebtheils seine engeren dickwandigen Erstlinge. Am Innenrande des Gefässtheils ein Intercellulargang, *l*, aussen begrenzt von dem Ring *r* eines durch die Längsstreckung theilweise zerstörten ersten Ringgefässes. *s* Spiralgefäss. *g*, *g* grosse (unbehoft) getüpfelte oder eng-netzförmige Gefässe. Zwischen dem Siebtheil und *s*, *g* und *g* eine quere Gruppe enger Tüpfelgefässe. Rings um das Bündel geht eine aus sklerotischen verholzten Elementen bestehende Scheide; *p*, *p*, aussen von dieser, dünnwandiges Parenchym. — *a* Aussenrand, *i* Innenrand des ganzen Stranges. — In der Blattlamina und dem obern Theile der Blattscheide sind die Bündel denen in Fig. 150 ähnlich, wenn auch durchschnittlich kleiner.

Fig. 151 (445) ist dagegen von der Durchtrittsstelle des Bündels durch den basalen Theil der Blattscheide einer jungen Pflanze. Das Bündel selbst, dessen Gefässgruppe bei *g*, ist in allen Theilen kleiner als das der vorigen Figur, im übrigen, wie ohne Erklärung

deutlich, diesem ähnlich, auch in Bezug auf die feineren, in der Abbildung nicht dargestellten Structurverhältnisse. Rings um das ganze Bündel geht aber hier eine einschichtige, aus zarten, im Querschnitt fast quadratischen Parenchymzellen bestehende Scheide. Aussen von dieser, und durch sie von dem Siebtheil getrennt, der dicke Collenchymstrang *sc*. — *st* ist die diesen und das Bündel umringende amylumreiche Parenchymschicht (Stärkeschicht, § 122), *e—e* die Epidermis der Aussenfläche. —

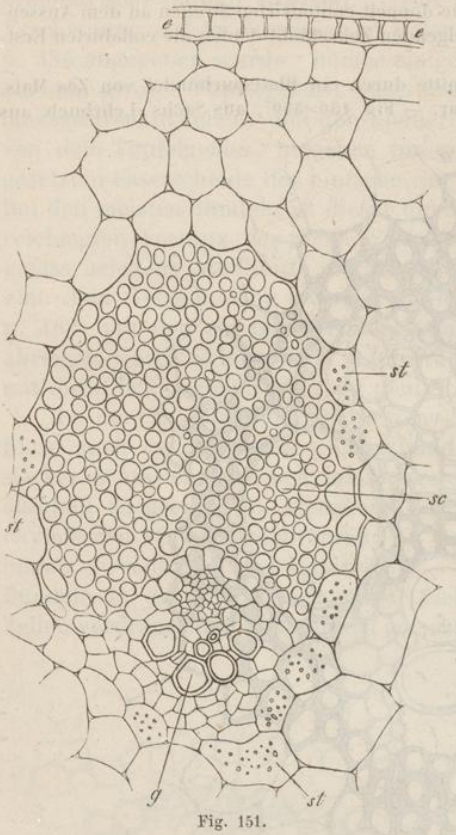


Fig. 151.

Fig. 152. Querschnitt durch ein Gefässbündel des Internodiums eines kriechenden Stengels (Ausläufers) von Ranunculus repens (225). *xx* Ring und Spiralgefässe am Innenrande. *t* Tüpfelgefässe in der äussern Region des Gefässtheils; zwischen und um dieselben zartwandige, gestreckte Parenchymzellen. *s* Siebtheil, die grösseren Maschen Siebröhren, die kleineren, theilweise punktirten, Cambiformzellen. An der Innengrenze des Siebtheils zarte gereihte Cambiformzellen. Das Bündel ist ausserhalb seiner durchweg zartwandigen peripherischen Elemente von einer derben Sklerenchymscheide umgeben, welche nur neben der Aussengrenze des Gefässtheils unterbrochen ist. Ausserhalb derselben grosszelliges dünnwandiges Parenchym. Der Längsschnitt durch das Bündel würde, nicht ganz genau median geführt, dem in Fig. 57, p. 164 von Saururus abgebildeten ähnlich sein.

Fig. 153 (225) stellt den Querschnitt durch eines der grösseren Bündel im Internodium von Ranunculus fluitans dar. Der Bau ist ähnlich der vorigen Species, aber einfacher. *g* + Trachee mit Ring- und lockeren Spiralfasern, an einen Intercellulargang grenzend, in welchen der Buchstabe eingeschrieben ist; *g* weitere Tracheen mit dicht-spiral- und mit netzfaseriger Wand. *s* fünf relativ grosse Siebröhren zwischen engen Cambiformzellen. Das ganze Bündel ist umgeben von engen, gestreckt prismatischen, unverholzte Cellulosewände zeigenden Zellen, welche nach aussen zu allmählich in grosszelliges amylumreiches Parenchym übergehen. Von der mit *u* bezeichneten ringsum gehenden Schicht blieb es zweifelhaft, ob sie an ihren, auf das Bündel bezogen, radialen Wänden eine Andeutung von Endodermstructur besitzt.

Fig. 154 und 155, vom fertig gestreckten hypocotylen Gliede von Ricinus communis, aus Sachs' Lehrbuch, stellen die bei Dicotyledonen vorwiegend häufige Form des Bündels mit radial gereihtem Gefässtheil dar, zugleich mit den Anfangsstadien des hier an die Bildung des primären Bündels sich unmittelbar anschliessenden secundären Dickenzuwachses. In dem Querschnitt Fig. 154 sind *g*, *t*, *t* die mit derbwandigen Zellreihen abwechselnden Gefässreihen, am innern Rande des Bündels mit den — durch die dicken, schattirten Wände kenntlichen — Erstlingen beginnend. *t* engere, *g* weitere Tüpfelgefässe. *y* Siebtheil, aus Siebröhren, Cambiform und zartem Parenchym bestehend, an seiner Aussengrenze, bei *b*, drei Sklerenchymfaserbündelchen. An der Grenze zwischen Gefäss- und Siebtheil hat, durch tangentiale Zelltheilungen, die Bildung der Cambium- und secundären Zuwachszone (*c*, *c*) begonnen und sich von den Seiten des Gefässbündels aus über die (Markstrahl-) Parenchymzone *cb*, *cb* fortgesetzt; vgl. Cap. XIV. — *m* Parenchym des Marks, *r* der

Aussenrinde. Zwischen den die Buchstaben *b* und *r* enthaltenden Schichten die Stärkekörner führende Parenchymscheide (Stärkering, Cap. IX). Fig 155 ist der radiale Längsschnitt durch ein Bündel von dem Bau wie Fig. 154. Die Buchstaben *r*, *b*, *c*, *m* bezeichnen

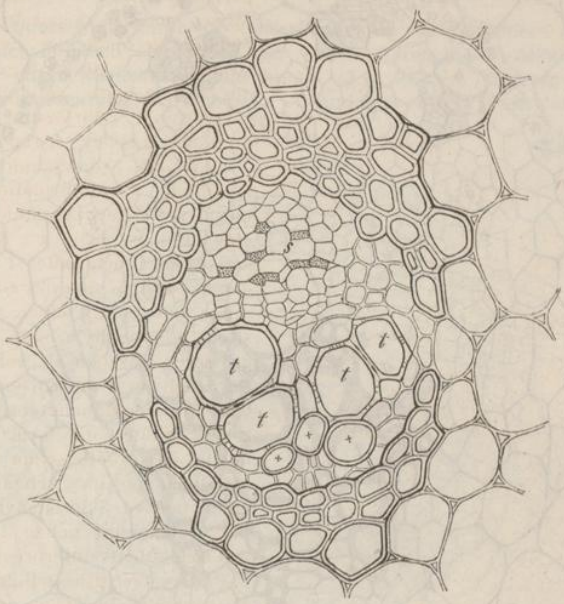


Fig. 152.

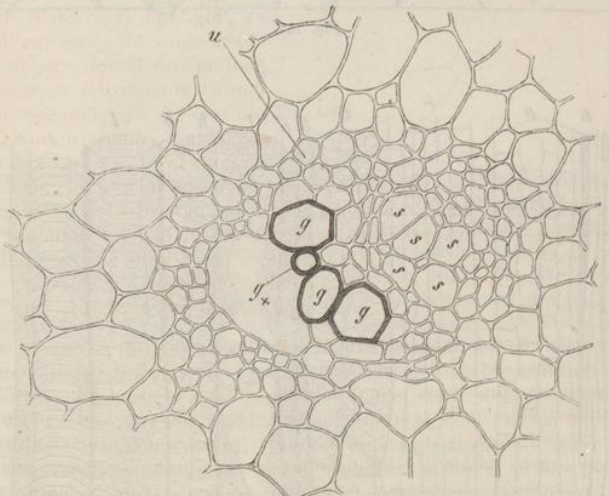


Fig. 153.

dieselben Dinge wie in voriger Figur. p Parenchymstreifen aus dem Siebtheile. *s* innerstes engstes, *s'* weiteres Spiralgefäss, *l* Treppen-Netzgefäss, *t* fertiges (behoftes) Tüpfelgefäss,

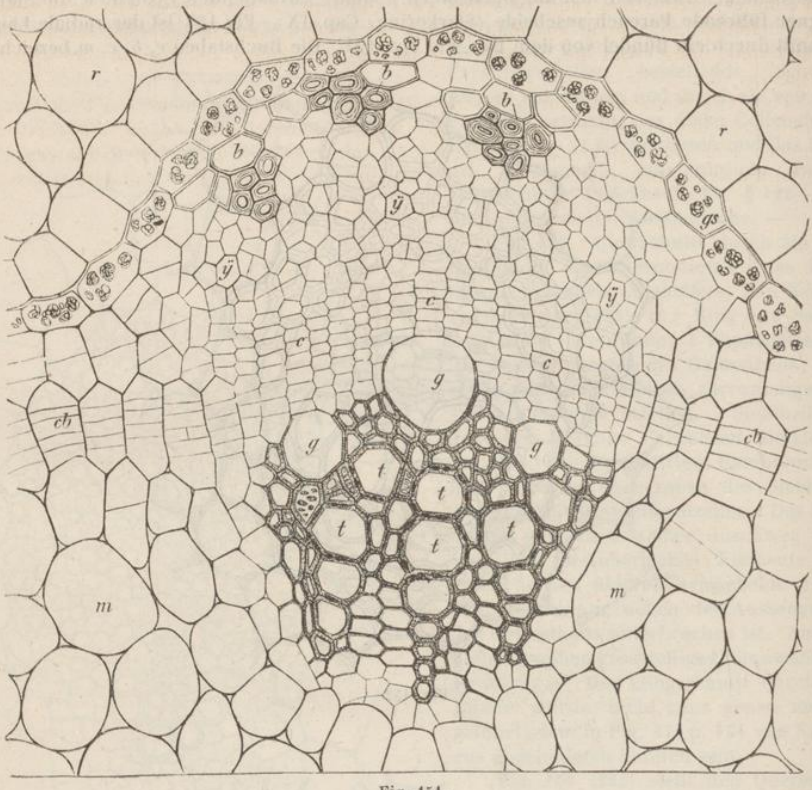


Fig. 154.

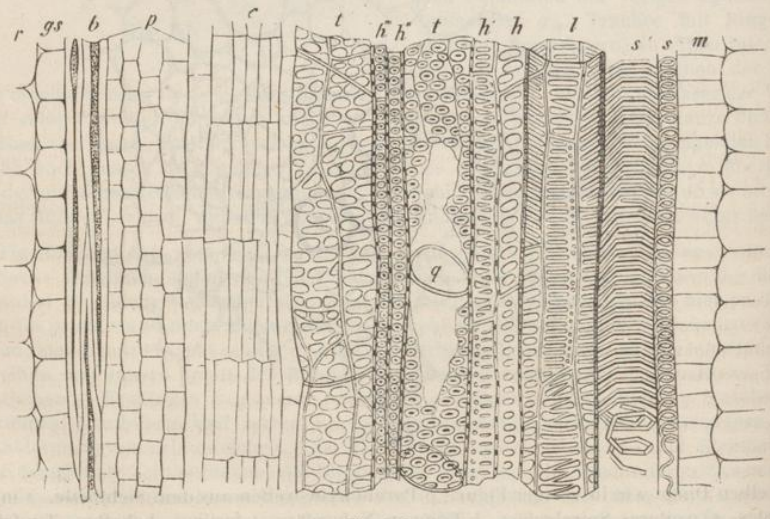


Fig. 155.

bei q die perforirte Querwand zwischen zwei Gliedern. t' ein Tüpfelgefäss noch unfertig, die Tüpfelhöfe noch nicht ausgebildet. h, h' dickwandige Zellen des Gefässtheils; auf der Wand von l und t' sind die Grenzen durchschnittener Zellen sichtbar. h'', h''' enge Tracheiden (?).

Fig. 156. Querschnitt durch das Gefässbündel im Blattmittelnerv von Olea europaea (375). s—s der Siebtheil, bestehend aus weiten (Parenchym?)-Zellen und zerstreuten Gruppen sehr enger Elemente — Siebröhren? vgl. p. 337. f, f Sklerenchymfasern, einen Gürtel um den Aussenrand des Siebtheils bildend und einzeln innen von dem Gefässtheil.

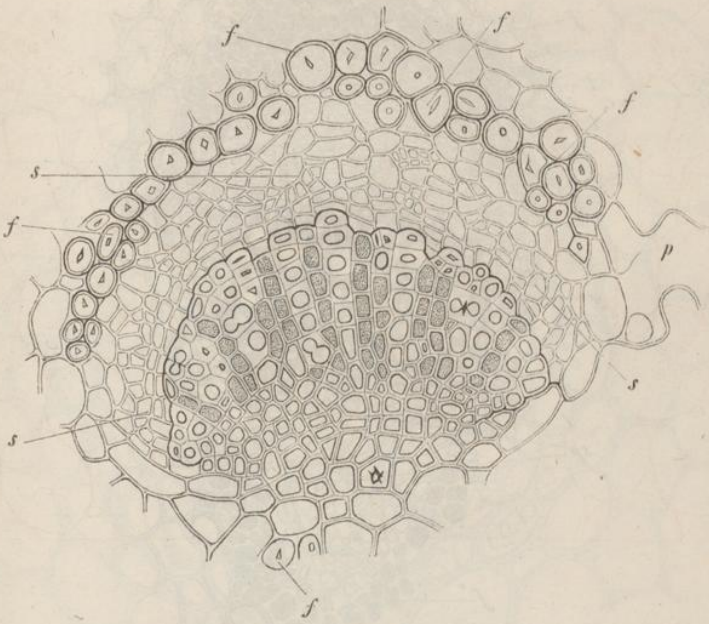


Fig. 156.

Innen an den Siebtheil grenzt der sehr derbe Gefässtheil, dessen Erstlinge am Innenrande nicht deutlich hervortreten, dessen grössere äussere Partie aus radialen Reihen von dickwandigen Tüpfel-Tracheen besteht, welche mit Parenchymstreifen abwechseln. Letztere sind durch die körnige Punktirung des Innenraums kenntlich gemacht. — p Parenchym.

Fig. 157. Querschnitt durch ein Gefässbündel im Blatte von Welwitschia mirabilis (145). f eine den Aussenrand des Siebtheils, f' die den Innenrand des Gefässtheils umringende lückenlose Zone sehr dickwandiger und langgestreckter Sklerenchymfasern. Innen von der Zone f folgt der im Querschnitt halbmondförmige Siebtheil, bestehend aus engen, radial gereihten, langgestreckten Elementen, deren Bau nicht sicher ermittelt werden konnte, und welche in der Figur nicht ganz genau gezeichnet sind, weil die starke Quellung der Membranen die Ausbreitung des Siebtheilquerschnitts in eine Fläche bei einem Präparat wie das abgebildete unmöglich macht. Der von der Faserscheide f' eingeschlossene innere Abschnitt des Gefässtheils besteht aus ziemlich weiten, gestreckt prismatischen, lückenlos verbundenen Zellen mit dicker, fast gelatinös weicher Membran, zwischen welche zahlreiche sehr enge, zusammengedrückte und verzerrte Spiral- und Ringtracheen mit dicker, verzerrter Faserverdickung eingesetzt sind: sp; sie stellen ohne Zweifel die Erstlinge des Bündels dar. Weiter nach aussen folgen dann die persistenten Tracheen, in ziemlich regelmässige, hie und da mit zarten Zellen abwechselnde Reihen gestellt, in diesen von Innen nach Aussen durchschnittlich an Weite zunehmend: zuerst Ring- und Spiraltracheen mit

dichter und sehr dicker Wandverdickung, dann Netz- und (bei *g*) grosse Tüpfelgefässe mit Hoftüpfeln und runder Querwandperforation. *t*, *t* sind die quer durchschnittenen Reihen netzfaseriger und getüpfelter Tracheiden, welche das Bündel umgeben und unten § 112 zu beschreiben sind. Sie finden sich auch auf der rechten Seite der Figur und sind an dem gekerbten Umriss kenntlich. — *p* Parenchym der Blatt-Mittelschicht, mit Andeutung der den Wänden eingelagerten kleinen Kalkoxalatkrystalle.

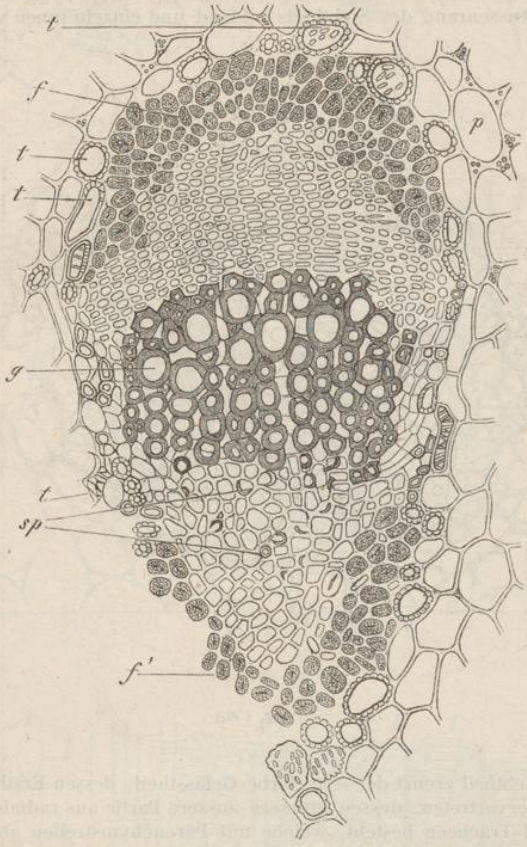


Fig. 157.

Von den typischen, einfach collateralen Bündeln sind durch die Anordnung und Entwicklung ihrer Theile verschieden die der Cycadeen- und Isoëtes-Blätter, welchen sich vielleicht die von Phylloglossum anschliessen.

Die Eigenthümlichkeit jener Bündel besteht, allgemein ausgedrückt, darin, dass die wesentlichen Elemente des Gefässtheils die umgekehrte Stellung und Ausbildungsfolge wie in den typischen Fällen zeigen. Bei den erstgenannten Gewächsen kommt hierzu späteres Auftreten von Tracheiden an der Grenze des Siebtheils und, in manchen Fällen, paarige Vereinigung der Bündel.

Die Blattspurstränge der Cycadeen beginnen nach Mettenius[1]) im Stamme

---

1) Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. VII, 573.

als einfach collaterale, sie treten als solche in die scheidig verbreiterte Blattbasis aus, nehmen aber vor ihrem Eintritt in den Stiel der Laubblätter und in die Spitze der Schuppenblätter eine veränderte Structur an, welche sie in ihrem ganzen Verlaufe durch das Blatt behalten. In dem runden Querschnitt des Bündels (Fig. 158, 159) nimmt eine kleine Gruppe enger Spiraltracheiden (*sp*) — die Erstlinge des Gefässtheils — ohngefähr die Mitte ein. Von ihr aus geht

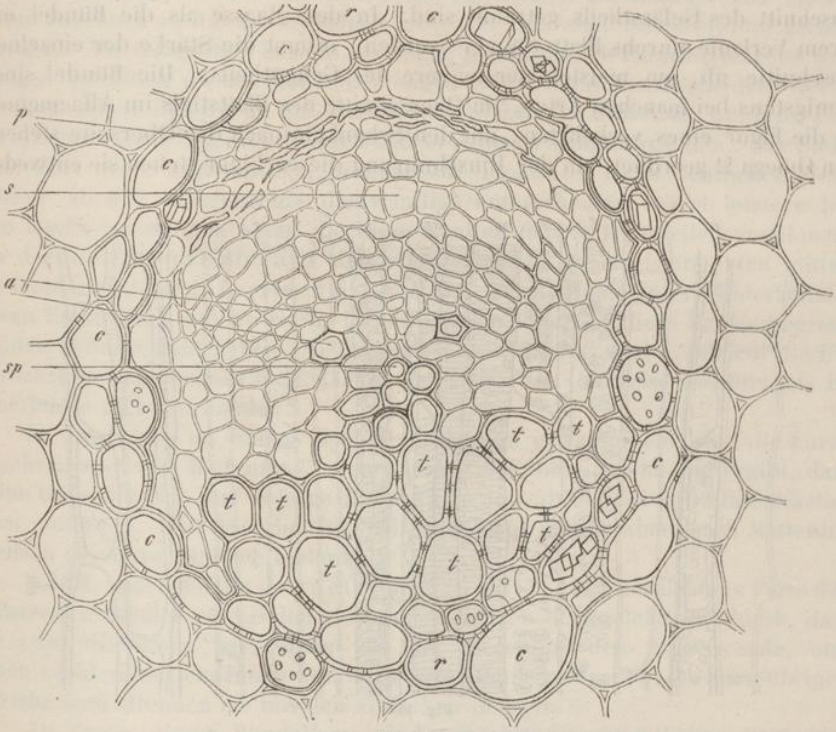


Fig. 158.

nach innen eine lückenlose Gruppe grosser prismatischer Tüpfel-Tracheiden (*t*, *t*) — der innere Abschnitt des Gefässtheils; — sie nimmt die ganze Innenseite des Bündels ein und hat im Querschnitt die Gestalt eines Kreisausschnitts mit dem Centrum bei den Erstlingstracheiden. Der übrige, nach aussen von dem beschriebenen gelegene Theil des Bündels ist der Hauptmasse nach aus dünnwandigen, in radiale Reihen geordneten Elementen gebildet: zunächst dem Aussenrande mehrere durch zartes Parenchym getrennte concentrische Reihen von Siebröhren, (*s*), die äusserste, das Bündel begrenzende im erwachsenen Zustande in der öfters beschriebenen Weise zusammengedrückt und dick-

Fig. 158. Cycas revoluta. Petiolus von einem kleinen, einer jungen Pflanze angehörigen Laubblatt. Gefässbündel, Querschnitt (225). Erklärung im Texte. Die Spiraltracheide *sp* ist mit den innern Tüpfeltracheiden *t* mittelst eine Gruppe Ring- und Netztracheiden in Verbindung. In *c* hie und da Fragmente der grossen Kalkoxalatkrystalle.

wandiger als die übrigen, als ein schmales glänzendes Band (*p*) den Aussenrand umziehend — an der Grenze des Gefässtheils, soweit die Untersuchung reicht, nur prismatische Zellen, ohne Siebröhren. Zu diesen Theilen tritt zuletzt und in centrifugaler Entwicklungsfolge aussen von den Erstlingstracheiden ein äusserer Abschnitt des Gefässtheils: eine kleine Gruppe getüpfelter, in radiale unregelmässige Reihen geordneter Tracheiden (*a*), welche durch zartwandige Elemente von einander, von den Erstlings-Tracheiden und dem innern Abschnitt des Gefässtheils getrennt sind. In dem Maasse als die Bündel mit ihrem Verlaufe durchs Blatt dünner werden, nimmt die Stärke der einzelnen Abschnitte ab, am meisten der äussere des Gefässtheils. Die Bündel sind, wenigstens bei manchen Arten, im Querschnitte des Blattstiels im Allgemeinen in die Figur eines verkehrten, mit den Schenkeln nach der Oberseite stehenden Omega Ω geordnet. In der Einschnürung dieser Figur stehen sie entweder

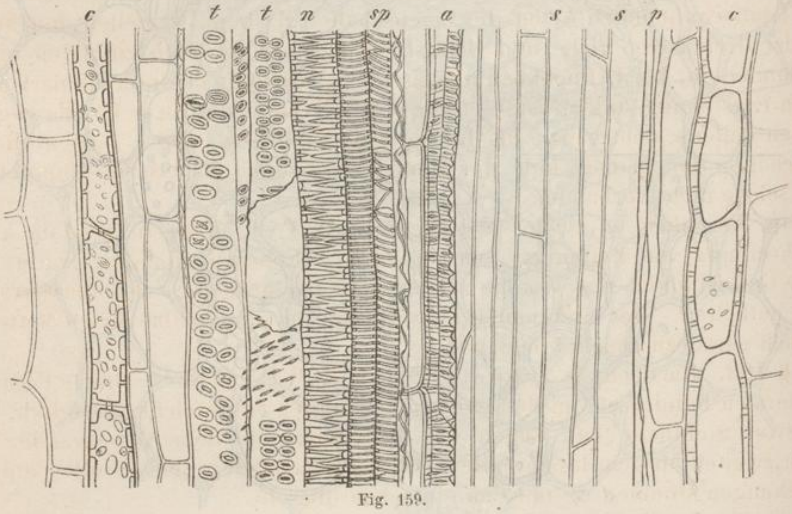


Fig. 159.

auseinander, die Einschnürung ist offen, oder sie sind hier einander paarweise genähert, die inneren Gefässabschnitte jedes Paares einander zugekehrt und die Treppengefässe beider in einer breiten Fläche in lückenloser Verbindung. Bei Zamia longifolia ist ein solches gepaartes Bündel etwa in der Mitte des Querschnitts vorhanden; bei Dioon etwa 6, eine zur Blattfläche senkrechte Reihe bildend[1]. Andere Zamia-Arten zeigen nach Mettenius weniger regelmässige Gruppirung der Bündel und ihrer Verbindungen.

Bei Cycas revoluta wird das Bündel umringt von einer nach aussen und

Fig. 159. Cycas revoluta (225). Längsschnitt durch ein ähnliches Bündel desselben Blattstiels in der Richtung *r*—*r* Fig. 158. Die Buchstaben bezeichnen das Gleiche wie in dieser. *n* schmalspaltige Netztracheide; die Faser der engsten (ersten) Spiraltracheide verzerrt.

1) Mettenius, l. c. p. 573, Taf. 1, Fig. 10.

innen scharf begrenzten, dickwandig sklerotischen Scheide, welche aus kurzen, weiten, eckigen Elementen (*c*, *c*) mit getüpfelter oder eng-netzförmiger Wand und vielfach von grossen Kalkoxalatkrystallen erfülltem Innenraum besteht. Bei den anderen untersuchten Arten ist keine von dem umgebenden Parenchym scharf unterschiedene Scheide vorhanden, höchstens stehen an dem Umfang der Bündel einzelne der durch das ganze Gewebe zerstreuten Sklerenchymfasern.

Nach Russow[1] schliessen sich die schwachen Blattbündel von Isoëtes ihrem Bau nach an die der Cycadeen nahe an. Sie sind collateral und normal orientirt. Ihr Gefässtheil besteht aus engen prismatischen Parenchymzellen und einigen zwischen diesen stehenden engen Spiral- und Netztracheiden, deren Erstlinge nach Russow an der Grenze des Siebtheils auftreten, während sich die übrigen, dem Innenrande des Bündels näheren später ausbilden. Der Siebtheil lässt innen zartwandige, prismatische Elemente, keine deutlichen Siebröhren, an der Aussengrenze dickwandige unterscheiden, welch letztere bei den landbewohnenden Arten die Eigenschaften derber Faserzellen annehmen. An der Grenze von Sieb- und Gefässtheil liegt bei den meisten Arten mitten im Bündel ein, bei I. Engelmanni meist drei longitudinale Intercellularkanäle, deren Entstehung unklar ist[2]). Die radialen Wände der diese Kanäle begrenzenden Zellenschicht haben bei I. Engelmanni (Russow) und I. Durieui die Eigenschaften der Radialwände der Endodermis. Im Umkreise des Bündels ist eine solche nicht vorhanden.

Im Anschluss an Isoëtes mag Phylloglossum erwähnt sein, weil die kurze Beschreibung von Mettenius[3]) wenigstens die Uebereinstimmung ergibt, dass seine Gefässbündel nur wenige zarte Ring- und abrollbare Spiralfasertracheiden enthalten. Der Siebtheil ist jedenfalls sehr unscheinbar, nach Mettenius vielfach geradezu gänzlich fehlend.

§ 103. Die oben als doppelt- oder bicollateral bezeichnete Form der collateralen Bündel ist von den einfach collateralen ausgezeichnet dadurch, dass sie zwei Siebtheile hat, einen wie bei diesen an dem Aussenrande, und einen zweiten an dem Innenrande des Gefässtheils gelegenen. In allen übrigen Beziehungen stimmen sie mit den einfachen überein.

Als Typus dieser Bündelform sind zunächst die sämmtlichen Blattspurbündel der Cucurbitaceen, und zwar aller untersuchten Arten, zu nennen.[4]) Beide Siebtheile haben den (p. 337, sub 1.) beschriebenen typischen Bau und sind durch die Grösse der Siebröhren (Cap. V) besonders ausgezeichnet. Sie stehen manchmal durch einen schmalen, den Seitenrand des Bündels umsäumenden, einige Siebröhren enthaltenden Streifen in Verbindung, so dass in diesen Fällen das Bündel streng genommen dem concentrischen Typus angehört. Der Gefässtheil ist durchaus nach dem collateralen Typus gebaut: innen enge Ring- und Spiralgefässe, nach aussen allmählich weitere Netzgefässe und endlich sehr grosse, kurzgliedrige Tüpfelgefässe. Letztere werden umgeben von breiten Schichten theils langgestreckter Zellen mit dicker getüpfelter Wand,

1) l. c. p. 140, 155.
2) Vgl. A. Braun, Isoëtes-Arten d. Insel Sardinien. Monatsber. d. Berliner Acad. 1863.
3) Bot. Ztg. 1867, 99.
4) Vgl. Dippel, Mikroskop, p. 225. Bryonia.

theils kurzer Elemente mit wellig gebogenen, ineinander greifenden Oberflächen und rundmaschig netzförmiger Wandverdickung, von welchen Elementen noch zu untersuchen ist, ob und in wieweit sie vielleicht als Tracheiden zu bezeichnen sind.

Bicollateralen Bau haben die zum Ringe geordneten Blattspurbündel im Stamme vieler Dicotyledonen: Melastomaceen [1]), Cichoriaceen, Solanaceen, Asclepiadeen und Apocyneen, Strychnos, Daphne. Bei manchen derselben ist der innere Siebtheil soweit von dem übrigen Bündel getrennt, dass man ihn als gesonderten Siebröhrenstrang betrachten kann, bei anderen kommen gesonderte Siebröhrenstränge neben inneren Siebtheilen bicollateraler Bündel vor, z. B. Cichoriaceen, Solanum tuberosum, dulcamara; vgl. p. 242. Von den schon p. 242 genannten Myrtaceen gehört Eucalyptus globulus bestimmt hierher. Alle untersuchten Arten von Eucalyptus, Metrosideros, Callistemon, Melaleuca, Myrtus haben auf der Innenseite der primären Bündel eine aus zarten engen Elementen bestehende Gewebegruppe, für welche, nach dem Befunde bei E. globulus, die gleiche Qualität wie für die bei dieser Pflanze vorhandene sehr wahrscheinlich ist. Es liegen jedoch noch keine genauen Untersuchungen derselben vor, und das Beispiel von Welwitschia (p. 348) zeigt, dass man mit der Beurtheilung anscheinend bicollateraler Bündel vorsichtig sein muss. Ueber das hier noch zu erwähnende Verhalten von Trapa vgl. § 105.

2. Concentrische Bündel.

§ 104. In den concentrischen Bündeln nimmt einer der beiden Theile die Mitte ein und wird von den andern rings umgeben.

Von den zwei hier möglichen Verhältnissen kommt das eine, dass nämlich der Siebtheil die Mitte bildet und vom Gefässtheile umringt wird, den untern, im Stamme in der Peripherie des Bündelcylinders liegenden Enden der Blattspurbündel mancher — aber nicht aller — Monocotyledonen-Rhizome zu, z. B. Iris germanica, Cyperus aureus, Papyrus [2]), Carex arenaria [3]) (nicht aber z. B. C. disticha und C. hirta), Acorus calamus und A. gramineus [4]). Diese Form der Bündel entsteht allerdings aus collateralen, indem im Verlaufe dieser der Gefässtheil allmählich mehr und mehr von beiden Seiten her den Siebtheil umfasst, bis er ihn völlig einschliesst; einmal vorhanden, muss sie aber von der typisch collateralen unterschieden werden. Bau und Umgebung zeigen im übrigen keine allgemein gültigen Verschiedenheiten von den collateralen Bündeln. Die im Querschnitt runde Siebportion wird in der Regel von einem einfachen, selten mehrfachen Ringe netzförmiger oder Tüpfelgefässe und zwischen diese geschobener Parenchymzellen umgeben. Vgl. Fig. 148, p. 329.

§ 105. Der andere mögliche Fall, dass der Gefässtheil die Mitte einnimmt und an seiner ganzen Oberfläche vom Siebtheil umringt wird, findet sich bei einzelnen Dicotyledonen mit anomalem Bündelverlauf, vereinzelt bei Cycadeen,

---

1) Vöchting, l. c.
2) Link, Icones Anatomicae Tab. V, Fig. 1, 9, IX, Fig. 6.
3) Treviranus, Physiol. I, 195, Taf. III.
4) van Tieghem, l. c.

und ist charakteristisch für die gesammte Farngruppe mit wenigen, zum Theil schon oben genannten Ausnahmen.

Von Dicotyledonen seien zuerst genannt die mark- und rindenständigen Bündel der Melastomaceen [1]). Ihre Mitte wird eingenommen von wenigen engen Gefässen, welche zwischen zarte prismatische Zellen vertheilt sind, die gefässführende Gruppe von einem zarten, aus Siebröhren und Cambiform gebildeten Ringe umgeben. In schwachen Bündeln findet sich oft nur ein einziges enges Spiralgefäss und selbst dieses kann fehlen, so dass alsdann die p. 241 erwähnten Siebröhrenbündel auftreten.

Sodann gehören hierher, nach Reinke's Darstellung, die gesammten Bündel des Stammes der Gunnera-Arten, speciell G. scabra; ferner die des Stammes der Aurikeln (vgl. p. 262). Im Blatte der letztgenannten Pflanzen sind die Bündel collateral und von der für Dicotyledonen gewöhnlichen Reihenanordnung. Auch für die kleineren, wenngleich im Querschnitt fast kreisrunden Bündel des Stammes gilt die collaterale Ordnung: einerseits eine kleine Gruppe enger Erstlings-Spiraltracheen, weiter nach Aussen grössere Netzgefässe; andererseits der kleine Siebtheil, das Ganze von zarten, aussen durch die Endodermis begrenzten Zellen umgeben. Die grösseren Bündel des Stammes von Pr. Auricula zeigen dagegen concentrische Ordnung, die engen Erstlinge in der Mitte, die weiteren Gefässe, Siebtheil und Endodermis successive ringsum. Es ist einleuchtend, dass dieser Bau durch die häufigen Vereinigungen der kleineren collateralen Bündel zu Stande kommen mag.

Das erwähnte vereinzelte Vorkommen concentrischer Ordnung bei Cycadeen fand ich an einzelnen kleinen Bündeln im Blattstiel von Dioon: einen runden Gefässtheil, umgeben von einem radial gereihten Siebtheile.

Endlich ist hierher zu stellen der p. 287 beschriebene axile Strang in den Internodien mehrerer dicotyledonen Wasserpflanzen: Hippuris, Trapa (?) Callitriche, Bulliarda, Elatine, Hottonia, Myriophyllum. Er besteht im allgemeinen aus einem centralen Gefässtheil, welcher von einem Siebtheile rings umgeben wird, beide Theile meist mit reichlichem zartem Parenchym zwischen den wesentlichen Elementen. Die persistenten Gefässe sind bei Hippuris, Trapa, Hottonia, Elatine Alsinastrum in einen unterbrochenen Ring geordnet, welcher einen relativ starken Parenchymcylinder (»Mark«) umgibt. Der Siebtheil wird aussen von einer Endodermis begrenzt. In den Blättern dieser Pflanzen sind, vielleicht mit Ausnahme von Callitriche, die Bündel collateral und normal orientirt. Auch der axile Strang von Verhuellia (p. 288) scheint hierher zu gehören, wenngleich Schmitz von ihm nur ermitteln konnte, dass er besteht »aus einem Strang prosenchymatischer Zellen, in dessen Mitte ein einzelnes Spiralgefäss verläuft.« Mit Ausnahme der drei durch Sanio, Vöchting und Hegelmaier aufgeklärten, bedürfen die hierhergezogenen Fälle noch genauerer Untersuchung.

Bei Bulliarda aquatica wird nach Caspary's Beschreibung die Mitte des Stengels eingenommen von einem dünnen, cylindrischen, grossentheils aus gestreckten Zellen bestehenden Strange, in welchem, etwa mitten zwischen Peripherie und Centrum, zwei undeutlich gesonderte, zu den Blättern verlaufende Gruppen von Ring- und Spiralgefässen liegen. Bei Elatine Alsinastrum besteht der axile cylindrische Strang dauernd der

[1]) Sanio, Bot. Ztg. 1865, 179. — Vöchting, Melastomeen, l. c.

Hauptmasse nach aus langgestreckten Zellen; einige Zelllagen innerhalb seiner Peripherie tritt zuerst für jedes Blatt des nächsthöheren Wirtels ein Gefäss auf, welches im Knoten ins Blatt rechtwinklig ausbiegt — oder an welches sich, wenn man anders sagen will, hier die ins Blatt laufenden Gefässelemente ansetzen. Das Gefäss selbst erscheint als Fortsetzung eines der im nächstuntern Knoten ausgetretenen. Später bilden sich neben den ursprünglichen noch einzelne weitere aus, alle sind im Querschnitt in einen unregelmässigen Ring geordnet. In der Zone ausserhalb der Gefässe liegen Siebröhren. Axile Gefässe sind zu Anfang nicht vorhanden; nach den Blattspurgefässen aber treten deren 1—2 dauernd auf. Aehnlich scheint sich (nach sehr unvollständiger Untersuchung) Hottonia zu verhalten, abgesehen von den nach der Verschiedenheit der Blattanordnung selbstverständlichen Differenzen, und mit dem Unterschiede, dass axile Gefässe nicht vorkommen.

Der vielfach untersuchte axile Strang im Stengel von Hippuris[1] zeigt, wie Sanio zuerst genauer darlegte, in der Jugend in seiner Mitte, zwischen zartwandigen prismatischen Zellen zerstreute, acropetal wachsende, stammeigene, ringförmig und spiralig verdickte Tracheen. Später als diese werden in der Peripherie des Stranges Gefässe gebildet, von denen sich die quer durch die Rinde in die Blätter gehenden Bündel abzweigen. Sie stehen in den Knoten miteinander in Verbindung und stellen im Querschnitt des Internodiums einen unregelmässig-mehrreihigen, vielfach unterbrochenen Ring dar, in welchem die Gefässe in centrifugaler, ihrer Entstehungsfolge entsprechender Richtung an Weite zunehmen. Ausserhalb des gefässführenden Ringes liegt ein mehrreihiger Ring prismatischer Zellen und zwischen diesen kleine Siebröhrenbündelchen, bestehend aus je einer, selten zwei Siebröhren[2], umgeben von einer Lage Cambiformzellen. Gefässe wie Siebröhren laufen im Internodium senkrecht und getrennt. Im Knoten anastomosiren die gleichnamigen Elemente mit einander und beiderlei Elemente treten, zum Gefässbündel vereinigt, ins Blatt. Die beschriebenen peripherischen Bestandtheile des Achsenstranges sind persistent. Die stammeignen axilen Trachealelemente beginnen mit dem ersten Auftreten der peripherischen zu schwinden und werden von den sie umgebenden prismatischen Zellen derart verdrängt, dass ein fertiger Strang innerhalb des peripherischen Gefässringes ein dichtes parenchymatisches »Mark« umschliesst.

In jedes der vielzählige Wirtel bildenden Blätter tritt ein Bündel aus, meist von den übrigen getrennt, nicht selten jedoch auch so, dass ein gemeinsamer Stamm vom Gefässcylinder des Stengels entspringt und sich dann, nach der Stengelperipherie zu, in 2 oder selbst 3 Blattstränge theilt. —

Im Stengel von Callitriche[3] enthält der dünne, grossentheils aus zarten gestreckt prismatischen Zellen bestehende Achsenstrang in der Spitze ein den letzten gefässführenden Knoten weit überragendes axiles, acropetal wachsendes Ring- oder Spiralgefäss, dicht neben diesem tritt bald ein zweites (und drittes) auf. Die zwei ersten primordialen Gefässe stehen im Internodium den beiden opponirten Blättern des zugehörigen Knotens entsprechend; im Knoten zweigt sich von ihnen für jedes Blatt ein Bündelchen ab. Mit der Streckung der Internodien treten neben und etwas aussen von den primordialen 2—12 weitere Ring- oder Netzgefässe auf, welche in zwei unregelmässige Gruppen geordnet sind und persistiren, während die primordialen im Internodium bald verschwinden und durch einen axilen Intercellulargang, dessen Wand ihre Reste anhaften, ersetzt werden. Nachträglich kann dieser Gang durch Wucherung der an ihn grenzenden Zellen wieder erfüllt werden. Im Knoten fehlt der axile Gang zwischen den hier kurzen dicht gedrängten Gefässelementen. Rings um die Gefässgruppe geht eine schmale, aus wenigen Reihen enger Elemente bestehende, aussen von der Endodermis umgrenzte Siebzone.

Bei Trapa besteht in dem fertig gestreckten Internodium die weite Mitte des axilen Strangs aus lockerem, grosszelligem, von zahlreichen Längsluftgängen durchzogenem Parenchym; eine relativ schmale peripherische Ringzone aus zartwandigen prismatischen Zellen.

---

1) v. Mohl, Verm. Schr.; Palm. Structura Tab. g, Fig. 2. — Nägeli, Beitr. l. c. p. 56. — Sanio, Bot. Ztg. 1863, p. 191.

2) Von Russow wird die Siebröhrenqualität dieser Elemente bestritten, dieselben jedoch seinem Protophloem zugezählt.

3) Nägeli, l. c. — Hegelmaier, Monogr. d. Gattg. Callitriche. — Idem in Martius Flora brasiliensis Fasc. 67.

Zwischen diese sind in weiten Abständen grosse Gefässe in einen Kreis geordnet. Die Erstlinge dieser scheinen in die Blätter auszutreten, bei der definitiven Streckung des Internodiums aber verzerrt und undeutlich, grossentheils je durch einen Luftgang ersetzt zu werden. Die grossen persistenten Ringgefässe sind anscheinend späterer Entstehung. Ausserhalb und innerhalb des Gefässkreises fand Sanio[1]) einen Kreis zerstreuter Siebröhrenbündelchen, jedes dieser bestehend aus einer Siebröhre mit horizontalen Querwänden, umgeben von einer Lage Cambiform.

Myriophyllum spicatum[2]) hat in dem jungen, die Streckung beginnenden Internodium in der Mitte des Achsenstranges ein erst aus einem, dann aus 2—4 lückenlos aneinanderliegenden Spiralgefässen bestehendes axiles Bündel, welches stammeigen acropetal fortwächst und von dem aus in den Knoten zu den (in alternirende, meist 4gliedrige Wirtel geordneten) Blättern Zweige centrifugal auswachsen. Im Blatte sind die Gefässe mit einem kleinen Siebtheil zu einem collateralen Bündel vereinigt. Vom Knoten aus laufen die — histiologisch noch näher zu untersuchenden — 4 Siebbündel des Wirtels als Blattspur in der Peripherie des Achsenstrangs radial- und tangential-senkrecht abwärts. Jedes geht durch 2 Internodien und spaltet sich am dritten Knoten über einem der hier austretenden Blattbündel in zwei kurze stark divergirende Schenkel, deren jeder sich an das ihm nächste der vom zweiten Knoten herabkommenden Bündel anlegt. — Die Hauptmasse des Achsenstrangs besteht dauernd aus zartwandigen prismatischen Zellen. Mit vollendeter Streckung schwindet das axile Bündel von Spiralgefässen, während in seinem Umkreise derbe grössere, meist netzige Gefässe zerstreut und zu unregelmässigen Ringen geordnet auftreten. Auch die Zahl der peripherischen präsumptiven Siebröhren vermehrt sich im Alter, so dass die ursprüngliche Anordnung undeutlich werden kann.

§ 106. Die Gefässbündel im Stamme und Laube der Filices[3]) aus den Abtheilungen der Polypodiaceae, Cyatheaceae, Hymenophyllaceae, Gleicheniaceae, Schizaeaceae, Marattiaceae, denen sich die Selaginellae anschliessen, sind von mannichfacher Gestalt und Grösse; im Querschnitt kreisförmig, elliptisch, trapezoid bis band- oder plattenförmig, die breiten eben oder wellig oder rinnenförmig gefaltet oder mit eingebogenen Rändern; andere ring- oder röhrenförmig (z. B. Stamm von Marsiliaceen, Microlepia, Dennstaedtia etc. s. p. 295) oder eigenartige symmetrische Figuren bildend die einem *X*, *V*, *U*, *Ω* u. s. w. gleichen; die der Blätter denen des zugehörigen Stammes ähnlich oder sehr ungleich. Vgl. die Figuren 128—141. Ihr Bau ist ebenso übereinstimmend als von den meisten übrigen Bündelformen ausgezeichnet. Vgl. Fig. 160, 161.

Die Mitte wird von dem Gefässtheil eingenommen, welcher in seiner Gestalt der Gesammtform des Bündels gleich oder ähnlich oder in verschiedenem Grade ungleich ist; ersteres z. B. bei den ring- und bandförmigen Bündeln, auch bei den annähernd cylindrischen der Stämme; letzteres zumal in Blattstielen derart, dass die erwähnten symmetrischen Figuren allein, oder besonders ausgeprägt dem Gefässtheil zukommen und der Gesammtumriss einfacher ist. Jener kann selbst in einem Bündel in 2 symmetrische Gruppen gespalten sein, wie z. B. im Blattstiel von Aspidium molle, Polypodium phymatodes.

---

1) Bot. Ztg. 1865, p. 193.

2) Vöchting, Zur Histologie und Entwicklungsgesch. v. Myriophyllum. N. Act. Leop. XXXVI, 1872.

3) v. Mohl, Structura filic. arborearum l. c. — Link, Icones selectae, Heft III u. IV. — Mettenius, Angiopteris, l. c. — Karsten, Vegetationsorgane der Palmen, l. c. p. 117, 130 u. a. — Dippel, Verhandl. der Naturforscher-Versammlung zu Giessen (vgl. p. 189), u. Mikroskop p. 198 ff. — Trécul, Sur la position des trachées dans les fougères etc. Ann. sc. nat. 5. Sér. T. X, 344. T. XII, 219 ff. — Russow, Vergl. Untersuchungen. — Bezüglich der Gestalt der Bündel vgl. auch Presl, Reichardt in den p. 310 angeführten Arbeiten. —

Der Gefässtheil besteht seiner Hauptmasse nach aus weiten, langen, prismatisch-spindelförmigen Treppen-Tracheiden mit behoften Tüpfeln (vgl. p. 172); nur in seltenen Fällen aus Treppengefässen mit leiterförmig perforirten Scheidewänden (Pteris aquilina, p. 170). Zwischen oder seltner aussen an diesen liegen an bestimmten Punkten einige enge Spiral- und enge Treppentracheiden, die Erstlinge bei der Entstehung des Gefässtheils, von denen aus die Ausbildung der weiten Tracheiden anhebt und in Bezug auf jeden Ausgangspunkt centrifugal, in Bezug auf das ganze Bündel eventuell centripetal fortschreitet. Die Orte und die Zahl dieser Erstlingsgruppen in einem Bündel sind nach den Einzelfällen verschieden. In den kantigen, oder einseitig ge-

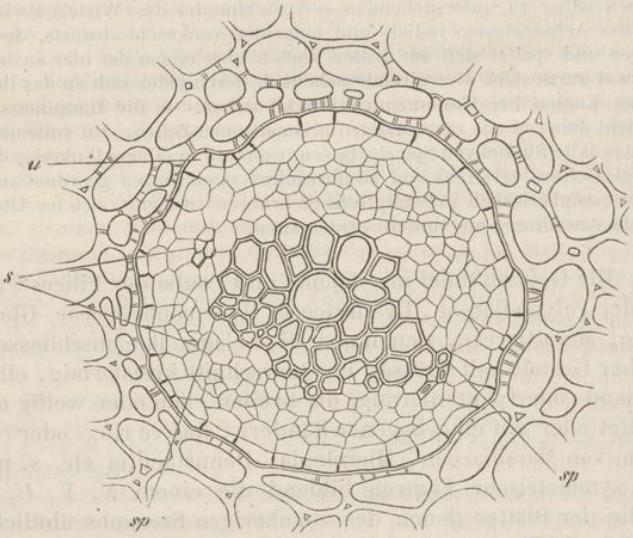


Fig. 160.

streckten Querschnitt zeigenden Bündeln liegt eine an oder nahe bei jeder Kante oder bei jedem Ende des grössern Querschnittsdurchmessers; so bei den platten Bündeln im Stamm der meisten Selaginellen (Vgl. Fig. 131, p. 293), wo sie in den Kanten selbst liegen und sich in die hier angesetzten Blattstränge (vgl. p. 293) fortsetzen; in den bandförmigen oder symmetrisch mehrstrahligen Blattstielbündeln von Farnen[1]; bei im Querschnitt elliptischen Bündeln, z. B. im Rhizome von Pteris aquilina entspricht ihre Stellung ohngefähr den Brenn-

Fig. 160. Polypodium vulgare. Rhizom, Querschnitt durch ein schwaches Gefässbündel (225). *s* Siebregion; Siebröhrenstructur nicht deutlich. *sp* enge Spiraltracheiden des Gefässtheils; die die Mehrzahl bildenden weiteren Elemente sind Treppentracheiden. *u* Endoderm, mit der innen angrenzenden Parenchymschicht, augenscheinlich aus derselben Mutterzellschicht durch tangentiale Theilung entstanden. — Ausserhalb *u* Parenchym. Die Tüpfelung seiner Zellrinde ist überall wesentlich die gleiche, in der Zeichnung wurde sie nur an einigen Stellen angedeutet. Die an *u* angrenzenden Zellen derselben auf der Innenseite dickwandiger als im übrigen.

1) Vgl. Russow, l. c. Taf. X. — Besonders reiche Details b. Trécul, l. c.

punkten der Ellipse. Ausser diesen die peripherischen Enden und Kanten einnehmenden können noch andere Erstlingsgruppen in demselben Gefässtheil vorhanden sein, z. B. in den von Russow dargestellten bandförmigen, symmetrisch gekrümmten aus Blattstielen: eine mediane bei Gleichenia vulcanica, Aneimia Phyllitidis, Marsilia Drummondii; eine mediane und jederseits eine intermediäre zwischen dieser und der marginalen bei Asplenium filix femina; zwei intermediäre bei Balantium Culcita, etc. Bei rundlichem bis rundem und bei ringförmigem Gefässtheil liegen mehrere Erstlingsgruppen über den Querschnitt zerstreut, z. B. 5 in dem ringförmigen Bündel des Stammes von Marsilia Drummondii, 6 nach Russow's Darstellung in dem Gefässcylinder von Trichomanes radicans, 3 nahe der Mitte bei dem runden axilen Bündel im Stämmchen von Selaginella spinulosa. Bei sehr kleinen Bündeln ist vielfach nur eine mehr oder minder excentrisch gelegene Erstlingsgruppe vorhanden, z. B. kleine Bündel im Rhizome von Pteris aquilina, Angiopteris (Mettenius l. c. 517). In den grossen platten Bündeln der Stämme von Cyatheaceen sind die Erstlingsgruppen erst neuerdings von Trécul gefunden worden. Sie liegen hier in Form enger Netztracheiden an den die Blattlücke begrenzenden Rändern, eingeschlossen zwischen die Treppentracheiden oder in einer engen zwischen diese einspringenden Kerbe, und gehen von da ab, resp. senden Zweige in die Blattstielbündel. In dem erwachsenen Stamme sind sie in Folge frühzeitiger Verdrängung und Verzerrung nur sehr schwer, oft nur ihre Spuren aufzufinden. —

Die Tracheiden setzen den Gefässtheil entweder allein zusammen, ohne zwischen sie gelagerte ungleichnamige Elemente, oder mit zwischen sie gelagerten Gruppen und Reihen von kleine Stärkekörner führenden Parenchymzellen[1]). Beiderlei Verhalten ist nach Species, vielleicht auch Genera, vertheilt, nicht nach den Formen der Bündel. Das erste kommt z. B. vor bei Marsilia und Pilularia, wo der Gefässtheil ein ununterbrochener ein- bis dreischichtiger Tracheidenring ist; in den axilen Strängen der Selaginellen, bei vielen platten, runden und kantigen Polypodiaceenbündeln, z. B. in den Stämmen von Polypodium vulgare (Fig. 160), P. Lingua, Davallia pyxidata, den Petiolis von Asplenium auritum, Scolopendrium vulgare und vielen anderen (vgl. Russow l. c.). Auch in den Bündeln der Marattiaceen kommen keine oder höchst spärliche Parenchymzellen zwischen den Tracheiden vor.

Der andere Fall findet sich z. B. in dem relativ dicken cylindrischen Gefässtheil der Rhizome von Trichomanes radicans, Gleichenia, Lygodium, dem Ringbündel in den Microlepia-, Dennstaedtia-Rhizomen, den runden oder platten Bündeln der Stämme von Pteris aquilina (Fig. 161), Polypodium fraxinifolium, Platycerium alcicorne, Alsophila microphylla, Cyathea Imrayana, arborea; in den Bündeln der Blattstiele von Trichomanes, Aspidium filix mas, molle, Lygodium und vielen anderen (vgl. Russow l. c.). Auch das axile Bündel im Stamme der Schizaeen wird von Russow wohl mit Recht hierher gerechnet, weil in ihm zwar ein mehrreihiger lückenloser Tracheidenring einen starken axilen Markparenchymcylinder zu umgeben scheint, von diesem aber nicht in der für alle anderen hierher gehörigen Farnbündel charakteristischen, unten zu beschreibenden Form abgegrenzt, sondern mit ihm in unmittelbarer Berührung ist, so

[1]) Russow's Geleitzellen.

dass der in Frage stehende Strang naturgemäss als ein Gefässtheil mit zusammenhängendem axilem Parenchymcylinder betrachtet werden muss. In dem Blattstiele von Trichomanes pinnatum und elegans [1], Aneimia-, Gleichenia- und Schizaea-Arten [2] kommen zu den Tracheiden sehr dickwandige verholzte, meist gelbe Fasersklerenchymzellen: je ein starkes Bündel in den Winkeln des V, welches der Gefässtheil bei den Trichomanen, des ohngefähren T, welches er bei Schizaea pectinata bildet; bei Gleichenia dichotoma und polypodioides liegen sie vereinzelt und oft durch Parenchymzellen von den Tracheiden getrennt, längs den Rändern des V förmigen Gefässtheils.

Der Gefässtheil wird überall, bei den ringförmigen Bündeln sowohl auf seiner Innen- als Aussenseite, umgeben von einem vielschichtigen Gewebecomplex, welcher als der Siebtheil aufzufassen ist. Fig. 161. Eine bis wenige Lagen stärkeführender, denen des Gefässtheils gleicher Parenchymzellen grenzen dem Gefässtheil zunächst an. Nach aussen von der Parenchymlage kommt eine ringförmige Zone, welche die allerdings in kleinern Bündeln, wie p. 190 schon gesagt wurde, nicht immer deutlich unterscheidbaren Siebröhren enthält. Wo diese deutlich entwickelt sind, bilden sie eine meist einfache, stellenweise doppelte Ringreihe und stehen mittelst ihrer in Beziehung auf die Mitte des Bündels radialen Seitenwände untereinander in Berührung. An der Aussenseite dieser Zone folgt dann ringsum eine ebenfalls ringförmige aus jenen langgestreckten faserförmigen, durch dicke, glänzende, weiche Wände ausgezeichneten englichtigen Elementen, welche Dippel als Bastfasern, Russow, weil sie als Erstlinge des Siebtheils auftreten, als Protophloem bezeichnet und von denen auch hier zweifelhaft bleibt, ob sie den Siebröhren zuzuzählen oder als eigenartige Organe anzusehen sind. Sie stehen mit den unzweifelhaften Siebröhren theils in unmittelbarer Berührung, sind selbst öfters in deren Kreis eingeschoben, theils sind sie von ihnen durch kleine Parenchymzellen getrennt. Eine ein- bis wenigschichtige Scheide von stärkehaltigen, oft ziemlich

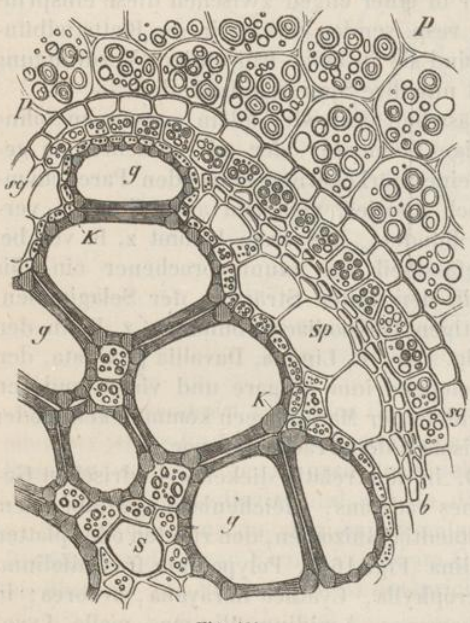


Fig. 161.

Fig. 161. Pteris aquilina. Viertel des Querschnitts durch ein grosses Gefässbündel des Stammes. Vgl. Fig. 143, p. 307. *S* Spiraltracheide. *g—g* weite Treppengefässe (vgl. p. 170). *sp* Siebröhren. *b* Russow's Protophloem. *sg* Endodermis. *p* das sie umgebende stärkekörnerführende Parenchym. *K* verdickte Wandstücke der Gefässe zwischen den Treppentüpfel-

1) Mettenius, Die Hymnophyllaceen p. 421. 2) Russow, l. c.

weiten, von den ausserhalb des Bündels befindlichen immer durch Form und (geringere) Grösse verschiedenen Parenchymzellen umgibt endlich ringsum jene Röhren- und Faserzone und wird, wenige zu erwähnende Ausnahmsfälle abgerechnet, ihrerseits eingeschlossen von einer einschichtigen Endodermis, welche das Bündel nach aussen scharf abgrenzt. Dieselbe besteht aus prismatischen, meist unscheinbaren, stark von aussen her abgeplatteten Zellen mit mässig dicker, früh verkorkender, meist bräunlicher Membran, welche in den Radialwänden leicht quer durchreisst, so dass auf Schnitten oft die ganze Endodermisscheide gespalten und schwer kenntlich ist. In exquisiten Fällen (z. B. Polypodium-Arten) steht jede Zelle der Endodermis genau vor einer der innen an sie grenzenden Parenchymschicht, derart, dass der gemeinsame Ursprung beider aus einer Mutterzellschicht sofort erkannt wird. Auch wo letzteres nicht der Fall, ist wenigstens bei den ächten Filices und Marsiliaceen der Ursprung beider der gleiche [1].

Die Endodermis fehlt unter den hierher gehörigen Gewächsen den Marattiaceen und den Selaginellen. Erstere zeigen die Bündel einfach ins Parenchym eingesetzt, und zwar sowohl im Blattstiel als im Stamme. Wenigstens fand ich dies so in jungen Stämmchen von Angiopteris und kann das von Russow citirte Bild in de Vriese und Harting's Monogr. des Marattiacées (Taf. VII, Fig. 3, 4), nach welchem es sich im Stamme von Angiopteris anders verhalten soll, nur für den Durchschnitt einer durch den Stamm tretenden Wurzel halten, bei welcher die Endodermis allerdings immer vorhanden ist. [2] — Bei den Selaginellen wird der Siebtheil umgeben von einer dichten, kleinzelligen Parenchymschicht.

In Blattstielen findet man, wenn der Gefässtheil concav oder mit einspringenden Winkeln versehen ist, in den Winkeln und Rinnen desselben, jeweils dicht vor den Erstlingstracheiden 2—4 reihige Stränge von Zellen, welche sich von den übrigen des Parenchyms durch sehr weites Lumen auszeichnen; »auf Längsschnitten fallen sie dadurch auf, dass ihre Wände unregelmässig aus- und eingebuchtet, mit denen der Nachbarzellen derartig verbunden sind, dass grosse Lücken oder Intercellularräume entstehen; in alten Bündeln findet man ihre Wände gewöhnlich gebräunt.« Russow nennt sie Lückenparenchym. Die an sie angrenzenden Tracheiden besitzen in der Regel sehr unregelmässig ausgebildete Schraubenbänder. Beispiele: Asplenium-Arten, Cyathea microlepis (Dippel l. c.), Aspl. filix femina, Cyatheaceen [3], z. B. Cyathea medullaris. Auch die unten zu nennenden weiten Zellen bei Osmunda regalis mögen hierher gehören.

Nach seiner allgemeinen Verbreitung unter der Farngruppe im weitesten Sinne kann man den beschriebenen Bau der Bündel als den Farntypus bezeichnen. Innerhalb dieser Gruppe kommen allerdings Abweichungen verschiedenen Grades von dem Typus vor. Die für die Marattiaceen und

reihen. Zwischen *b* und *sg* und in dem Gefässtheil, zumal um *S*, zartwandige stärkeführende Parenchymzellen. Aus Sachs, Lehrb. —

1) Russow, l. c. p. 195.
2) Vgl. Sachs, Lehrb. 4. Aufl. p. 415. Nachträgl. Anm.
3) Russow, l. c.

Selaginellen angegebenen sind geringfügig. Die im nächsten Abschnitt zu behandelnden Lycopodiaceen schliessen sich an die Selaginellen auch in der Bündelstructur nahe an. Am weitesten sind nach dieser von dem Farntypus verschieden die Equiseten, deren den Monocotylen zunächst ähnliche, streng collaterale Bündel oben (p. 342) beschrieben wurden. Collaterale Bündel haben ausserdem die Ophioglosseen und wenigstens theilweise die Osmundaceen. Beide Theile sind in den runden oder platten Bündeln normal orientirt, der Gefässtheil dem der Farne ähnlich mit einigen engen Spiraltracheiden (Erstlingen) am Innenrande, seiner Hauptmasse nach aus prismatischen grossen Tracheiden bestehend, welche bei Ophioglossum (pedunculosum und vulgatum) eng-treppenförmige Netzfaserverdickung ohne Tüpfelhöfe zeigen, bei Botrychium sehr dick-netzfaserig und mit elliptischen Hoftüpfeln in den Maschen des Netzes versehen sind. Parenchym ist in dem Gefässtheil des ringförmigen Bündels im Stämmchen von Botrychium rutaefolium, und zwar in Form markstrahlenähnlicher radialer Streifen, vorhanden, in den untersuchten Exemplaren von B. Lunaria fand ich auch diese nicht. Der Siebtheil sieht dem der typischen Form sehr ähnlich; seine weiten präsumptiven Siebröhren (vgl. p. 189) sind noch näher zu untersuchen. Das Bündel der Blattstiele und die kleinen im Querschnitt in einen Kreis gestellten Bündel des Stämmchens von Ophioglossum sind durch keinerlei distincte Scheide aussen abgegrenzt. Das im Querschnitt ringförmige Bündel des Stämmchens von Botrychium Lunaria, rutaefolium, wird von einer Endodermis aussen umzogen, deren Zellen übrigens von denen des umgebenden Parenchyms nur durch den exquisiten undulirten Längsstreifen in der Mitte ihrer radialen Seitenwände verschieden sind.

Bei Osmunda (vgl. p. 290) sind die Bündel des Stammes collaterale. Der bei seinem Eintritt in den Bündelkreis im Querschnitt hufeisenförmige, während seines Abwärtsverlaufs zu keilförmigem Querschnitt verschmälerte Gefässtheil grenzt innen direct an das Markparenchym; er hat den gleichen Bau wie bei den typischen Farnen, fast ohne eingeschobenes Parenchym zwischen den Treppentracheiden. Die Gefässtheile sind in dem ganzen Längsverlauf der Bündel durch Markstrahlen von etwa 6—10 Zellenlagen Breite von einander getrennt. Um diesen Ring getrennter Gefässtheile geht eine gemeinsame ringförmige Siebregion, der des typischen Farnbündels ähnlich gebaut: aussen von jedem Gefässtheile zunächst einige Lagen kleinzelligen Parenchyms, dann eine rings um den ganzen Stamm gehende, fast ununterbrochene Lage grosser Siebröhren, welche aussen von den Gefässtheilen meist einschichtig ist, vor den Markstrahlen mehrschichtig und in diese keilartig einspringend. Direct an die Siebröhrenschicht grenzt dann nach aussen eine Schicht quer-gestreckter, zum Theil derbwandiger Elemente, ihrerseits von dem braunen sklerotischen Gewebe des Stammes durch eine vielschichtige Parenchymzone getrennt. Aussen von der quergestreckten Zone verläuft eine im erwachsenen Zustande an der Brüchigkeit ihrer Radialwände kenntliche Endodermis. In dem Blattstiele von Osmunda wird der rinnenförmige Gefässtheil umgeben von einer ihm ähnlich geformten, aussen durch eine im erwachsenen Zustande sehr undeutliche Endodermis abgegrenzten, dem Siebtheil typischer Farnbündel ähnlichen Zone, welche jedoch, wie auch Dippel angibt, nur in ihrer breiteren convexen Hälfte

Siebröhren führt. Auf der concaven Seite ist sie parenchymatisch und im Querschnitt ausgezeichnet durch 10—12 kleine Gruppen auffallend weiter Zellen, welche noch zu untersuchen sind[1]). — Im Stamme von Todea africana und T. hymenophylloides ist der Gefässbündelbau dem für Osmunda beschriebenen gleich, nur die Gestalt des Gefässtheils in Folge der Verschmelzungen seitlich benachbarter Bündel einigermassen verschieden. In dem untersten Theile des wie bei Osmunda gestalteten Blattbündels sind wenigstens bei T. africana auch auf der concaven Seite Siebröhren vorhanden. Die Endodermis fand ich im Blattstiele von T. africana kaum kenntlich, bei T. hymenophylloides sehr deutlich.

Der axile Strang, zu welchem sich im Stamme der Isoëten die collateralen Blattbündel vereinigen, besteht aus einer im Querschnitt rundlich-eckigen Masse kurz- und unregelmässig-spindelförmiger Netz- und Spiraltracheiden und unregelmässig zwischen diesen vertheilter zartwandiger Parenchymzellen, welche Elemente miteinander seinen Gefässtheil bilden. Dieser wird rings umgeben von einem durchsichtigen Mantel kurz-prismatischer oder tafelförmiger Zellen mit wasserhellem Inhalt, stark lichtbrechender und mit breiten sehr zarten Tüpfeln, aber nicht mit deutlichen Siebporen versehener Membran, welchen Mantel Russow wohl mit Recht für einen eigenthümlich unvollkommenen Siebtheil des axilen Stranges hält, zumal da die gleichnamigen Theile der Blattstränge direct in ihn übergehen. Seiner Wachsthumserscheinungen halber wird derselbe im Cap. XVIII noch zu besprechen sein. —

Es mag wohl hier die passendste Stelle sein, des axilen Bündels zu erwähnen, welches die blattlosen Stolonen von Nephrolepis tuberosa, N. acuminata und N. exaltata[2]) der Länge nach durchzieht. Dem Bau, der Form und der centripetalen Ausbildung seines Gefässtheils nach schliesst sich dasselbe vollständig an die unten zu beschreibenden 5—6-strahligen, radialen Bündel der Farnwurzeln an. Auch alterniren, wie bei diesen, mit den Strahlen Siebgruppen, welche relativ weite Siebröhren zu führen scheinen, doch ist es mir zweifelhaft, ob nicht die engen Erstlinge des Siebtheils auch rings um die Strahlen des Gefässkörpers gehen. Jedenfalls wird der ganze innere Theil des Bündels von etwa zwei Lagen sehr enger Elemente umzogen, diese von durchschnittlich zwei Lagen weiterer Parenchymzellen, an welche aussen die Endodermis angrenzt. Der Gefässtheil besteht in seiner Mitte aus weiten Treppentracheiden und interstitiellen Parenchymstreifen. Nach allen, übrigens noch näher festzustellenden Daten dürften die beschriebenen Bündel eine Zwischenform zwischen centrischen und radialen Farnbündeln darstellen. Das ebenfalls axile Bündel der Stolonen von N. pectinata und rufescens hat nach Russow den beschriebenen Bau nicht. —

3. Radiale Bündel.

§ 107. Die radialen Bündel schliessen sich durch die im Stamme der Lycopodien und die in manchen Wurzeln vorkommenden diarchen Formen nahe an die concentrischen an. Sie sind in den exquisiten Fällen dadurch von diesen ausgezeichnet, dass ihr Gefässtheil mehrere radial von der Mitte ausgehende Streifen bildet, zwischen welchen ebensoviele mit ihnen alternirende

1) Vergl. Dippel, Russow, l. c.
2) Trécul, l. c. — Russow, l. c. p. 100.

Siebtheile oder Siebstreifen liegen. In allen radialen Bündeln beginnt die Ausbildung der characteristischen Elemente sowohl der Gefäss- als der Siebstreifen in der Peripherie und schreitet von da in verschieden raschem Tempo zur Mitte hin fort. Die im Gefässtheil auch hier durch Enge ausgezeichneten Erstlinge bilden die peripherischen Enden der Strahlen. Da diese demnach die Anfangspunkte der Gefässausbildung sind, so redet man gewöhnlich nicht von der Zahl der Strahlen, sondern der Anfangspunkte — von di- bis polyarchen Bündeln.[1])

Radiale Bündel kommen vor in den Stämmen der Lycopodiaceen, den fadenförmigen Stolonen von Nephrolepis; und in allen Wurzeln mit wenigen, p. 331 genannten Ausnahmen.

An die oben beschriebenen Bündel im Stamme der Selaginellen (mit Ausnahme von S. spinulosa), welche nach der Structur und Entwicklung ihres Gefässtheils den diarchen oder oligarchen strahligen entsprechen, schliesst sich der die Mitte des Lycopodiaceenstammes durchziehende axile Strang an, jedoch mit dem Unterschiede seines radialen Baues.

In dem Stamme von Psilotum[2]) ist dieser Strang stammeigen, ohne Blattstränge aufzunehmen oder abzugeben. In den über den Boden tretenden Aesten ist sein Gesammtquerschnitt fast kreisförmig, aussen durch eine vom umgebenden Parenchym nur durch die gewellten Radialwände verschiedene Endodermis begrenzt. Der Gefässtheil ist triarch bis penta- und octarch; seine nicht immer aequidistanten Strahlen sind durch eine bis wenige Lagen relativ enger prismatisch-gestreckter Parenchymzellen von der Endodermis getrennt, bestehen in ihren peripherischen Enden aus einer Gruppe engerer Netztracheiden (Spiralfasertracheiden fand ich nicht), centrumwärts aus einigen Reihen (behöfter) Treppentracheiden, welche Reihen nicht bis zur Mitte des Bündels reichen, sondern an einen diese durchziehenden Strang gestreckt-prismatischer spitzer Sklerenchymfasern anstossen. Die übrige Masse des Bündels besteht aus zartwandigem, prismatischem Parenchym und in diesem zumal in der Peripherie zerstreuten wenigzelligen Gruppen etwas engerer und dickwandigerer Siebröhren — wenigstens wird diese Bezeichnung durch das mit dem der Farne übereinstimmende Ansehen der glatten Seitenwände, den zähe an den Wänden haftenden Körncheninhalt, den gegen die umgebenden Zellen sehr auffallenden Mangel der Zellkerne legitimirt, und auf den dünnen schrägen Endflächen der Glieder glaube ich zarte Siebporen direct gesehen zu haben. In den unterirdischen Sprossen des Rhizoms (Nägeli und Leitgeb's Rhizoiden) ist das Bündel sehr schwach und rudimentär entwickelt; ich finde nur einen flachen oder dreikantigen Gefässtheil, bestehend aus wenigen, manchmal nur 3—6, hie und da durch zartwandige Elemente getrennten Netz- und Treppentracheiden, von denen die peripherischen nur wenig enger als die innern sind; derselbe wird rings umgeben von 2—4 Lagen zarter spindelförmiger Zellen. Von Siebröhren konnte ich nichts erkennen. Tmesipteris scheint nach Russow's Angabe ähnlichen Gefässbündelbau wie Psilotum zu haben.

In dem cylindrischen axilen Strange der Lycopodiumstämme (vgl. p. 291)

1) Nägeli, Beitr. l. c. p. 10.
2) Nägeli, l. c. — Russow, l. c. p. 131.

besteht der Gefässtheil aus einer Anzahl Platten oder Bänder, deren peripherische Kanten von einer Gruppe enger Tracheiden (vgl. p. 171), den oben beschriebenen Ansätzen der Blattspurstränge, deren grösserer innerer Theil von weiteren Treppentracheiden gebildet wird. Vgl. Fig. 162. Je nach den Arten und der Stärke der einzelnen Sprosse sind die Zahl und Anordnung der Platten und ihre Beziehungen zu den Blattzeilen verschieden. Von den letzteren Beziehungen ist schon oben die Rede gewesen. Was die übrigen in Betracht kommenden Verhältnisse betrifft,[1]) so hat unter den untersuchten einheimischen Species L. inundatum 3 bis 5 zu einem im Querschnitt sternförmigen Körper in der Mitte vereinigte Platten, also einen tri- bis pentarchen strahligen Gefässkörper. Dieser ist jedoch schon hier nicht selten unregelmässig, insofern sich eine oder die andere Platte von den übrigen trennt, um eine Strecke isolirt zu verlaufen und sich dann wieder mit den anderen zu vereinigen. Vier in der Mitte vereinigte strahlige Platten sind in den letzten Verzweigungen der heterophyllen Arten, wie L. complanatum, L. alpinum in der Regel, Abweichungen von dieser jedoch in 20—30 Procent der Fälle vorhanden. In den stärkern Achsen letztgenannter Arten, ferner bei L. clavatum, annotinum, Selago ist die Zahl der Gefässplatten eine im Verhältniss zur Stärke der Sprosse höhere; — sie beträgt z. B. bei starken Hauptstämmen von L. complanatum und alpinum bis 11 und 13, von L. annotinum und clavatum bis 17, sinkt aber in den schwächeren Verzweigungen wieder auf 4 und 3 herab. — Die Platten sind in diesen Fällen nur theilweise oder kaum strahlig convergent; die meisten bilden vielmehr in den ausgesprochen bilateralen, niederliegenden Hauptsprossen sämmtlicher mit solchen versehener Arten (Fig. 162) getrennte Bänder, welche leicht gekrümmt, mit ihrer convexen Fläche immer gegen die bodensichtige Seite des Stammes, mit ihren Kanten vorwiegend nach rechts und links gerichtet, ausserdem untereinander in mannichfach wechselnder Weise theils strahlig, theils schlingenbildend verbunden sind. Verbindung und Trennung wechseln in successiven Abschnitten des Längsverlaufes. Schwächere Zweige höherer Ordnung zeigen wiederum mehr strahlige Ordnung und Vereinigung. In den nicht bilateralen Stämmen von L. Selago kommt nach Hegelmaier häufiger strahlige Vereinigung sämmtlicher 4—6 Platten vor, seltener unregelmässige Verschlingung und Gruppirung derselben. Weitere Details vgl. in den p. 291

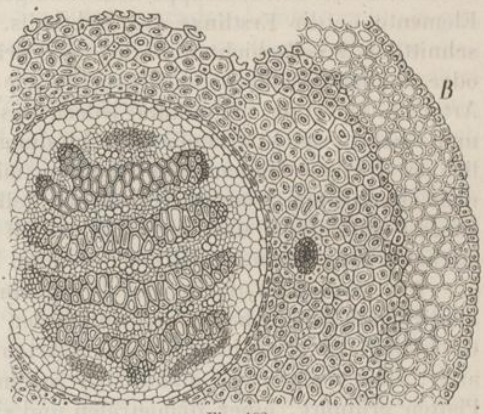


Fig. 162.

Fig. 162. Lycopodium Chamaecyparissus. Querschnitt eines Sprosses, gegen 100mal vergr. Mitten der cylindrische Gefässstrang; in der dichten Rinde rechts ein quer durchschnittenes, ins Blatt laufendes Bündel. Aus Sachs, Lehrb.

1) Hegelmaier, l. c. p. 790.

citirten Abhandlungen. Die Zwischenräume zwischen den Gefässplatten, welche meist schmäler sind als diese, werden von dem Siebtheile oder den Siebtheilen des Stranges eingenommen: je einer entsprechend gestalteten Gruppe gestreckt-prismatischer, schräg-endigender Parenchymzellen, mit anscheinend ölreichem Inhalt, in welcher eine meist einfache unterbrochene Reihe weiterer Siebröhren liegt: die weiteren, etwas stärker contourirten Maschen der Fig. 162. (Vgl. p. 190).

Die Wände aller Elemente des Siebtheils sind weich, in Wasser stark quellbar und werden durch wässerige Jod-Jodkaliumlösung blau. Zwischen den peripherischen Kanten der Gefässplatten, mit diesen alternirend, liegt in jedem Siebtheile eine kleine Gruppe dickwandiger, enger, langgestreckt-faserförmiger Elemente — die Erstlinge des Siebtheils. Um alle Kanten läuft eine durchschnittlich 2 Zellschichten starke Lage prismatischen Parenchyms von gleicher oder ähnlicher Zellform und Structur wie das der Siebtheile, bei den meisten Arten (L. clavatum, annotinum) jedoch ausgezeichnet durch Intercellularräume und lockere, leicht trennbare Verbindung der Zellen. Eine aus durchschnittlich zwei Lagen tangential gestreckter, mit dünnen, nach Russow verkorkten, nicht undulirten Wänden versehener Zellen bestehende Scheide umgibt das ganze Gefässbündel und verbindet es mit der je nach den Arten parenchymatischen oder sklerenchymatischen inneren Rinde.

Die starken Wurzeln von Lycopodium clavatum,[1] alpinum und Arten ähnlichen Wuchses haben wesentlich den gleichen Bau wie die Stämme. Der Gefässtheil ist bei beiden genannten Arten hexarch bis dekarch, sehr oft heptarch, und alsdann im einfachsten regelmässigsten Falle zu drei getrennten Platten gruppirt: einer diametralen und zwei symmetrisch vor beiden Flächen dieser stehenden concaven, von *U*förmigem Querschnitt und mit nach der Peripherie stehender Concavität. Jede Platte nimmt in centripetaler Richtung an Breite ab, in der Mitte besteht sie oft nur aus einer Treppentracheide. Unregelmässigkeiten, Unterbrechungen der Platten kommen ähnlich wie im Stengel vor. Bei den untersuchten heptarchen oder octarchen Exemplaren von L. clavatum fand ich fast immer die eine der concaven Platten grösser und von eng hufeisenförmigem Querschnitt, die andere kleiner, viel flacher und vor ihrer schwach concaven Aussenfläche einen getrennten, im Querschnitt elliptischen oder keilförmigen (für sich monarchen) Gefässstrang liegend. Doch kommen auch andere, zum Theil höchst unregelmässig verschlungene Gruppirungen der Platten vor. Der Bau der Umgebung und der Interstitien der Gefässplatten ist der gleiche wie im Stengel. In den Zweigen dieser Wurzeln wird mit der Abnahme ihrer Stärke die Zahl und Anordnung der Platten vereinfacht, die letzten Zweige derselben — und bei L. Selago und inundatum alle Wurzeln jeder Verzweigungsordnung — haben nur eine von einem (vielleicht nur parenchymatischen?) Siebtheil umgebene Gefässgruppe. In den Wurzelästen der erstgenannten stärkeren Arten besteht letztere aus wenigen an der einen Seite des cylindrischen Stranges liegenden kleinen Gefässen. In den Wurzeln von L. Selago und inundatum liegt nach Russow's Darstellung

1) Nägeli u. Leitgeb, Entstehung etc. der Wurzeln, p. 117 ff. — van Tieghem, Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. XIII.

innerhalb des cylindrischen Siebtheils eine stark gekrümmte, im Querschnitt sichelförmige diarche Gefässplatte, und die Siebröhren zwischen den Schenkeln dieser.

§ 108. In bei weitem den meisten Wurzeln ist der sie durchziehende einfache axile Strang von sehr regelmässig radialem und in den hauptsächlichen Erscheinungen überall übereinstimmendem Bau. [1])

Der ohngefähr cylindrische Strang wird umgeben von einer entweder dauernd undulirten, oder im erwachsenen Zustande sklerotischen, anfangs undulirten Endodermis, welche ihrer Entstehung nach nicht zu dem Strange zu zählen, sondern die innerste (Grenz-) Schicht der ihn umgebenden Rinde ist. Der Gefässtheil ist je nach dem Einzelfalle diarch bis polyarch und seine den spätern peripherischen Kanten entsprechenden Anfangspunkte liegen sämmtlich in gleichen Abständen von einander: bei diarchen Bündeln an diametral entgegengesetzten Punkten des kreisförmigen Querschnitts, in allen übrigen Fällen um den durch ihre Zahl angegebenen Theil der Kreisperipherie ($\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$ u. s. w.) von einander entfernt. Von den Anfangspunkten aus bilden sich in radialer Richtung und centripetaler Entwicklungsfolge Gefässplatten, welche entweder in der Mitte zusammenstossen, oder diese nicht erreichen, sondern durch eine dieselbe dauernd einnehmende Parenchym- oder Sklerenchymmasse getrennt bleiben. Mit den Gefässplatten alterniren ebensoviele, diesen demnach gleichzählige und gleich geordnete Siebtheile.

Gefäss- und Siebstrahlen werden von einander durch zarte prismatische Parenchymzellen getrennt, und zwar lassen sich von diesen in der Regel zwei Schichten zwischen jedem Gefäss- und dem nächsten Siebtheil unterscheiden, seltner nur eine oder mehr als 2 Lagen. Aussen bildet in den meisten Fällen eine aus Parenchym bestehende, meist einschichtige, seltener 2schichtige, selten mehrschichtige ununterbrochene Lage die Grenze des ganzen Bündels gegen die Endodermis. Nägeli und Leitgeb haben diese Grenzlage bei den Farnen Pericambium genannt, welchen Namen sie hier allgemein und auch für diejenigen Fälle führen mag, wo wie bei Equisetum ihr Ursprung ein anderer ist als in jenen, für welche der Name zunächst eingeführt wurde. Bei Monocotyledonen sind übrigens die Fälle nicht selten, wo die äussersten Gefässe direct an die Endodermis grenzen, das Pericambium also an jeder Gefässplatte unterbrochen ist und nur die Siebstrahlen umzieht.

Van Tieghem nennt die Gesammtheit der zwischen Gefäss- und Siebtheile eingeschobenen Zellen, welche also diese zum dichten Cylinder vereinigen, das Verbindungsgewebe (tissu conjonctif). Dieses bildet nach dem Gesagten die meist zweischichtigen Streifen zwischen den Gefässplatten und Siebgruppen und setzt sich nach innen zwischen erstere fort, im Falle wo dieselben nicht zusammenstossen. Aussen grenzt es an das Pericambium. Letzteres wird von van Tieghem bei den Phanerogamen die rhizogene Schicht genannt, nach der Function, welche es bei Anlegung von Seitenwurzeln hat.

Für den Bau der einzelnen Theile sind wenige allgemeine Regeln ausser

1) Nägeli, Beiträge, l. c. p. 23. — P. van Tieghem, Recherches sur la symmétrie de structure dans les plantes vasculaires. I. La racine. Ann. sc. nat. 5. Série Tom. XIII. — Nägeli u. Leitgeb, Entstehung u. Wachsthum d. Wurzeln. München 1867. — Nicolai, l. c. (vgl. p. 241). — S. auch Link, Icones anatomicae. — Schacht, Lehrbuch, p. 167 etc.

den für Gefässbündel und ihre Scheiden überhaupt geltenden zu geben. Die Gefässplatten sind ein- oder mehrreihig, je nach dem Einzelfall, in radialer Richtung ununterbrochen, d. h. Trachee an Trachee gereiht; oder durch eingeschobene ungleichnamige (parenchymatische, sklerenchymatische) Elemente unterbrochen. Für die specielle Qualität der Tracheen, d. h. ob sie Gefässe im strengen Sinne oder Tracheiden sind, gelten die p. 172 angegebenen Regeln und Zweifel. Die erstgebildeten Gefässe, resp. Tracheiden, welche die Kanten einnehmen, sind immer eng, die späteren, in centripetaler Richtung folgenden werden plötzlich oder successive weiter. Letztere sind immer Tüpfel- oder Netzgefässe (resp. Tracheiden); die engen peripherischen in der Regel auch Netz- oder Ringgefässe mit dicht- und vorwiegend quergestellten feinen Verdickungsfasern. Auf kurze Strecken hat übrigens auch in diesen nicht selten die Faser einfach spiraligen Verlauf. Weithin ablösbare, eng gewundene Spiralfasern kommen seltener vor, z. B. in den Wurzeln von Tornelia fragrans, Cucurbitaceen, Anthriscus Cerefolium (van Tieghem), Phaseolus (Dodel), Cycadeen (Mettenius), Coniferen.

Der Bau der Siebstrahlen ist, wo dieselben stark entwickelt sind, wesentlich der gleiche wie in typischen collateralen oder centrischen Bündeln. In schwachen Monocotyledonenwurzeln sind sie nicht selten auf eine Siebröhre mit engzelliger Umgebung reducirt (z. B. Triglochin maritimum, Aponogeton, Hydrocleis Humboldtii, Potamogeton lucens, vgl. van Tieghem l. c., Taf VI), also auch von dem typischen Bau, nur klein. Es ist daher anzunehmen, dass ihnen der typische Bau allgemein zukommt, doch bedürfen sie, zumal in den kleinzelligen Bündeln der Dicotyledonen, noch genauerer Untersuchung. Auch auf die Coniferenwurzeln, in deren primärem Bündel nach Janczewski's neuerer Angabe[1]) die Siebröhren ganz fehlen sollen, möchte ich den letztern Satz noch ausdehnen.

Die Zahl und hiermit auch die Anordnung und relative Breite der Gefäss- und Siebstrahlen, die relative Menge und die Vertheilung des um und zwischen ihnen befindlichen Gewebes, endlich die specielle Structur der einzelnen Gewebeformen und somit der Gesammtbau des Wurzelstranges sind verschieden, theils nach den verschiedenen Wurzeln derselben Species, theils nach den Arten und grösseren Abtheilungen des Systems. In ersterer Beziehung gilt allgemein der Satz, dass mit der Stärke der Wurzel nicht nur die Zahl der Gewebeelemente in dem Bündel, sondern auch die Zahl seiner Radialplatten abnimmt, falls sie in stärkeren Individuen mehr als je zwei beträgt. Dazu kommen öfters geringe, nicht auf verschiedene Stärke zurückführbare individuelle Differenzen zwischen Angehörigen der gleichen Species. In der anderen Beziehung ist, neben der selbstverständlichen Gleichheit oder Aehnlichkeit des Baues nächstverwandter Formen gleicher Anpassung, die grosse Conformität des Bauplans in allen Abtheilungen gefässführender Pflanzen zu betonen. Für keine derselben kann ein besonderer, ihr überall eigenthümlicher angegeben werden. Van Tieghem's erste Tafel zeigt die fast identischen Querschnitte junger Wurzeln von Cyathea medullaris, Allium Cepa (Hauptwurzel der Keimpflanze), Taxus und Beta. Schärfer ausgesprochen sind vielfach kleinere Differenzen zwischen

1) Ann. sc. nat. 5. Ser. T. XX, p. 31.

Unterabtheilungen der grösseren Classen. Die vorhandenen Untersuchungen ergeben folgende Regeln:

1. Bei fast allen darauf untersuchten Dicotyledonen (Fig. 163) ist das ursprüngliche Wurzelbündel oligarch, meist 2-, 3-, 4-, seltener bis 6- und 8strahlig, höhere Ziffern kommen ausnahmsweise vor. In den Hauptwurzeln ist die Gefässplatte meistens diarch-diametral oder tri- oder tetrarch, selten finden sich höhere Ziffern, sei es bei einzelnen Individuen (z. B. von Vicia Faba 5—7, vielleicht selbst 12 [1]), statt 4), sei es als Regel für bestimmte Arten, wie die meisten Amentaceen (Quercus spec. 6—8, Alnus 5—6, Castanea 6—12, Fagus 8, Carpinus 4), Aesculus (6), Coffea (8) u. s. w. Alle diese Ziffern sind auch

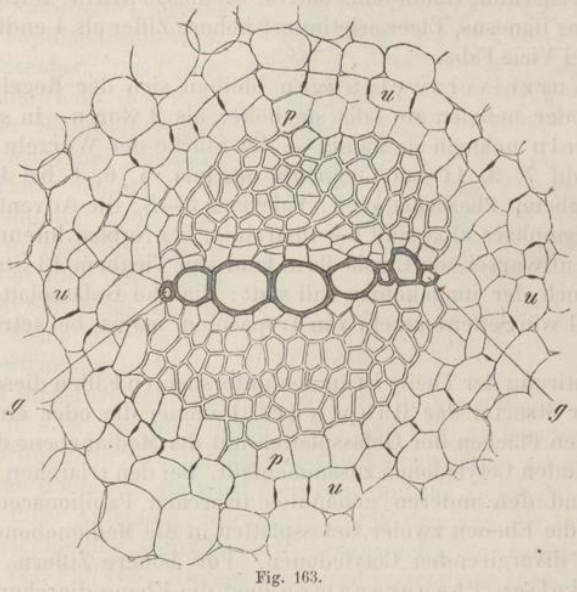


Fig. 163.

für die einzelnen Species nicht unbedingt ausnahmslose Regel. Ob einer grösseren Gattung oder natürlichen Familie eine bestimmte Ziffer eigen sein kann (abgesehen von den gelegentlichen individuellen Schwankungen), ist nach den vorliegenden Daten nicht zu entscheiden. Allerdings ist es der Fall bei manchen Familien, von denen ein oder ein halbes Dutzend Repräsentanten untersucht sind. Diarche Gefässplatte haben z. B. in der Hauptwurzel die untersuchten Cruciferen (Brassica, Raphanus), Fumaria, Caryophylleen, Vitis, Urtica, Umbelliferen (Anthriscus Cerefolium, Foeniculum, Petroselinum sativum, Carum Carvi, Coriandrum, Daucus, Pastinaca sativa v. Tieghem), Chenopodiaceen (Beta, Atriplex, Spinacia), Mirabilis, Centranthus und Valeriana, von Compositen Ta-

Fig. 163. Ranunculus fluitans. Querschnitt durch das Gefässbündel einer starken alten Adventivwurzel (225). *u* Endodermis. *p* Pericambium. *g* äussere primordiale Gefässe des diarchen einreihigen Gefässtheils *g*—*g*. Zwischen *g*—*g* und *p* der Siebtheil.

1) Vgl. van Tieghem, l. c. 223. In dem citirten Falle war es zweifelhaft, ob es sich um die Hauptwurzel oder eine stark geförderte Nebenwurzel handelte.

getes erecta; tetrarche der Regel nach die untersuchten Cucurbitaceen (Cucumis, Cucurbita, Lagenaria, Luffa), Euphorbiaceen (Euphorbia, Ricinus, Mercurialis spec.), Tropaeolum majus, Convolvulus tricolor; — überhaupt scheinen die Ziffern 2 und 4 vorzuherrschen. Allein andererseits kommen bei den höhern Ziffern der oben genannten Cupuliferen erhebliche Differenzen zwischen den untersuchten Formen vor; und von der Papilionaceenfamilie, von welcher zahlreichere Repräsentanten als von anderen untersucht sind, ist eine ziemliche Mannichfaltigkeit der in Rede stehenden Verhältnisse zu berichten: der Regel nach diarche Gefässplatte bei Lupinus varius, Trigonella; triarche bei Pisum sativum, Lathyrus sativus, Orobus vernus, Vicia sativa, Ervilia, villosa, Ervum Lens, Hedysarum coronarium, Onobrychis sativa, Medicago sativa; tetrarche bei Phaseolus, Dolichos lignosus, Cicer arietinum; höhere Ziffer als 4 endlich, wie oben angegeben, bei Vicia Faba.

In den Wurzelverzweigungen bleiben sich der Regel nach die Ziffern gleich, oder nehmen ab, falls sie höher als 2 waren. In stammbürtigen Nebenwurzeln nehmen sie häufig — der Stärke der Wurzeln entsprechend — zu, z. B. auf 7, 9, 11 bei Cucurbita maxima, 5, 6, 8 bei Lagenaria und Luffa (van Tieghem), Phaseolus 4—5; Valeriana 5—8; die Adventivwurzeln am Rhizom von Nymphaea alba sind 6—10strahlig, bei Nuphar luteum bis 27strahlig, in einer Luftwurzel von Clusia flava fand van Tieghem 13 Strahlen u. s. w. Doch findet auch der umgekehrte Fall statt: diarche Gefässplatte in allen Adventiv- sowohl wie Seitenwurzeln von Tropaeolum majus, bei tetrarcher Hauptwurzel.

Die Orientirung der Theile ist in den untersuchten Fällen diese, dass bei di- und tetrarcher Structur der Hauptwurzel immer die oder eine der beiden sich kreuzenden Flächen der Gefässplatten mit der Medianebene der beiden um 180° divergirenden Cotyledonen zusammenfällt. Bei den triarchen Hauptwurzeln von Pisum und den anderen genannten triarchen Papilionaceen fallen nach van Tieghem die Ebenen zweier Gefässplatten in die Medianebenen der beiden nur um 120° divergirenden Cotyledonen. Für höhere Ziffern fehlen genaue Angaben. Bei allen Phanerogamen liegt die Ebene diarcher Gefässplatten seitlicher Wurzeln immer in der Medianebene der Hauptachse, von welcher sie entspringen, die eine Ebene tetrarcher, soweit untersucht, desgleichen.

Die ursprüngliche Structur der einzelnen Gewebestreifen zeigt — innerhalb des allgemeinen Bauplans der Wurzelbündel — wenige den Dicotyledonen eigenthümliche Besonderheiten. Für die Gefässplatten ist bemerkenswerth die in der Regel sehr allmähliche Zunahme der Gefässweite in centripetaler Richtung. Nur ausnahmsweise, in den polyarchen Nebenwurzeln am Rhizom von Primula auricula und Nymphaeaceen kommt der bei Monocotylen gewöhnliche Fall vor, dass die kurze, nicht bis zur Mitte reichende Gefässreihe aus wenigen engen, peripherischen und dann aus einem oder einigen sehr weiten besteht (Fig. 164). — In den meisten hierher gehörigen Fällen stellen die ein- bis wenigreihigen Platten im Querschnitt schmale, durch relativ sehr breite Interstitien getrennte Radialstreifen dar, welche in der Mitte zusammenstossen oder durch einen parenchymatischen Axilstrang getrennt, resp. mit einander verbunden sind. Bei den starken polyarchen Nebenwurzeln und in dem obern, in das hypocotyle Stengelglied übergehenden Theile starker Hauptwurzeln ist

diese axile Parenchymmasse, das »Mark« der Wurzeln, von erheblicher Dicke. Selten tritt bei Dicotylen an Stelle des die Gefässstrahlen verbindenden axilen Parenchyms ein Strang Sklerenchymfasern, z. B. den Nebenwurzeln von Stachys silvatica, Mentha aquatica, Hedera Helix (v. Tieghem).

Eine meines Wissens nur bei Dicotyledonen vorkommende Eigenthümlichkeit ist das Vorhandensein eines im Querschnitt etwa halbmondförmigen Bündels von Sklerenchymfasern an der Aussenseite der Siebtheile triarcher und tetrarcher Papilionaceen-Wurzeln (Pisum, Phaseolus). Das Faserbündel liegt innerhalb des Pericambiums. Der Siebtheil bedarf hier übrigens noch einer genauern histologischen Untersuchung.

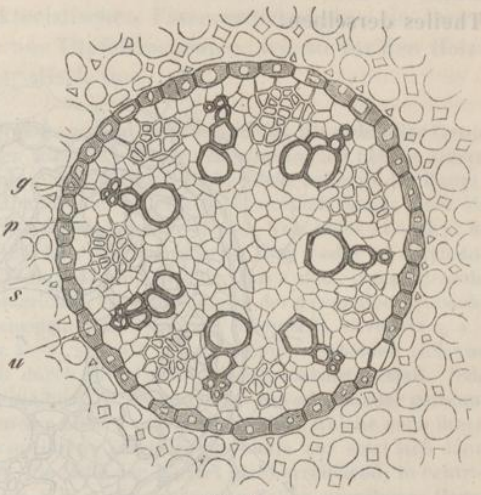


Fig. 164.

Ein Pericambium geht einschichtig oder in manchen Fällen mehrschichtig bei allen untersuchten Dicotylenwurzeln rings um die Gefässplatten. Seine mit der Bildung von Seitenwurzeln in Beziehung stehenden Structureigenthümlichkeiten, die in ihm zuweilen vorkommenden Harzgänge u. s. w., werden unten (§ 117 und 133) zu besprechen sein.

Diese ursprüngliche Structur der Dicotyledonenwurzeln ist allerdings nur in seltenen Fällen dauernd; sie wird meistens, und bei vielen Arten schon unmittelbar nach ihrer Anlegung, verändert durch den von der Innenseite der Siebstrahlen ausgehenden secundären Dickenzuwachs, von welchem Cap. XIV handeln wird. Vgl. Fig. 165. Hieraus resultiren wesentliche thatsächliche Differenzen von anderen, speciell den Monocotylen- und Farnwurzeln, welchen mit Ausnahme mancher Dracaenenwurzeln [1]) diese secundären Veränderungen fehlen. Es muss aber hervorgehoben werden, dass die Veränderungen durch secundären Dickenzuwachs keineswegs allen Dicotylenwurzeln zukommen, also keinen durchgreifenden Unterschied dieser von den übrigen begründen. Abgesehen von solchen Fällen, wo, wie bei den Nebenwurzeln von Stachys silvatica, Mentha aquatica, Lysimachia nummularia, Myriophyllum, Hippuris, der secundäre Zuwachs verschwindend gering und als solcher selbst zweifelhaft ist, weil oft die innersten, die Platten verbindenden Gefässe auch anderwärts sehr spät ausgebildet werden, fehlt derselbe einer Anzahl von Nebenwurzeln vollständig.

Fig. 164. Primula Auricula (225). Querschnitt durch das heptarche Gefässbündel einer Adventivwurzel und seine Umgebung. *p* Pericambium. *g* die äussern Primordialgefässe der Gefässstrahlen, welche mit eben so viel Siebgruppen *s* alterniren und von diesen durch zartwandiges Parenchym getrennt sind; *u* Endodermis, aussen von derselben ziemlich dickwandiges Rindenparenchym mit im Querschnitt viereckigen Intercellularräumen.

1) Vgl. Caspary, Pringsh. Jahrb. I, 446. — Falkenberg, l. c. 197.

So denen von Gunnera[1], der Nymphaeaceen, Ficaria ranunculoides, Primula auricula — zu welchen ausgedehntere Untersuchung voraussichtlich noch andere hinzufügen wird. Dass an der Insertionsstelle der in Rede stehenden Wurzeln von Ficaria und Nuphar ein nachträglicher rudimentärer Dickenzuwachs vorkommt[2], ändert nichts an der Beschaffenheit des weitaus grössten Theiles derselben.

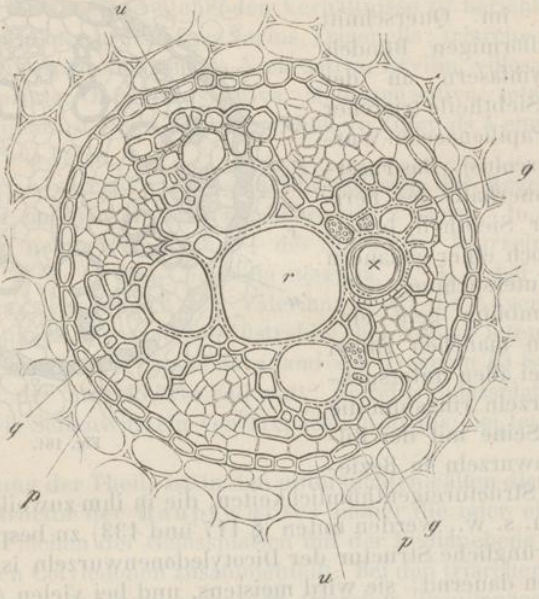


Fig. 165.

Es steht wohl in nächster Beziehung zu dem Auftreten des secundären Zuwachses, dass bei den dicotylen Wurzeln eine Sklerose der Endodermis nur selten vorkommt. Doch findet sich solche z. B. bei den Adventivwurzeln am Rhizom von Primula auricula, Ranunculus repens; vgl. Fig. 164 und 165. —

2) Der axile Wurzelstrang der Gymnospermen[3] ist dem gewöhnlichen der Dicotylen im allgemeinen gleich gebaut. Seine ursprüngliche Structur wird immer sehr früh verändert durch secundären Zuwachs vom Cambium aus; diesem dürften auch die von Reinke dargestellten Sklerenchymfasern in

Fig. 165 (145). Ranunculus repens. Querschnitt durch das Gefässbündel einer alten Adventiv-Wurzel. *u* Endodermis. *p* Pericambiumschicht. *g* äussere primordiale Gefässe des tetrarchen Gefässtheils. *r* grosses axiles Tüpfelgefäss. In dem Tüpfelgefäss *x* Flächenansicht einer rund perforirten Querwand. An die von *g* nach *r* gehenden primären Gefässplatten ist eine schmale Zone secundären Holzes angesetzt, die Zellen zwischen diesem und den Siebgruppen tangential getheilt. Vgl. Cap. XIV.

1) Reinke, Morpholog. Abhandl. p. 58.

2) van Tieghem, l. c. p. 266 ff.

3) S. v. Tieghem, l. c. — Strasburger, Coniferen u. Gnetaceen p. 340, 360 ff. — Mettenius, Beitr. z. Anatomie d. Cycadeen p. 595 ff. — Reinke, Morpholog. Abhandl. I.

der Peripherie der Siebregion bei Dioon ihre Entstehung verdanken. Das Pericambium ist über den Kanten der Gefässplatten einschichtig bei Taxus, Thuja, Biota; mehrschichtig (3—4 bis 7 Zellenlagen stark) bei Arten von Podocarpus, Pinus, und den untersuchten Cycadeen.

Die Gefässplatten bestehen an ihren Aussenkanten aus Tracheiden mit den für diese Region allgemein charakteristischen Faserverdickungen, in ihrem inneren, später entwickelten Theile aus Tüpfeltracheiden, wie sie für den Holzkörper der Gymnospermen charakteristisch sind.

Unter den Coniferen haben die Cupressineen und Taxineen in den Wurzeln aller Grade diametrale diarche Gefässplatte, seltener triarche. Bei den Abietineen sind höhere Ziffern und mit diesen grössere individuelle Schwankungen Regel, ohne dass dabei in der Hauptwurzel eine constante Beziehung derselben zu der gleichfalls bekanntlich immer mehr als 2 betragenden und schwankenden Zahl der Cotyledonen bestände. Von Abies excelsa z. B. fand van Tieghem an 13 Keimpflanzen triarchen Wurzelstrang bei 7, 8, 9 oder 10 Cotyledonen; an einer mit 6 Cotyledonen den Strang diarch, an einer mit 8 den Strang tetrarch. Aehnliche Verhältnisse ergaben die zahlreichen Untersuchungen der genannten Beobachter für die Arten der Gattung Pinus im engsten Sinne (P. Pinea, halepensis, silvestris u. a.). Die Zahl der Gefässplatten beträgt hier 3—6, selten 7. Dieselben unterscheiden sich von denen der nächstverwandten Abietineen durch ihre einem Y vergleichbare Gestalt. Jede ist, streng wörtlich genommen, diarch; sie beginnt aussen mit zwei von einander getrennt dem Pericambium angrenzenden Reihen von etwa 5 engen Tracheiden, welche nach innen convergiren und aneinanderstossen. Von ihrem Vereinigungspunkte aus setzt sich dann eine 1—2reihige radiale Tracheidenreihe, die Mitte der Wurzel nicht erreichend, in centripetaler Richtung fort. In dem Winkel des Y liegt ein von zarten Zellen umgebener Harzgang.

Die untersuchten Wurzeln von Ephedra haben diametral-diarchen Gefässkörper.

Von den Cycadeen ist der Gefässkörper bei den untersuchten Nebenwurzeln und Wurzelzweigen zahlreicher Arten meistens diametral-diarch, beide ursprüngliche Platten in der Mitte zusammenstossend oder durch Parenchym getrennt. Das Gleiche gilt für die untersuchten Hauptwurzeln von Cycas revoluta und Zamia furfuracea. Seltener sind, bei starken Nebenwurzeln der gewöhnlich diarchen Arten, die Bündel dreistrahlig. Bei einer hybriden Ceratozamia fand van Tieghem 3 oder 4, bei einem Exemplar von Zamia muricata Mettenius 6 Gefässplatten in der Hauptwurzel. In den Nebenwurzeln von Cycas revoluta treten nach Mettenius (l. c. p. 596), wenn die centripetale Entwicklung der Platte schon vorgeschritten ist, seitlich von ihrer peripherischen Kante einige zerstreute enge Netzgefässe gleichsam nachträglich auf; ob etwa als erste Anfänge des secundären Zuwachses, bleibt zu entscheiden.

3) Unter den Monocotyledonen sind zunächst manche dünne Hauptwurzeln der Keimpflanze in dem Bau ihres axilen Bündels von Dicotylen und Gymnospermen nicht zu unterscheiden. Von Allium Cepa mit diametral-diarcher, zuweilen auch triarcher Gefässplatte wurde dies schon oben erwähnt; ihm verhalten sich in der Structur der Hauptwurzel gleich A. Porrum, Lilium Martagon; Tulipa Gesneriana mit der Abweichung, dass ihr Pericambium nicht ein-, sondern zweischichtig ist. Bulbine annua hat in der Hauptwurzel drei nicht zusammenstossende, Iris Monnieri 4 Gefässplatten. Schwächere Wurzeln aller Grade verhalten sich den eben besprochenen im wesentlichen gleich.

Stärkere Hauptwurzeln, wie schon die von Asphodelus-Arten, Canna, Asparagus officinalis, dann die der Palmen (Phoenix, Seaforthia elegans) und vor allem die bekanntlich in dieser Classe die Hauptwurzeln an Stärke meist gewaltig übertreffenden, stammbürtigen Nebenwurzeln behalten in der über-

wiegenden Mehrzahl der Fälle den typischen Bauplan allerdings bei, werden aber in dem Maasse, als ihr Bündel an Mächtigkeit zunimmt, polyarch und auch durch mancherlei Differenzen in der Structur der Gewebeelemente reicher gegliedert. Vgl. Fig. 166, 167 und 168.

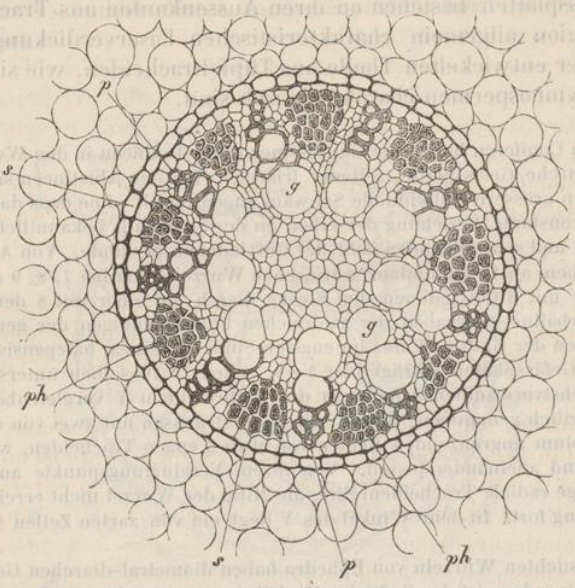


Fig. 166.

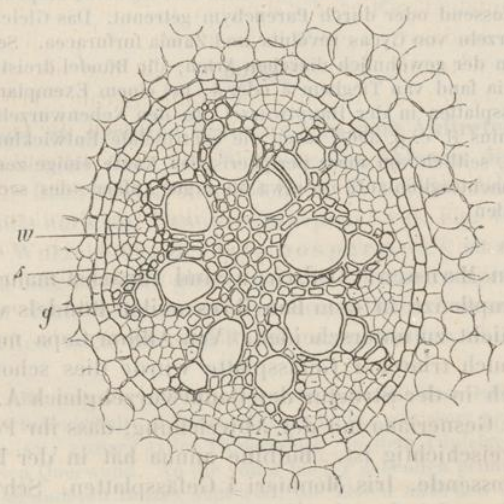


Fig. 167.

Fig. 166. Acorus Calamus, Querschnitt durch das Gefässbündel und die angrenzende Rinde einer Adventivwurzel. *s* Endodermis. *p*, *p* enge Erstlingsgefässe, *g* grössere innere, noch nicht vollständig ausgebildete Gefässe. *ph* Siebgruppen. — Aus Sachs, Lehrb.

Fig. 167. Sehr dünner Querschnitt durch das Gefässbündel einer ältern Adventivwurzel

Was zunächst die Zahl, Anordnung und Form der Gewebegruppen dieser typischen Monocotylenwurzeln betrifft, so steigt die Ziffer der Gefäss- und Siebstrahlen von 5—10 bis zu 20, 30 und mehr. Die dicken Wurzeln von Iris, Asparagus, Smilax (Sarsaparille), Palmen[1]) u. s. w. sind Beispiele für hochgradige Polyarchie. Die Siebstreifen sind immer klein, aus relativ wenigen Elementen bestehend, von rundlichem oder radial gestreckt länglichem Querschnitt. Die ein- bis wenigreihigen Gefässstreifen beginnen in der Peripherie gewöhnlich mit einem kurzen ununterbrochenen Radialstreif enger, nach innen allmählich weiter werdender Tracheen, auf welche dann in centripetaler Richtung plötzlich ein oder wenige sehr weite Netz- oder Tüpfelgefässe folgen. Letztere sind meistens durch eine bis mehrere Lagen interstitieller Zellen von dem peripherischen Theil der Reihe getrennt. Bei stärkern polyarchen Bündeln kommen diese grossen Gefässe oft nur einem Theil der Reihen zu, anderen, mit diesen unregelmässig alternirenden fehlen sie; oder es tritt der häufige Fall ein, dass zwei benachbarte Reihen gegen ein grosses Gefäss spitzwinklig convergiren, im Querschnitt eine V-Figur bildend, in deren Winkel das grosse Gefäss liegt. Uebrigens kommen auch bei Monocotylen Gefässplatten vor, deren Elemente ganz allmählich in centripetaler Folge weiter werden, z. B. bei manchen Orchideen, wie Stanhopea spec., Epidendron ciliare etc. Die Zahl der in radialer Richtung einander folgenden Gefässe einer Platte ist auch hier gering, durchschnittlich 4—6, nicht selten noch weniger. Bei den untersuchten Carices besteht die Reihe meistens aus einem einzigen oder aus 2 in tangentialer Richtung nebeneinanderliegenden engen peripherischen und aus einem weiten, innern Tüpfelgefäss, welch letzteres von jenen durch wenigstens 3 Lagen parenchymatischer Zellen getrennt ist. Zwischen beiden genannten kann ein zweites enges Tüpfelgefäss liegen. Manchen peripherischen Gefässen fehlt das zugehörige weite, so dass von einer Reihe nicht mehr die Rede sein kann.

In kleineren Wurzeln, resp. Strängen, z. B. den oben erwähnten Hauptwurzeln, schwächeren Graswurzeln aller Grade (Secale, Triticum), schwachen Adventivwurzeln von Tradescantia virginica, stossen die Gefässreihen in der Mitte des Stranges entweder zusammen oder convergiren gegen 1 oder 2 in der Mittellinie verlaufende, sehr früh angelegte, aber sehr spät zur Ausbildung gelangende weite Gefässe, mit diesen theils direct in Berührung tretend, theils durch wenige interstitielle Zellen von ihnen getrennt. In stärkeren typischen Monocotyledonen-Wurzeln reichen die radialen Gefässplatten bei weitem nicht bis zur Mitte. Diese wird von einem starken Parenchym- oder Sklerenchymcylinder eingenommen, in dessen Umkreis das System der Gefässplatten einen oft relativ schmalen Ring bildet.

Aussen wird der Gefässring bei der überwiegenden Mehrzahl monocotyledoner Wurzeln umgeben von einem über den Gefässplatten einschichtigen, aussen an die Endodermis grenzenden, ununterbrochenen Pericambium. Selten ist dieses über den Gefässplatten zweischichtig, wie bei der oben erwähnten Hauptwurzel von Tulipa Gesneriana und Sarsaparill-Wurzeln. Eine bemerkens-

derselben Pflanze (445). *s* Endodermis, *g* Erstlingsgefässe, *w* Siebgruppen. Die in Fig. 166 noch zarte axile Zellmasse ist hier sklerotisch, die innern Gefässe vollständig ausgebildet.

[1]) v. Mohl, Palm. structura. Diplothemium maritimum, Tab. 1.

werthe Ausnahme von dieser Regel bilden alle untersuchten Gramineen-Wurzeln (Oryza [1]), Secale, Triticum, Zea, Coix, Sorghum, Hordeum, Paspalum spec. [2]), indem bei ihnen der Regel nach das Pericambium durch die Gefässreihen unterbrochen ist, diese der Endodermis direct angrenzen. Eine kleine Pericambiumzelle liegt jedoch auch hier öfters, z. B. beim Mais, zwischen der Endodermis und dem äussersten Gefässe. Unter den Cyperaceen findet sich das Gleiche bei Carex-Arten. Das enge Tüpfelgefäss grenzt dicht an die Endodermis, z. B. bei C. foenea, folliculata, divulsa, hirta, oder es ist in einem und demselben Querschnitt theils dieses, theils das gewöhnliche Verhältniss, d. h. eine Pericambiumzelle aussen von dem Gefässe vorhanden. Andere Carex-Arten, wie C. brizoides zeigen nach van Tieghem nur das letztere typische Verhalten; desgleichen Cyperus-Arten, wie C. longus, C. alternifolius.

Der Bau der einzelnen Gewebeelemente bei diesen typischen Wurzeln zeigt hinsichtlich der Gefässe und wohl auch der meist noch genauerer Untersuchung bedürftigen Siebröhren mannichfaltige Einzeldifferenzen, auf welche hier nicht näher eingegangen werden kann. Die gleichzeitig longitudinale und concentrische Reihen bildende Zellenmasse zwischen und innerhalb der Gefässplatten zeigt theils exquisit parenchymatischen, theils exquisit sklerenchymatischen Bau oder Mittelformen zwischen beiden. Und zwar erstrecken sich diese Eigenschaften über die ganze in Rede stehende interstitielle Gewebemasse gleichmässig, oder verschieden nach bestimmten Zonen und Gruppen. Von den hier möglichen Combinationen kommen folgende gewöhnlich vor: 1) Die ganze interstitielle Zellmasse, inclusive des axilen Cylinders, bleibt dünnwandig-parenchymatisch: z. B. Adventivwurzeln von Tradescantia virginiana, Curcuma longa, Clivia nobilis (Acorus Calamus intermediär, d. h. mit sehr derbwandigem Parenchym). 2) Die ganze genannte Zellmasse wird sklerenchymatisch, z. B. Carex divulsa, Cyperus alternifolius und wohl die meisten Cyperaceen- und Gras-, Adventivwurzeln, Curculigo recurvata. 3) Die Zellenzüge zwischen den Gefäss- und Siebplatten sklerenchymatisch, mit jenen einen dichten, festen Ring bildend um einen axilen Parenchymstrang mit lufthaltigen Intercellularräumen: Smilax-Wurzeln (Sarsaparille) mit sehr massigem stärkereichem Parenchym, die meisten untersuchten Orchideenluftwurzeln (z. B. Epidendron ciliare, Oncidium sphegiferum), viele Palmenwurzeln (vgl. Mohl, l. c.), bei welchen innerhalb des axilen zartwandigen Parenchyms wiederum zerstreute Sklerenchymfasern vorkommen können, z. B. Chamaedorea elegans. —

Das Pericambium bleibt in den meisten Fällen zartwandig-parenchymatisch, auch da, wo es an Sklerenchym angrenzt, kann aber selbst schliesslich auch ganz oder theilweise an der Sklerose Theil nehmen, ersteres z. B. bei Sarsaparill-Wurzeln, letzteres bei Orchideen, z. B. Epidendron ciliare, wo über jeder Gefässplatte meist 2 seiner Zellenreihen sehr zart bleiben, während die übrigen gleich den innen angrenzenden mächtig verdickt werden. Die bei langlebigen Monocotyledonenwurzeln sehr häufige, wenn auch keineswegs allgemein verbreitete, meist einseitige Sklerose der Endodermis ist im § 27 besprochen worden.

---

1) Nägeli u. Leitgeb. l. c.
2) van Tieghem, l. c.

Von dem bisher betrachteten Typus des Baues monocotyler Wurzelstränge kommen, bei gleichbleibenden Structurverhältnissen der Gewebeformen und Regionen, bezüglich der Anordnung jener Abweichungen verschiedenen Grades vor.

An starken Wurzelsträngen, deren Gefässplatten zum Theil oder sämmtlich paarweise in der Form eines V convergiren, sind zunächst die innerhalb eines V gelegenen Siebgruppen oft kleiner als die zwischen zwei V. Letztere manchmal grosse radial gestellte Platten, jene rundliche Gruppen. So in exquisiter Form bei den Luftwurzeln einer unter dem Namen Philodendron Imbe in Halle cultivirten Aroidee (Fig. 168), bei Palmen; vgl. Mohl's citirte Abbildung von Diplothemium maritimum. Bei Chamaedorea elegans geht diese Ungleichheit weiter. In dem Winkel des V liegt eine kleine, rundliche Siebgruppe; zwischen je zweien aussen eine gleiche, weiter innen eine zweite im Querschnitt elliptische, von der äussern durch interstitielles Sklerenchym, in welchem manchmal Gefässe liegen, getrennt. Es ist also hier eine innere und eine äussere Reihe von Siebgruppen — in dem sonst typischen Strang — vorhanden.

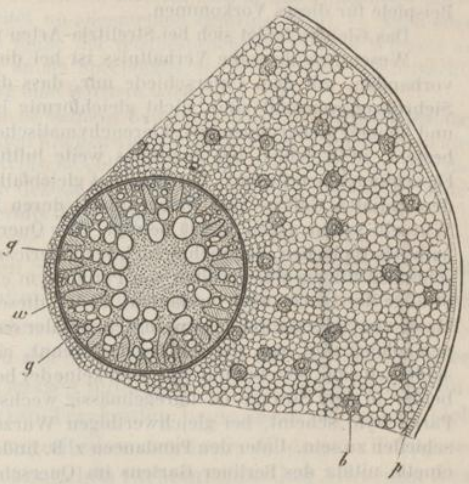


Fig. 168.

Es wurde oben beschrieben, dass die Gefässplatten nicht selten gegen 1 oder 2 axile Gefässe convergiren, wenn auch ohne mit diesen in unmittelbare Berührung zu treten. Solche axile Gefässe kommen manchmal vereinzelt vor, in der Mitte starker Parenchym- oder Fasercylinder, von den innern Rändern der Radialplatten durch viele Zellschichten getrennt. Man findet dergleichen hie und da als individuelle Eigenthümlichkeit mancher Wurzeln, z. B. bei der Veracruz-Sarsaparille[1]; bei Carex folliculata fand ich an demselben Stock Wurzeln von dem für die Carices gewöhnlichen Bau mit starkem, dichtem, sklerotischem Axilcylinder, und andere, bei welchen die Mitte dieses durchzogen wird von etwa 5 mässig grossen, prismatischen, einander berührenden Tüpfelgefässen.

Diese geringfügigen Formen der Abweichung bilden den Uebergang zu der auffallenderen, dass in dem ganzen Cylinder innerhalb des radialen Rings zahlreiche Gefässe sowohl wie Siebröhrengruppen zerstreut stehen, eine Er-

Fig. 168. Philodendron Imbe Hort. Halens. Querschnitt durch eine starke Nebenwurzel, schwach vergr. Axiler Gefässstrang, rechts die ganze Rinde. *g* Aussenrand der Gefässreihen. Die schräg schraffirten Radialstreifen, *w*, die Siebgruppen. *p* Periderma, *b* Faserbündel, einen milchsaftführenden Intercellulargang umschliessend.

1) S. Berg, Atlas d. pharmac. Waarenkunde, Taf. III, g.

scheinung, welche starken Adventivwurzeln vieler epiphyter Aroideen, der untersuchten Musaceen, der Dracaeneen, Pandaneen (Pandanus, Freycinetia, Cyclanthus) und der Palmen Iriartea exorrhiza und I. praemorsa eigen ist.

Während alle untersuchten Wurzeln terrestrischer und die vieler epiphytischer Aroideen gewöhnlichen typischen Bau zeigen, ist bei den starken Luftwurzeln anderer der weite, immer sklerenchymatische Cylinder innerhalb des radialen Ringes durchsät mit zerstreuten weiten Gefässen und einzeln oder paarweise stehenden, sehr grossen, von Cambiform begleiteten Siebröhren, welche beiderlei Elemente nicht mehr in den Radialreihen stehen; Tornelia fragrans, Heteropsis ovata, Monstera surinamensis, Adansonii, Rhaphidophora angustifolia, Scindapsus pictus, Philodendron micans, Anthurium digitatum[1]) sind Beispiele für dieses Vorkommen.

Das Gleiche findet sich bei Strelitzia-Arten und wohl auch anderen Musaceen[2]).

Wesentlich dasselbe Verhältniss ist bei den Wurzeln der Dracaenen und Pandaneen vorhanden, mit dem Unterschiede nur, dass das axile Gewebe, in welchem Gefässe und Siebröhren vertheilt sind, nicht gleichförmig ist, sondern vielmehr rings um die Gefässe und kleinen Siebgruppen aus sklerenchymatischen Fasern, dazwischen aber aus Parenchym besteht, in welchem bei Pandanus weite luftführende Intercellulargänge und zerstreute Faserbündelchen liegen. Der Ring hat gleichfalls sklerotisches Interstitialgewebe zwischen den radialen Gefäss- und Siebgruppen, deren Zahl bei mässig (1,5^{cm}) starken Pandanus-Wurzeln schon gegen je 200 beträgt. Der Querschnitt solcher Wurzeln zeigt daher innerhalb des typischen, von mehrschichtigem Pericambium und Endodermis umgebenen relativ schmalen Ringes einen weiten von Parenchym erfüllten Raum, in welchem zahlreiche dicke Stränge der Länge nach verlaufen. Jeder dieser Stränge besteht aus einer vielschichtigen Masse von Sklerenchymfasern, in der ein oder einige isolirte weite Gefässe oder kleine Gruppen solcher und, von den Gefässen getrennt, eine oder einige kleine Siebgruppen eingeschlossen sind, seltener nur eine oder keine der beiden Röhrenformen vorkommt. Die Stellung beider in dem Strange ist unregelmässig wechselnd. Die Vertheilung der Stränge in dem Parenchym scheint, bei gleichwerthigen Wurzeln, nach den Species einigermassen verschieden zu sein. Unter den Pandaneen z. B. finde ich sie in den stärksten Wurzeln bei Freycinetia nitida des Berliner Gartens im Querschnitt einzeln und unregelmässig zerstreut; bei Pandanus pygmaeus (graminifolius der Gärten) in quere, d. h. einem Diameter parallele Reihen geordnet, welche durch breitere Parenchymstreifen von einander getrennt sind; bei P. odoratissimus sind zwei bis mehr Stränge, von einander durch schmale Parenchymstreifen getrennt, gruppenweise zusammengestellt und die Gruppen zwischen breiteren Parenchymmassen zerstreut. Mit abnehmender Stärke der Wurzeln werden die in Rede stehenden Structurverhältnisse vereinfacht. Ein 1—2^{mm} dicker Wurzelast von Pandanus pygmaeus z. B. hat innerhalb des radialen Ringes etwa 2—3 grosse Gefässe und ebensoviele Siebgruppen innerhalb gleichförmigen, in den Ring sich direct fortsetzenden Fasersklerenchyms. Etwa 1^{mm} dicke Wurzeläste der Dracaena reflexa haben durchaus typischen Bau, der radiale Ring umgibt einen zartwandigen axilen Parenchymcylinder. In diesem tritt bei stärkern Wurzeln erst ein unregelmässig gestellter gefässführender Sklerenchymstrang auf, in dem Maasse als die Wurzeln stärker sind, mehrere bis sehr zahlreiche.

Die zolldicken Wurzeln von Iriartea[3]) endlich sind von den letztbesprochenen ausgezeichnet erstlich dadurch, dass ihr mächtiger Gefässkörper nicht cylindrisch, sondern tief gefurcht ist, im Querschnitt von der Form eines Sterns mit gegen 10 stumpfen, meist zweispaltigen Strahlen; ferner dadurch, dass auch der radiale Ring zertheilt ist in Sklerenchymbündel, welche die Gefässe und Siebgruppen einschliessen und radiale, theils schmale, 1—2schichtige, theils vielschichtige Parenchymstreifen, welche die Bündel von einander trennen. Die Mitte des Sterns besteht der Hauptmasse nach ebenfalls aus dünnwandigem,

---

1) van Tieghem, l. c. p. 149.

2) Vgl. Wittmack, Musa Ensete. Halle (Linnaea) 1867, p. 62.

3) Mohl, Palm. structura Tab. I. Verm. Schriften p. 159. — Karsten, Vegetationsorg. d. Palmen l. c. p. 62, Taf. III, Fig. 3.

vielfach lacunösem Parenchym, welches sich in die radialen Streifen des Ringes direct fortsetzt und in welchem Sklerenchymbündel, die je ein bis mehrere Gefässe und Siebgruppen enthalten, zerstreut liegen. Die Gefässe sind innerhalb der Sklerenchymbündel von 1—2 Lagen Parenchymzellen umgeben, von welchen die dem Ringe angehörenden mit dem mehrschichtigen Pericambium in directer Verbindung stehen. Eine streckenweise verdickte Endodermis scheint, nach Mohl's Abbildung, den Stern zu umgeben. In dem ganzen Parenchym endlich sowohl des Sterns als der ihn umgebenden Rinde liegen zahlreiche kleine Sklerenchymfaserbündelchen, in deren Mitte 1—2 dünnwandige gestreckte Elemente (vielleicht Siebröhren?) eingeschlossen sind. Die Gefässplatten in dem Ringe sind im Querschnitt kurz, unregelmässig, ihre radiale Anordnung und Abwechselung mit den Siebplatten nach Mohl's Abbildung vielfach undeutlich, jedoch im allgemeinen erkennbar. Die Ausbildung der Elemente beginnt sowohl bei Iriartea (Karsten) als in den Pandanuswurzeln in der Peripherie des Ringes und schreitet im allgemeinen centripetal fort. — Nach allen diesen Erscheinungen schliesst sich die Reihe der letztbesprochenen grossen Wurzeln an den Typus der Monocotylen unmittelbar an als Specialfälle, bei welchen mit der beträchtlichen Grösse die anatomische Gliederung eine reichere wird.

Von diesen letztgenannten Strängen ist seinem Bau nach durchaus verschieden das Bündelsystem, welches die p. 243 genannten Knollenwurzeln durchzieht. Bei Dioscorea und Sedum sind seine sämmtlichen Stränge typische collaterale. Für die Ophrydeen gilt das Gleiche mit der Einschränkung, dass die Gefässe nur sehr spärlich entwickelt sind. Jedes Bündel ist von einer gesonderten Endodermis umschlossen.

4) Bei den Filices im weitesten Sinne, den Marsiliaceen, Equiseten, mit wenigen, unten zu nennenden Ausnahmen, weicht der axile cylindrische Strang der Wurzel von den bisher betrachteten Typen in seiner Gliederung nicht ab[1]. Sein Gefässkörper ist, mit Ausnahme der Marattiaceen, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle diametral-diarch, aussen jederseits mit einigen neben einander liegenden engen, faserig verdickten Tracheiden beginnend, an welche sich in centripetaler Richtung eine bis wenige Reihen weiterer, oft grosser Treppentracheiden von der für die Farne gewöhnlichen Structur (nur bei Athyrium filix femina[2] ächte Gefässe) anschliessen. Vgl. Fig. 169. Bei Botrychium sind die mehrreihigen Tracheiden von anderm, dem für Stamm- und Blatt p. 360 beschriebenen gleichem Bau und alle von nahezu gleicher, relativ geringer Weite. Triarche und tetrarche Bündel kommen bei starken Wurzeln gewöhnlich diarcher Species zuweilen vor — triarche sind bei Pilularia, Equisetum, Botrychium, Blechnum brasiliense, Cyathea medullaris beobachtet, tetrarche bei Equisetum, genanntem Blechnum und Cyathea. Bei den untersuchten Trichomanes-Arten[3] kommen meist tri- bis octarche, selten diarche Stränge vor, welch letztere dagegen den Hymenophyllum-Wurzeln eigen sind. Ueber die monarchen Bündel einiger Trichomanes-Arten s. unten. —

Die Gefässplatten sind in den meisten Fällen in der Mitte vereinigt, bei dünnern Strängen oft durch ein sehr grosses Gefäss (z. B. Equisetum) oder durch eine aus 2 grossen Gefässchen bestehende, mit dem diametralen Plattenpaare rechtwinklig gekreuzte Reihe (Fig. 169). Im übrigen kommen mannichfaltige untergeordnete Formdifferenzen vor; regelmässig elliptischer Querschnitt der diametralen vereinigten Platte z. B. bei Osmunda, Todea spec. u. s. f.

Die Anordnung der Siebgruppen entspricht dem allgemeinen Wurzelbau-

1) Vgl. Nägeli u. Leitgeb, van Tieghem, Russow, l. l. c. c.
2) Vgl. p. 172.
3) Mettenius, Hymenophyllaceen, l. c. p. 420. — Russow, l. c. p. 95.

plan; ihre histiologischen Eigenschaften sind denen der zugehörigen Stämme im Wesentlichen gleich und wie diese noch der nähern Untersuchung bedürftig.

Das Pericambium tritt in der Regel als eine ringsum einfache Schicht auf; doch kommt es auch zweischichtig vor: nur über den Siebgruppen bei Aspidium Thelypteris, ringsum bei Polypodium ireoides, [1]) ringsum mehrschichtig bei Osmunda und Todea. Bei den Equiseten stehen im Gegensatz zu den übrigen

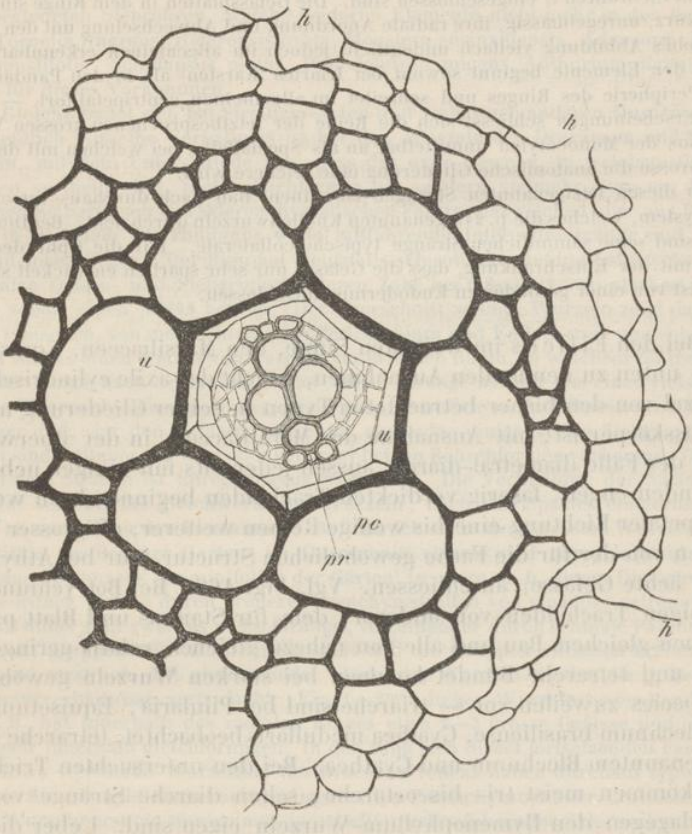


Fig. 169.

hierher gehörigen Formen alle seine Zellen genau vor denen der Endodermis-Scheide und sind mit dieser aus Theilung der innersten Rindenschicht hervorgegangen. Diese bildet bei den übrigen gefässführenden Kryptogamen die Endodermis allein, das Pericambium wird durch tangentiale Theilung des von ihr umgebenen Pleromcylinders angelegt.

Fig. 169. Adiantum Moritzianum (225). Alte Wurzel. Querschnitt. *h*—*h* durchschnittene Haare der Epidermis. *u* Endodermis. *pc* Pericambium. *pr* Erstlingstracheiden des diarchen, mit 2 Siebgruppen alternirenden Gefässkörpers.

1) van Tieghem, l. c. — Vgl. auch Nägeli u. Leitgeb, p. 83.

In der Endodermis sind, ausser mancherlei untergeordneten Formdifferenzen, die vor den Kanten der Gefässplatten liegenden Zellen, die Initialzellen der Seitenwurzeln, oft durch beträchtlichere Grösse von den übrigen ausgezeichnet. Der Bau der Endodermis ist im übrigen im Wesentlichen der gleiche wie bei den Bündeln der zugehörigen Stämme.

Die Orientirung der diametral diarchen Gefässplatten ist bei den Kryptogamen-Wurzeln immer diese, dass ihre Fläche die Medianebene der nächsthöhern Verzweigungsordnung rechtwinklig schneidet. Die am Stamme entspringenden scheinen je nach den Arten zur Medianebene dieses ebenso orientirt zu sein, oder ihre Fläche in die Medianebene des Stammes zu fallen. —

Die axilen Wurzelstränge der Marattiaceen[1]) sind, bei sonstiger Uebereinstimmung des Baues, von denen der übrigen Farne ausgezeichnet durch tetrarchen bis polyarchen Gefässkörper. Zahl und Länge der Radialplatten steigt, bei der gleichen Species, mit der Stärke der Wurzeln; erstere bis auf 18—20. In stärkern Wurzeln findet man sie öfters paarweise convergirend und im Querschnitt zur V Figur vereinigt. Die Gefässplatten reichen bei den über dem Boden befindlichen Wurzeln nicht bis zur Mitte des Strangs; bei den dünnen im Boden befindlichen, 4—5 strahligen Zweigen stossen sie, nach Russow, in der Mitte zusammen.

Der sehr kleine Wurzelstrang von Azolla[2]), in seiner Entwicklung abweichend von dem der Farne, hat nach Strasburger einen meist triarchen, nur aus Spiraltracheiden bestehenden Gefässtheil. Ausser diesem liegen innerhalb des Pericambium nur einige unscheinbare, einen zweifelhaften Siebtheil bildende Elemente.

§ 109. Einen von dem allverbreiteten radialen Wurzeltypus abweichenden Bau haben die axilen Bündel in den Wurzelträgern der Selaginellen, den ächten Wurzeln dieser Gewächse, den dünnern Wurzeln der Lycopodien, den Wurzeln von Isoëtes und Ophioglossum. Mit Ausnahme der Wurzelträger von Selaginella Kraussiana besteht die Eigenthümlichkeit dieses Baues darin, dass der Gefässtheil, meist monarch, entweder die eine Seite des Bündels einnimmt und der Siebtheil die andere — also collaterale Anordnung, — oder dass jener wenigstens dem einen Rande des ihn rings umgebenden Siebtheils stark genähert ist. Die meisten hierher gehörigen Wurzeln resp. Wurzelträger sind gabelig verzweigt und zeigen eine bestimmte Orientirung der Bündeltheile in den successiven Gabelungen. Man könnte daher den in Rede stehenden Bau als den für die dichotomen Wurzeln charakteristischen betrachten, wenn nicht die von Ophioglossum immer durchaus unverzweigt wären[3]), ohne dass irgend ein thatsächlicher Grund vorläge für die Annahme van Tieghem's, nach welcher diese unverzweigte Wurzel der geförderte Gabelast einer schon innerhalb der Rinde des sie erzeugenden Stammes gegabelten Wurzel wäre; deren anderer Gabelast nicht zur Ausbildung käme.

---

1) Meyen, Haarlemer Preisschr. (1836) Tab. VIII.

2) Strasburger, Ueber Azolla, p. 48.

3) Vgl. Holle, Bot. Ztg. 1875. Mit der Angabe van Tieghem's, dass die Wurzeln von Botrychium, mit typisch radialem Bündel, dichotom seien, stehen Holle's Beobachtungen (p. 315) nicht in Uebereinstimmung.

Von den dichotomen Wurzelträgern[1]) und Wurzeln der Selaginellen sind zunächst die Wurzelträger der S. Kraussiana durch cylindrische Gefässbündel ausgezeichnet, in welchen die Mitte des centralen und in centrifugaler Folge sich ausbildenden Gefässtheils von den engen Erstlingstracheiden eingenommen, die Peripherie von weiteren Treppentracheiden gebildet wird. Der Siebtheil umgibt den Gefässtheil ringsum als mehrschichtige kleinzellige Zone; er ist histiologisch noch genauer zu untersuchen. Zur Bildung der Bündel des ersten Wurzelpaares wird das Bündel des Trägers gleichsam in zwei Hälften gespalten, in welchen eine Gruppe von engen Erstlingstracheiden den einen Rand des Gefässtheils einnimmt, von dem die Ausbildung der Elemente nach der anderen breiteren Seite fortschreitet. Der Gefässtheil ist sonach monarch, ähnlich den gewöhnlichen collateralen Bündeln, von welchen sich die in Rede stehenden dadurch unterscheiden, dass der Siebtheil rings um den ganzen Gefässtheil geht.

Der letztbeschriebene Bau kommt allen untersuchten Selaginellawurzeln und den Wurzelträgern von Selaginella Martensii zu. Diese Bündel spalten sich für die Dichotomien derart, dass die Theilungsebene mitten durch die Erstlingsgruppe und den dieser diametral gegenüberliegenden Rand des Gefässtheils geht. Die Orientirung der Bündel mit einseitiger Erstlingstracheidengruppe ist an den vom Stengel entspringenden Primärachsen die, dass jene Gruppe nach dem Grunde des Stengels sieht. An den Gabelästen liegt sie immer an der innern, dem anderen Aste des Paares zugekehrten Seite. Bei jeder Gabelung macht daher jedes aus der Spaltung des Hauptbündels hervorgegangene Bündel eine Drehung um 90°, und zwar findet diese innerhalb der Hauptachse allmählich statt, auf dem Wege, den beide Bündel hier von ihrer oberhalb der Gabelungsstelle gelegenen Trennungsstelle bis zu jener nebeneinander herlaufen. Nur bei den ersten Gabelzweigen des Wurzelträgers von S. Kraussiana kommt die gleiche Orientirung ohne Drehung zu Stande.

Die schwachen Bündel in den Wurzeln von Isoëtes[2]) zeigen in dem groben Bau ihres einseitig monarchen Gefässtheils, in der Orientirung dieses in den Gabelästen ähnliches Verhalten wie die von Selaginella. Bezüglich der elementaren Zusammensetzung dieses Theils sind sie dadurch ausgezeichnet, dass derselbe nur aus einigen Reihen von Ring- und Netztracheiden, ohne Treppengefässe besteht. Der Siebtheil ist, soweit die Untersuchungen reichen, schwach und nur auf der den Erstlingstracheiden abgekehrten Seite des Bündels entwickelt, im Querschnitt ein schmaler halbmondförmiger Streifen, seine histiologische Structur unklar. Die Lage des Bündels in der Wurzel ist von Anfang an schwach excentrisch und zwar bei den Gabelästen jeweils dem anderen Aste des Paares zugekehrt. Die durch einseitig vorherrschende Ausdehnung der Rinde und ihrer grossen Luftlücken verursachte Excentricität nimmt mit der Dicke der Wurzeln zu. Nach der kurzen Angabe von Mettenius[3]) ist der Bau des Gefässtheils und die excentrische Lage des Bündels in den Wurzeln von Phylloglossum ähnlich wie bei Isoëtes. Das Bündel ist der in Beziehung auf das Stämmchen basiskopen Seite der stets unverzweigten Wurzel genähert.

Die dünnen Wurzeln von Lycopodium, welche schon p. 364 beschrieben wurden, schliessen sich hier unmittelbar an.

Endlich sind die Wurzeln von Ophioglossum hier zu nennen[4]). Ihr axiler Strang zeigt in seinem kreisförmigen Querschnitt die auf die Abstammungsachse bezogen grundsichtige (untere) Hälfte aus lückenlos verbundenen, denen des Stämmchens (p. 360) gleichen Tracheiden gebildet. Der obere Rand des Bündels wird eingenommen von einem durchschnittlich zweireihigen Halbring relativ grosser weiter Siebröhren. Zwischen diesem Sieb- und dem Gefässtheil liegen einige — durchschnittlich 3 — Schichten zarter, prismatischer stärkefreier engerer Elemente, deren Siebröhrennatur zweifelhaft ist; eine Lage zarter Zellen trennt in der Regel den Gefässtheil von der Endodermis, während die Siebröhren dieser unmittelbar angrenzen. Letzteres gilt nach van Tieghem manchmal auch für die 2 mittleren Tracheiden des unteren Randes. Die Ausbildung der Tracheiden beginnt an der einen Kante des Kreisabschnittes und schreitet von dieser aus um den convexen

1) Nägeli u. Leitgeb, l. c. p. 124.
2) Hofmeister, Beitr. z. Kenntn. d. Gefässkryptog. I. — Nägeli u. Leitgeb, l. c. 131.
3) Bot. Ztg. 1867, p. 99.
4) van Tieghem, Russow, l. c.

Rand und von diesem aus gegen den Siebtheil fort. Die Endodermis ist, wie die der Stämmchen, von dem übrigen Rindenparenchym nur durch den welligen Streifen der Radialwände verschieden.

4. Unvollkommene und rudimentäre Bündelstämme.

§ 110. Die in Vorstehendem beschriebenen Gefässbündel kommen den mit chlorophyllreichem Laube versehenen Landpflanzen, auch den Stengeln und Blättern der Parasiten, welche kein oder nur Spuren von Chlorophyll enthalten, wie die Orobanchen, Cuscuten, Lennoaceen etc. zu. Sie sind, wie p. 333 angedeutet wurde, caeteris paribus im allgemeinen um so ausgebildeter, je mehr die Laubfläche entwickelt ist.

Umgekehrt nimmt die Ausbildung des Gefässbündelsystems in jeder Hinsicht ab mit der in der Luft ausgebreiteten Laubfläche; und zwar sowohl seine Gliederung in Einzelstränge und deren Zweige, wie seine Reduction auf den axilen Strang im Stamm vieler submerser Pflanzen (vgl. p. 288, 333), seine Vereinfachung in den submersen Blättern amphibischer Pflanzen (p. 318) klar anzeigt; — als auch die anatomische Gliederung des einzelnen Bündels. Letztere lässt zunächst, bei gleichbleibendem Bauplan, eine Verminderung der charakteristischen Gewebeformen erkennen, wie z. B. die Vergleichung der Stamm- und Wurzelbündel von Ranunculus repens (Fig. 152, 165) mit denen von R. fluitans (Fig. 153, 163) lehrt; und zwar vorwiegende Verminderung des Gefässtheils bei gleichbleibendem oder minder abnehmendem Siebtheile. Sodann, bei fortschreitender Abnahme der charakteristischen, zumal der trachealen Elemente auch Abweichungen von ihrer gewöhnlichen typischen Anordnung. Weiter gänzliches Schwinden der trachealen Elemente, zuletzt auch der Siebröhren, so dass das ganze Bündel durch einen Strang gleichartiger gestreckter Zellen ersetzt wird. Endlich Abwesenheit auch jeder rudimentären Andeutung eines Gefässbündels, wie in dem winzigen schwimmenden Laube der Wolffien, einem grosszelligen, mit einer an der die Luft berührenden Fläche Spaltöffnungen führenden Epidermis bedeckten Parenchymkörper. [1])

Jene Fälle unvollkommen ausgebildeter Bündel sind den bisher betrachteten completer entgegenzustellen. Sie theilen sich in zwei Hauptkategorien, nämlich solche, welche als complete Bündel angelegt und dann durch Schwinden des Gefässtheils mehr oder minder unvollständig *werden* — also Bündel mit vergänglichem Gefässtheil; — und andere von Anfang an unvollkommen *bleibende*. Beiderlei Formen schliessen sich durch mancherlei oben schon mehrfach erwähnte intermediäre gradatim an die completen an.

Vor allem gilt dies von den durch Schwinden der Tracheen *unvollständig werdenden*. Bei vielen krautigen Pflanzen mit collateralen Bündeln tritt, wie p. 339 beschrieben wurde, mit vollständiger Ausbildung der Gewebe an Stelle der Erstlingsgefässe ein Intercellulargang auf.

Bei einer Reihe anderer, submerser oder theilweise submerser Wassergewächse gehen in den meisten Bündeln auf weite Strecken alle Gefässe sofort zu Grunde, nachdem sie als Ring- oder Spiralgefässe angelegt waren. An Stelle des Gefässtheils befindet sich in dem erwachsenen Bündel ein (von Wasser er-

1) Hegelmaier, Lemnaceen, p. 31.

füllter) Intercellularkanal, an dessen Wänden die Reste der Membranverdickungen erhalten bleiben können. Der Siebtheil der Bündel ist dagegen persistent und in vielen hierhergehörigen Fällen sehr ausgebildet. Diese Erscheinungen finden sich, nach den Einzelfällen mannichfach variirt, besonders auffallend in den Stengeln der Potamogetonen und den an diese sich anschliessenden submersen Pflanzen mit axilem Strang oder sehr einfachem Bündelsystem.[1]) Auch bei denjenigen dieser Formen, wo wie bei P. natans gesonderte Blattspur- und gemeinsame Stränge unterschieden werden können, gibt der Defect der Gefässe einerseits, und andrerseits die dichte Stellung der Bündel dem ganzen Bündelsystem oft eine auf den ersten Blick schwer zu entziffernde Structur, auf welche hier etwas näher einzugehen ist.

Der Verlauf der Blattspur- und der 4 stammeigenen Stränge im Stamme von Potamogeton natans und perfoliatus ist oben p. 282 beschrieben. Alle

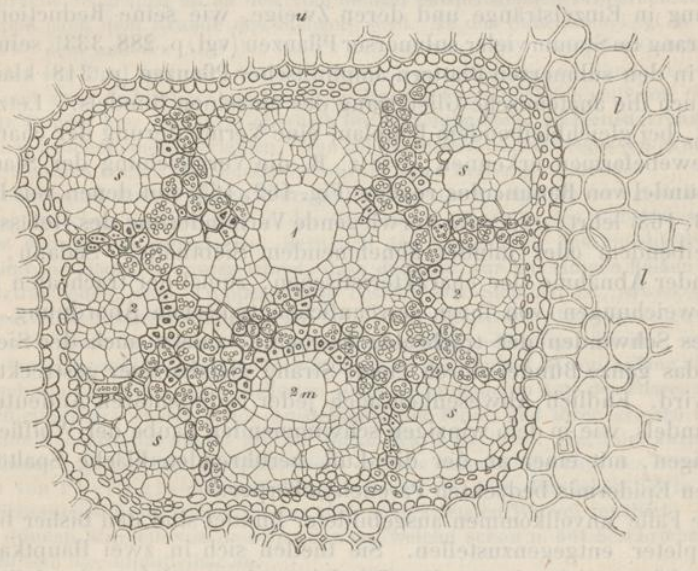


Fig. 170.

Bündel sind ihrer Anlage nach collateral und normal orientirt. Im Knoten sind alle Theile derselben persistent, durch Anastomosen frühzeitig unregelmässig verbunden. In dem ganzen Internodium dagegen schwindet von den Blattspursträngen der ganze Gefässtheil mit Beginn intensiverer Streckung und wird

Fig. 170 (145). Potamogeton natans. Axiler Gefässbündel führender Körper des Internodiums, Querschnitt. *u* einseitig verdickte (amylumhaltige) Endodermis. Aussen von derselben lacunöses (amylumreiches) Rinden-Parenchym, *l* Luftlücken. — Erklärung der Ziffern p. 282. Die zarten Gewebegruppen der bezifferten Kreise sind die Siebtheile, die weiten Maschen in denselben die Siebröhren der Bündel; die Kreise, in welchen die Ziffern stehen, die — zumeist in Lücken verwandelten — Gefässtheile derselben. Zwischen den Bündeln Amylumführendes Parenchym, und Sklerenchymfasern mit engem, als dunkler Punkt erscheinendem Lumen.

1) Vgl. p. 288 und die dort citirte Literatur.

durch einen ohngefähr cylindrischen engen, von schmalen, gestreckten Zellen begrenzten Intercellulargang ersetzt.[1]) Bei P. perfoliatus gilt das Gleiche auch für die 4 stammeigenen Stränge; bei P. natans dagegen sind die wenigen (1—3) Netz- und Ringtracheen dieser meistens persistent. Die Siebtheile aller Bündel sind sehr entwickelt und bleibend. Alle Bündel sind ferner einander dicht genähert, nur durch wenige Lagen amylumreicher Parenchymzellen getrennt, welche von kleinen Sklerenchymfasergruppen durchsetzt werden; und zusammengeordnet zu einem axilen, im Querschnitt rechteckigen Strange, der von dem lacunösen Rindenparenchym durch eine später sklerotische Endodermis abgegrenzt wird (Fig. 170). Innerhalb dieser steht mitten vor jeder längern Seite des Rechtecks ein Bündel: vor der einen ein grösseres, das sympodiale, von dem zweitobern Blatt herabkommende; vor der anderen ein etwas kleineres, das mediane des zum Internodium gehörigen, nächsthöhern Blattes. Mitten vor jeder kürzern Seite steht eines der seitlichen Bündel dieses Blattes; die 4 stammeigenen vor den 4 Ecken. An dem weiten Intercellulargang des sympodialen Bündels liegt eine Siebröhrengruppe um die Aussenseite, und zwei etwas kleinere symmetrisch rechts und links von der Mitte der Innenseite. An den übrigen Bündeln wird der Intercellulargang resp. die Gefässgruppe von einer Siebröhrengruppe aussen bogig umfasst.

Bei den anderen untersuchten Potamogetonen (lucens, gramineus, densus, crispus, pectinatus, pusillus), bei Zanichellia, Althenia, Cymodocea, Zostera sind die Tracheen im Knoten persistent, im Internodium alle transitorisch. Jedem Bündel entspricht ein Intercellulargang, aussen umringt von einem Siebtheile. Wo mehrere Bündel das Internodium durchziehen, wie bei P. lucens, gramineus, densus, crispus, sind sie einander, ähnlich wie für P. natans beschrieben wurde, sehr genähert; die beiden Blattspurstränge im Internodium von P. lucens und gramineus bis zu dem Grade, dass ihre einander zugekehrten Intercellulargänge nur durch eine Zellschicht getrennt werden oder, in den allermeisten Fällen, zu einem einzigen Gang vereinigt sind.

Der einzige axile Sympodialstrang, welcher (ohne stammeigene Bündel) das Internodium im aufrechten Stengel von P. pectinatus und pusillus durchzieht (Fig. 171), hat nach Art eines concentrischen Bündels einen centralen, an Stelle der Gefässgruppe getretenen Intercellulargang und dieser wird rings umgeben von einem relativ mächtigen und grosse Siebröhren führenden, aussen durch die zuletzt sklerotische Endodermisscheide begrenzten Siebtheil.

Den letztgenannten Formen ganz ähnlich verhalten sich die Bündel in den Stämmchen von Zanichellia, Althenia, nur mit dem Unterschiede, dass der Siebtheil sehr zart und schwach ist und aus gestreckten Zellen mit wenigen undeutlichen Siebröhren besteht. Auch Elodea und Hydrilla, von denen später die Rede sein wird, schliessen sich hier an.

Die Gefässgruppen von Cymodocea aequorea[2]) und Zostera verhalten sich sowohl in den Knoten als den Internodien wie bei den Potamogetonen. Der aus dem Gefässtheil hervorgegangene Intercellularkanal liegt bei den kleinen peripherischen Bündeln an der Innenseite, aussen von ihm eine radial gestreckte,

1) A. B. Frank, Beitr. z. Pflanzenphysiol. p. 135.
2) Vgl. Bornet, l. c.

2—3 grosse Siebröhren enthaltende Siebgruppe; in dem stärkern axilen Bündel nimmt er die Mitte ein und hat bei Cymodocea in seiner Peripherie 4 im Querschnitt kreuzweise gestellte Siebgruppen, bei Zostera wird er, ähnlich wie bei Pot. pectinatus, von einem breiten Siebtheile rings umgeben.

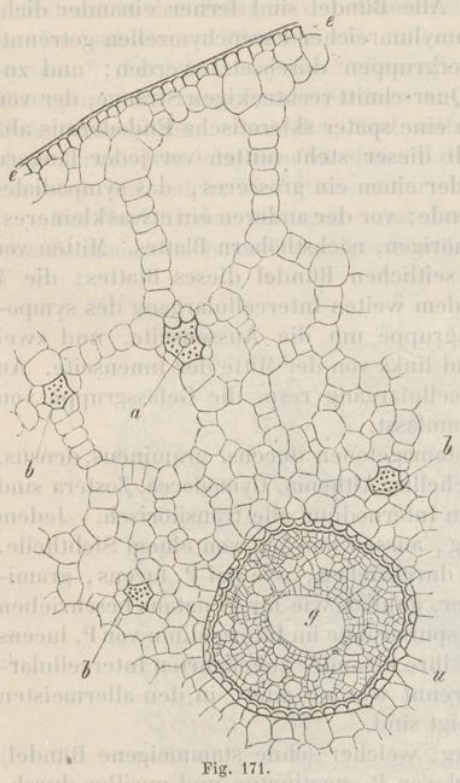


Fig. 171.

Uebergangsformen von den unvollständig werdenden zu den rudimentär bleibenden Bündeln stellen die Stämmchen der Hydrilleen und der Aldrovandia vesiculosa dar.

Elodea canadensis und Hydrilla verticillata haben einen dem von Zanichellia wesentlich gleich gebauten, axilen Strang. Die 1—2 in der jungen Stammanlage vorhandenen axilen Tracheen, von denen aus in jedes Blatt ein Zweig abgeht, werden nur unvollständig angelegt, ihre Wände nur mit Ringabschnitten verdickt, um bei Beginn intensiver Streckung überall — auch in den Knoten — zu verschwinden[1]). Aldrovandia zeigt nach Caspary ein axiles Bündel von 8—9 Ringtracheen, welche sammt ihren zu den Blättern gehenden Zweigen in den Knoten persistent sind, in den sich streckenden Internodien aber schwinden und ersetzt werden durch einen Gang, der von zartwandigen, gestreckten (nicht näher untersuchten) Elementen umgeben wird. Von rudimentär bleibenden Bündeln schliessen sich an die soeben besprochenen zunächst an die im Stämmchen von Ceratophyllum und Najas. Erstere sind nach Sanio ein zu allen Zeiten gefässfreier Strang, bestehend aus einem Mantel enger Siebröhren und gestreckter Zellen, zwischen welchen mehrere kleine, durch Auflösung je einer Zellreihe entstehende Intercellulargänge liegen[2]); und nach innen von diesem Mantel einige Lagen Parenchym, welche einen durch Auflösung eines mehrreihigen Zellstrangs axilen Gang umgeben. Bei Najas findet sich im fertigen

Fig. 171. Potamogeton pectinatus (80). Querschnitt durch ein Internodium des aufrechten Stengels. *g* Intercellulargang an Stelle des geschwundenen Gefässtheils; *u* einseitig verdickte Endodermis; zwischen *u* und *g* der Siebtheil mit weiten Siebröhren. Zwischen *u* und der Epidermis *e* die lacunöse Rinde. *b* Sklerenchymfaserbündel, *a* ein solches mit einer kleinen Siebröhrengruppe in seiner Mitte.

1) Caspary, Sanio, l. c. (p. 288).
2) Vgl. Frank, Beitr. p. 143.

Zustande ein ähnlicher Bau wie bei Elodea; Siebröhren werden nicht angegeben und sind zweifelhaft; der axile Canal entsteht durch Auflösung einer Reihe von Meristemzellen.

Abweichend von dem beschriebenen ist der Bau der gleichfalls rudimentär bleibenden Bündel in den submersen Stämmchen der schwimmenden Utricularien, der Lemnaceen, der Podostemmeen, der Vallisneria spiralis und den humusbewohnenden Rhizomen von Epipogon und Corallorrhiza.

Bei Utricularia vulgaris [1]) ist ein axiler ohngefähr cylindrischer Strang vorhanden, welcher in jedes der sogenannten Blätter einen Ast abgibt. Seine auf den horizontal im Wasser schwimmenden Stengel bezogen obere, kleinere Hälfte besteht aus gestreckt prismatischen, meist flachendigen collenchymatisch-dickwandigen Zellen; die untere aus grösstentheils zartwandigeren Elementen und zwar weiten Siebröhren und zahlreichen engeren, prismatischen Zellen. Nahe der Grenze zwischen Ober- und Untertheil liegt in letzterem, neben dem Centrum, eine einfache Reihe sehr langer, weiter, mit den spitzen Enden aneinander geschobener Tracheiden mit wechselnder Ring- und Spiralfaserverdickung. Bei kleinen, jüngern Exemplaren finden sich keine anderen Tracheiden. In sehr starken Stengeln dagegen fand ich seitwärts von der erwähnten, nahe der Peripherie des Bündels, eine zweite einfache oder doppelte Reihe von Ringtracheiden, welche denen der ersten gleich gebaut, aber um etwa die Hälfte enger sind. Ihre Ausbildung scheint sehr spät stattzufinden. Alle Tracheiden sind persistent, Intercellularräume in dem Bündel überhaupt nicht vorhanden.

Die Bündel im Laube von Lemna [2]) bestehen bei den einheimischen Arten aus einer dünnen Ringtracheidenreihe, welche von einer bis wenigen Lagen gestreckter Zellen umgeben ist. Spirodela polyrrhiza hat statt einer mehrere Tracheidenreihen nebeneinander; bei Lemna valdiviana dagegen unterbleibt die Ausbildung der Tracheiden. — Der Mangel jeglicher Gefässbündel bei den Wolffien wurde schon oben erwähnt.

Die noch der genauen Untersuchung sehr bedürftigen Bündel der Podostemmeen bestehen nach Tulasne's kurzer Angabe [3]) aus einem Faserbündel mit einigen kleinen Ringgefässen, welch' letztere in alten Stengeln manchmal fehlen und durch eine Lücke ersetzt sind. Auch Vallisneria ist noch genauer zu untersuchen.

Der axile Strang im Rhizom von Corallorrhiza enthält in seiner Mitte zwei mehrreihige Stränge eng- und quermaschiger Netztracheiden, von denen die einfachen Bündel für die zweizeiligen Blattrudimente sich abzweigen. Im übrigen besteht er aus gestreckten, meist dünnwandigen Elementen, welche noch näherer Untersuchung bedürfen. Im Rhizom von Epipogon besteht derselbe, soweit die Untersuchungen reichen, nur aus gleichartigen, mässig gestreckten, schräg endigenden, zartwandigen Zellen. —

In den Wurzeln der im Stengel mit unvollständigen, oder mit kleinen, gangführenden Bündeln versehenen wasserbewohnenden Pflanzen können die allerdings hier immer schwach entwickelten Bündel complet, mit persistentem, nach dem radialen Wurzeltypus

1) Vgl. van Tieghem, Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. X, p. 54.
2) Hegelmaier, Lemnaceen p. 48.
3) Archives du Muséum d' hist. nat. Tom. VI, p. 4.

gebautem Gefässtheil versehen sein, z. B. Potamogeton lucens[1]). In der Regel aber werden sie auch hier entweder durch Schwinden der Gefässe, an deren Stelle Intercellulargänge auftreten, unvollständig oder bleiben rudimentär.

Ersteres erfolgt in den Wurzeln durchschnittlich langsamer, die Gefässe persistiren länger als in dem zugehörigen Stengel. Der Bau des Wurzelstranges (Pericambium, alternirende Gefäss- und Siebstrahlen) behält dabei die typische Beschaffenheit, wenn auch die Zahl sowohl der einzelnen Strahlen als auch der einen jeden zusammensetzenden Elemente eine niedrige, erstere auf 4 bis 2, letztere oft auf 1 reducirt ist. Die fertige Wurzel hat daher den typischen Bündelbau, mit der Ausnahme, dass statt der 2—4 durch je ein Gefäss repräsentirten Gefässstrahlen und statt des in manchen Fällen die Strahlen verbindenden grossen centralen Gefässes je ein Intercellulargang vorhanden ist; z. B. Aponogeton, Alisma, Hydrocleis (van Tieghem).

Bei Elodea canadensis findet das Schwinden der 4—5 peripherischen und des von ihnen durch eine Ringschicht von Parenchym getrennten grösseren centralen Gefässes wie im Stengel derselben Pflanze schon unmittelbar nach der ersten, unvollständigen Anlegung statt.

Von den andererseits rudimentär bleibenden Wurzelsträngen schliessen sich die von Najas hier an. Sie bestehen aus zwei Schichten gestreckter zarter Zellen und diese umgeben einen axilen Gang, welcher durch Auflösung einer Meristemzellreihe entsteht.

In der Wurzel von Vallisneria ist, nach van Tieghem, nur eine einen axilen Gang umschliessende und von der Endodermis umschlossene Ringschicht gestreckter Zellen als Bündelrudiment vorhanden. Der zarte Strang in der Wurzel der Lemna-Arten zeigt im Querschnitt im wesentlichen denselben Bau; die Mitte desselben wird nach Hegelmaier von einer Zellreihe (nicht von einem Gang) eingenommen. Spirodela polyrrhiza zeigt dasselbe Verhalten, jedoch mit dem Unterschied, dass die Zellreihe in der Mitte zu einer persistenten Reihe enger Ringtracheiden ausgebildet ist.

II. Gefässbündelenden und Verbindungen.

Die Enden der Gefässbündel liegen, wie oben § 91 gezeigt wurde, in den Laubausbreitungen und der Rinde mancher Pflanzen, theils als innere, im Parenchym aufhörend oder Anastomosen bildend, theils als peripherische im Rande oder in der Fläche der Blätter; bei den p. 303 beschriebenen Cyatheaceen-Stämmen auch in der Tiefe des Markes.

Mit den letzten Verzweigungsordnungen nimmt die Stärke der Bündel durchschnittlich ab, indem sich sowohl die Zahl als die Grösse ihrer Formelemente vermindert; an den äussersten freien Enden tritt zuletzt oft — nicht immer — wieder eine Verbreiterung ein. Gefässtheil und Siebtheil verhalten sich dabei ungleich. Deutlich charakterisirte Siebröhren sind in den stärkern Bündeln des Laubes, z. B. denen der Blattnerven, allerdings vielfach noch vorhanden; in den letzten Verzweigungsordnungen findet man sie nicht mehr, diese bestehen entweder nur aus Tracheen oder aus solchen und sie begleitenden zarten, gestreckten Zellen, von welchen die Siebröhrenstructur nicht mehr erkennbar ist. Wo und wie die Siebröhren aufhören und endigen, ist bis jetzt nirgends deutlich unterschieden und verdient genauer untersucht zu werden. Die Tracheen bilden immer die directe Fortsetzung des Gefässtheils der stärkeren Bündel.

Die letzten inneren Enden und Anastomosenzweige der Bündel[2]) bestehen nur aus einer oder wenigen Reihen kurzer Tracheiden mit enger

1) van Tieghem, Ann. sc. nat. 5. Sér. XIII, p. 164, pl. VI.

2) Siehe Hanstein, Milchsaftgefässe p. 16.

Spiralfaser- oder engquermaschiger Netzfaserverdickung; manchmal mit streckenweise ganz glatter, gleichsam unfertig aussehender Wand, z. B. im Blatte von Chamaedorea-Arten, Zea Mais (Fig. 175). Ob in den Reihen Gefässperforationen vorkommen, ist mindestens zweifelhaft und nicht leicht zu entscheiden.

Die angegebene Verbreiterung der Endigungen kommt entweder durch die Verbreiterung der einzelnen Tracheiden oder durch Vermehrung ihrer Reihenzahl zu Stande. Die dem Parenchym angrenzenden Endflächen der Tracheiden sind meist scharf quer oder schräg abgeschnitten. Durchgreifende Verschiedenheiten nach den einzelnen Hauptformen des Bündelverlaufs und den grossen Abtheilungen des Systems sind nicht zu bemerken, nur dass im Allgemeinen die Stärke der einzelnen Endzweige mit der Reichlichkeit der Verzweigung

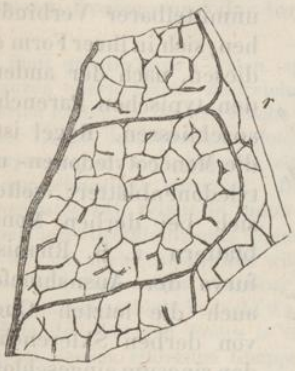


Fig. 172.

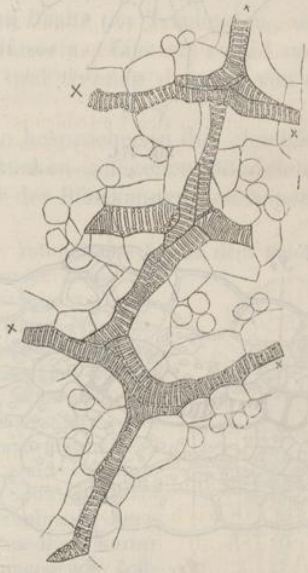


Fig. 173.

abnimmt. Bei den untersuchten Farnen sind daher die relativ wenig zahlreichen letzten Auszweigungen verhältnissmässig stark, mehrreihig, in dem reich netzaderigen und mit innern Enden versehenen Dicotyledonenlaub sind die Bündel zuletzt gleichsam aufgelöst in einzelne oder stellenweise doppelte tracheale Reihen, welche mit kurzen Zweigen frei endigen (Fig. 172, 173). Die Querästchen der meisten Monocotyledonenblätter bestehen aus einer oder ganz wenigen Reihen trachealer Elemente (Fig. 174, 175). Als Ausnahme von der

Fig. 172. Psoralea bituminosa (40). Letzte Bündelverzweigungen in einem Stücke eines Blättchens. Bei *r* der Rand dieses letztern.

Fig. 173 (225). Letzte Gefässbündelverzweigungen aus der Blattlamina von Psoralea bituminosa: verzweigte Tracheidenreihen, die mit *x* bezeichneten Enden abgerissen, die anderen frei aufhörend. Die ganze verzweigte Reihe wird von grossen chlorophyllführenden Zellen umgeben; aussen von diesen die runden Querschnittsumrisse einiger Zellen des dichten (Pallisaden-) Blattparenchyms.

Regel ist das Blatt von Welwitschia zu nennen, indem seine sehr zahlreichen Querästchen (vgl. Fig. 145, p. 314), soweit bestimmbar, den Bau completer, mit vielreihigem Gefäss- und Siebtheil versehener Gefässbündel haben und nur die kurzen, dicken, frei endigenden Zweige, welche theils von den Winkeln der Querästchen, theils auch direct von den Längsbündeln entspringen, ausschliesslich aus Tracheiden bestehen, die sich zwischen die Elemente des umgebenden Parenchyms einschieben.

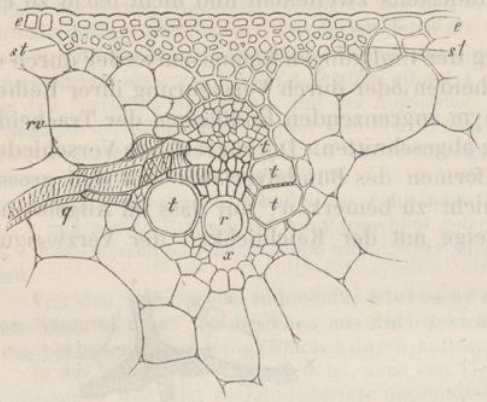


Fig. 174.

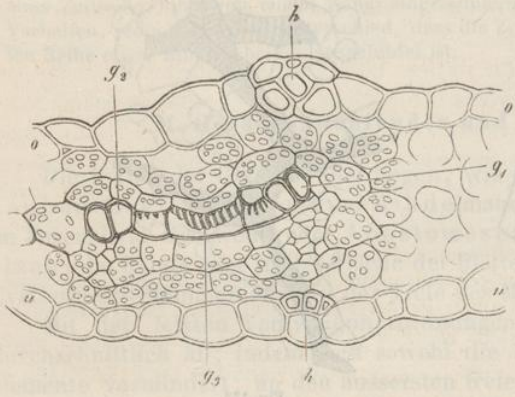


Fig. 175.

Wie schon aus dem Angegebenen hervorgeht, grenzen die letzten Gefässzweige vielfach direct an das (bei den Laubausbreitungen chlorophyllhaltige) Parenchym, dessen Elemente nur, soweit sie mit dem trachealen in unmittelbarer Verbindung stehen, sich in ihrer Form einerseits diesen, nach der anderen Seite den typischen Parenchymzellen anschliessen. Regel ist dies für die Monocotyledonen- und Dicotyledonenblätter; selten findet sich bei derben Monocotylenblättern, z. B. Rhapis, Vanda furva der Ausnahmefall, dass auch die letzten Querästchen von derben Sklerenchymscheiden ringsum eingeschlossen sind. In den Farnblättern sind die Bündelzweige, soweit untersucht, immer von einer bis wenigen Lagen gestreckter chlorophyllfreier Zellen

Fig. 174. Zea Mais (145). Querschnitt durch eine schwache (untere) Blattscheide, etwa 2cm höher als Fig. 151, p. 344. *e* Epidermis der Aussenfläche, angrenzend nach innen an ein hypodermes Sklerenchymfaserbündel, *st*. An dieses innen angesetzt eines der kleineren longitudinalen Gefässbündel. *r* Ringgefäss. *x* Luftlücke. *t—t* Tüpfelgefässe. Aussen von *trt* zunächst (derber contourirt) enge Netz- und Tüpfelgefässe, dann der Siebtheil *rv*. *q* Querästchen, von den Tracheen des Gefässbündels entspringend, nur aus einigen Tracheidenreihen bestehend.

Fig. 175. Querschnitt durch die Blattlamina einer jungen Pflanze von Zea Mais (375). *o* Epidermis der oberen, *u* der unteren Fläche. *h* hypoderme Sklerenchymstränge. g_1 und g_2 zwei kleine longitudinale Gefässbündel, quer durchschnitten, g_1 mit drei, g_2 mit zwei engen Gefässen, beide mit kleinem, in g_2 nur aus drei Elementen bestehendem Siebtheil. g_3 Verbindungs-Querast zwischen g_1 und g_2, aus einer partiell faserig verdickten Tracheidenreihe bestehend, und gleich den 2 Längsbündeln von chlorophyllführendem Parenchym direct eingeschlossen.

umscheidet[1]), von denen die äussere vielfach bis unmittelbar an die freien Enden den Bau einer Endodermis hat. An den freien Enden selbst gehen die Tracheidenreihen durch Vermittlung einiger langgestreckter glattwandiger Zellen in das Chlorophyllparenchym über.

Für viele Bündelenden, welche nach ihrer örtlichen Stellung peripherische genannt werden müssen, sind keine wesentlichen Verschiedenheiten von den innern zu erwähnen. Besonderheiten zeigt dagegen der Bau in jenen zahlreichen Fällen, wo sie zu jenen im 1. Capitel beschriebenen Epidermisstellen verlaufen, welche durch Wasserporen und Wasserfiltration, Kalkabscheidung oder durch drüsige Structur und Secretion ausgezeichnet sind.

Von den hierhergehörigen Fällen schliessen sich zunächst die Bündelenden in den Wasser und Kalk abscheidenden Grübchen der Farnblätter (p. 113) nahe an die inneren Enden dieser Blätter an.[2]) Sie sind kolbig angeschwollen in Folge plötzlicher Vermehrung von Zahl und Breite der Tracheiden, diese sehr kurz, eng netzförmig-getüpfelt oder spiralfaserig. Eine bis zwei Lagen zarter Zellen umscheiden das ganze Bündelende und trennen dasselbe von der zartwandigen Epidermis des Grübchens.

Im Bau am nächsten stehen den soeben besprochenen die gleichfalls dicht unter eigenartig beschaffenen Epidermisstücken gelegenen Bündelenden der Blattzähne von Drosera und der Innenfläche der Blattkannen von Nepenthes.

Das Blatt der Drosera-Arten (speciell Dr. rotundifolia) hat an dem Rande und auf seiner ganzen obern Fläche zahlreiche fadenförmige Zähne mit verbreiterten Enden.[3]) Die der Fläche sind, abgesehen von Differenzen der Länge, untereinander gleich: fadenförmige etwas conisch verjüngte, am Ende aber zu einem ohngefähr eiförmigen Kolben angeschwollene Fortsätze. Diese bestehen aus einigen Lagen langgestreckter Zellen, in deren Mitte ein, selten zwei, von dem Bündelnetze der Blattlamina abgezweigtes enges Spiralgefäss — oder, was ich nicht entscheiden will, eine Tracheidenreihe — gerade verläuft, und welche von einer ebenfalls gestrecktzelligen einfachen Epidermisschicht bedeckt werden. Das Spiralgefäss tritt in der Mitte des kolbigen Endes in eine die Hauptmasse dieses bildende, im Ganzen eiförmige Gruppe eng verbundener kurzer Netz- und Spiraltracheiden. Die das Gefäss umgebende Zellschicht hört unter der Mitte der Tracheidengruppe auf, in der Fig. 176 dargestellten Form. Die Epidermis wird beim Uebergang in den Kolben erst kurzzellig, und setzt sich dann plötzlich fort in die dreischichtige Bekleidung der Kolben-Oberfläche, welche, wie Warming gezeigt hat, theils aus der primären Epidermis, theils aus der unter dieser gelegenen Meristemschicht entsteht. Die innerste Lage dieser Bekleidung bildet eine glockenförmige einfache Schicht vorwiegend längsgestreckter Zellen, welche oben und

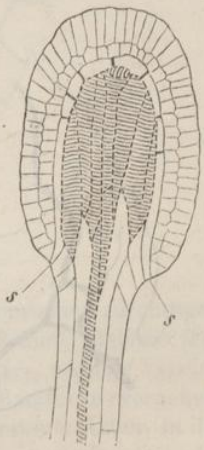


Fig. 176.

Fig. 176 (145). Drosera rotundifolia. Ende eines Zahns von der Blatt-Oberseite. Axiler Längsschnitt. *s—s* die glockenförmige, das Bündelende direct umgebende Schicht. Ihre untersten, sehr langen, mit der schmalen Aussenwand in der Epidermisfläche stehenden Zellen *s* gehören, wie Warming gezeigt hat und der Augenschein lehrt, der primären Epidermis an;

1) Vgl. Mettenius, Fil. hort. Lips. p. 9. 2) Mettenius, l. c.

3) Vgl. Meyen, Secretionsorgane p. 51. — Trécul, Ann. sc. nat. 4. Sér. III. — Nitschke, Bot. Ztg. 1861, No. 22, 33 etc. — Martinet, Ann. sc. nat. 5. Sér. T. XIV. — Warming, l. c. vgl. oben p. 61. — Darwin, Insectivorous plants. —

seitlich der Tracheidengruppe unmittelbar aufliegt, unten, mit dem Rande der Glocke, in der Aussenfläche der Epidermis endigt. Die Membranen ihrer Zellen sind glatt, derb, ihren Reactionen nach denen einer Endodermis ähnlich, die zur Oberfläche senkrechten Wände wellig gebogen. Von dem Rande der Glocke aus wird die Oberfläche des Kolbens überzogen von zwei Schichten von Zellen, welche zartwandig und im frischen Zustande durch dichten intensiv rothen Inhalt ausgezeichnet sind. Die innere dieser Schichten reicht nicht ganz bis an den Rand der Glocke und besteht aus kleinen, isodiametrisch polyedrischen, lückenlos verbundenen, sehr zarten Zellen. Sie wird überall bedeckt von der äussersten Schicht, die sich von dem Rand der Glocke unmittelbar über die ganze Oberfläche des Kolbens fortsetzt und aus lückenlos verbundenen, polygonal prismatischen Zellen besteht. Der zur Oberfläche senkrechte Durchmesser dieser Zellen nimmt gegen den Scheitel des Kolbens successive zu; er ist hier etwa doppelt, am Grunde etwa gleichgross wie die in der Fläche gelegenen Durchmesser. Die zarten Aussenwände dieser später mit dem klebrigen Secret (p. 106) bedeckten Schichten zeigen an den Kanten sehr zart undulirten Umriss. — Die Zähne des Blattrandes sind an ihren Enden zur Form eines Spatels oder langen Löffels verbreitert und haben auf der oberen etwas concaven Fläche dieses dieselben drei Oberflächenschichten wie die Zähne der Mitte, während Rand und Unterseite aus gewöhnlicher einschichtiger Epidermis bestehen. Unter dem dreischichtigen Oberflächenstück liegt eine ihm gleich gestellte Tracheidengruppe vom gleichen Bau wie die der Mittenzähne und durch meist 2—3 Spiralgefässe mit dem Bündelnetz der Lamina in Verbindung.

An der Innenfläche der Kanne von Nepenthes endigen schräg von dem Bündelnetz herkommende, 1—2 Gefässe starke Zweige direct unter dem Fussstücke der p. 107 betrachteten Digestionsdrüsen, jedoch keineswegs unter allen. Die meisten dieser Organe entbehren vielmehr der hinzutretenden Bündelenden, gleich denen anderer oben erwähnter Pflanzen.

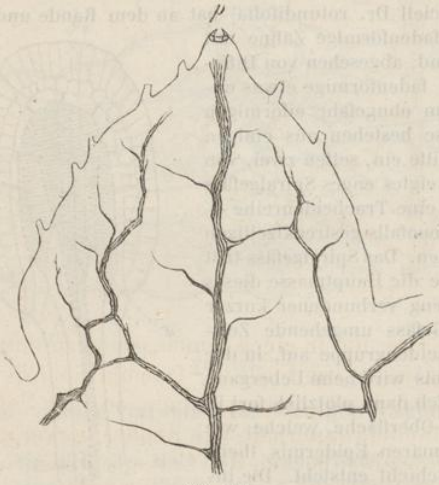


Fig. 177.

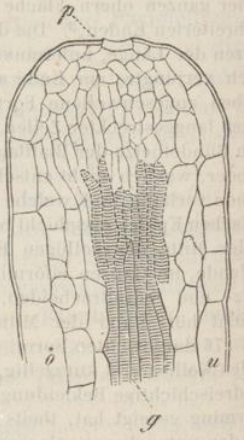


Fig. 178.

alle anderen, über dem Scheitel befindlichen, gehen aus dem subepidermalen Meristem hervor. Letzteres gilt auch für die über dem Scheitel befindlichen Zellen der zweiten Schicht; soweit sie an die des Scheitels der innersten grenzen, gehen sie aus Schwesterzellen dieser hervor. Die dem unteren Rande des Kolbens angehörigen dagegen und die ganze äusserste Schicht sind aus der primären Epidermis entstanden.

Fig. 177, 178. Primula sinensis. Fig. 177 (40). Umriss eines Blattzahns mit seinen Bündelzweigen. Der stärkste dieser endigt unter der Wasserspalte *p*. Fig. 178 (145). Längsschnitt senkrecht zur Blattfläche durch die Mitte eines solchen Zahns. *o* obere, *u* untere Fläche des Blattes. *p* Wasserspalte, unter dieser die Athemhöhle, dann das etwas zu grosszellig gezeichnete, überall schwach chlorophyllhaltige Epithem, an welchem das Tracheidenbündel *g* endigt. Unter der Epidermis beiderseits chlorophyllreiches Parenchym.

Die meisten unter Wasserporen oder drüsigen Epidermisflecken[1]) aufhörenden Bündelenden bestehen aus Reihen von Tracheiden, vielleicht auch Gefässen, welche gegen die Endigungsstelle hin parallel laufen, um dicht unter dieser in mehr oder minder grossen Winkeln zu divergiren und dann blind zu endigen. Der Bau der Endglieder ist derselbe wie bei den inneren Enden; bei Crassula-Arten finden sich ungewöhnlich grossmaschige Netztracheiden. Zwischen den Tracheen stehen in allen untersuchten Fällen, Crassula ausgenommen, in nicht bestimmter Ordnung Reihen zarter, glattwandiger, in demselben Sinne wie die Tracheen längsgestreckter Zellen, die in dem Maasse zahlreicher werden, als die Tracheen zwischen ihnen aufhören oder divergiren, und welche allmählich übergehen in eine Gruppe kleiner, zarter Zellen, welche die Gefässenden bedeckt, ihrerseits von der Epidermis unmittelbar bedeckt wird, und nach der ersteren Beziehung die Decke, Epithema[2]), des Bündelendes genannt sein mag. Entweder endigt ein einzelnes Bündel in eine Epithem-

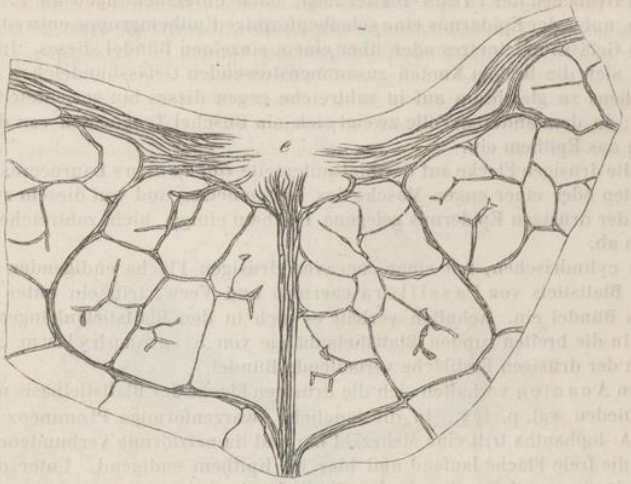


Fig. 179.

gruppe, oder convergiren 2 bis mehrere, um in einer gemeinsamen zu endigen. Ersteres z. B. in den grossen Blattzähnen von Fuchsia, Primula sinensis (Fig. 177, 178), Cucurbita, wo das Bündelende ein dicker, kurzer, aus der Vereinigung von mehreren convergenten Bündeln innerhalb des Randes hervorgehender Strang ist; unter den Grübchen der Blattflächen der Crassula-Arten, in den Drüsenflecken der Blattfläche der Malpighia-Arten u. a. m. Letzteres in vielen zumal breiteren Blattzähnen und -Kerben, z. B. Brassica[3]), Papaver, Tropaeolum (Fig. 179) u. viele andere. Die Anordnung der Theile ist hier diese, dass

Fig. 179. Tropaeolum majus (40). Verlauf der Gefässbündelenden in einem Stück des Blattrandes, bei der medianen Einkerbung dieses. Bei *e* Epithem, über welchem die p. 55, Fig. 19 abgebildeten Wasserporen liegen.

1) Vgl. p. 54, § 8 und p. 96. Die dort verzeichnete Literatur betrifft grösstentheils auch den hier behandelten Gegenstand.

2) ἐπίθημα, der Deckel.

3) Vgl. Unger, l. c. (oben, p. 340) Taf. 2, Fig. 17.

ein von der Mitte des Blattes kommendes und jederseits ein bis mehrere marginale nach dem Epithem zu convergiren und in dessen Umkreis endigen. Beide Fälle, gemeinsame und einzelne Epitheme finden sich oft neben einander, z. B. in den Crassula-Blättern, den Randgrübchen des Blattes von Saxifraga Aizoon, elatior u. Verw. (vgl. Unger, l. c.)

In den § 8 erwähnten Grübchen oder Flecken der Blattfläche gewisser Ficus-Arten, welchen die Gefässbündelenden mit Unrecht abgesprochen worden sind, den drüsigen Enden der Blattstielanhänge von Passifloren, Malpighiaceen z. B. Stigmaphyllum, Amygdaleen, den drüsigen Prominenzen oder Einsenkungen von Acacien laufen in ein unter der Epidermis liegendes Epithem kurzgliedrige divergente Tracheenreihen, welche je nach dem einzelnen Fall einem oder mehreren Bündeln angehören oder auch in manchen Fällen ebensogut für ein Bündel wie für mehrere gehalten werden können.

In den Grübchen der Ficus-Blätter liegt, nach Untersuchungen an F. nerüfolia und diversifolia, unter der Epidermis eine scheibenförmige Epithemgruppe entweder über einem Knoten des Gefässbündelnetzes oder über einem einzelnen Bündel dieses. In dem ersteren Falle lösen sich die in dem Knoten zusammenstossenden Gefässbündelchen nach der Seite des Grübchens zu gleichsam auf in zahlreiche gegen dieses hin gerichtete kurze Tracheidenreihen; in dem anderen Falle zweigt sich ein Büschel Tracheiden von dem Bündel ab und tritt in das Epithem ein.

Auch die drüsigen Flecke auf der Blattunterseite von Prunus Laurocerasus liegen über einem Knoten oder einer engen Masche des Bündelnetzes und von diesem zweigen sich in das unter der drüsigen Epidermis gelegene Epithem einige, nicht zahlreiche Gefässe resp. Tracheiden ab.

In die cylindrischen, mit einer concaven drüsigen Fläche endigenden Anhänge oder Zähne des Blattstiels von Passiflora caerulea und Verw. tritt ein unter dem Epithem endigendes Bündel ein. Aehnlich verhält es sich in den Blattstielanhängen der Amygdaleen. In die breiten runden Blattstielanhänge von Stigmaphyllum ciliatum treten mehrere zu der drüsigen Endfläche verlaufende Bündel.

Bei den Acacien verhalten sich die drüsigen Flecke der Blattstielbasis nach den Arten sehr verschieden (vgl. p. 102). In die längliche, warzenförmige Prominenz der Blattstielbasis von A. lophantha tritt eine Mehrzahl hie und da netzförmig verbundener Bündelchen ein, gegen die freie Fläche laufend und hier im Epithem endigend. Unter der flach warzigen Prominenz am oberen Rande der Phyllodienbasis von A. marginata, A. calamifolia zweigen sich von den hier verlaufenden Strängen des Bündelnetzes zahlreiche einzelne kurze Tracheen ab, ohne in gesonderte Bündel vereinigt zu sein, gegen den Epithemkörper sich wendend und hier endigend. Das Gleiche sieht man hie und da am Grunde der drüsigen Tascheneinsenkungen von A. latifolia und Verwandten, doch sind die Gefässabzweigungen hier spärlich und sehr kurz, dagegen grenzen die starken Gefässtheile des Bündelnetzes vielfach direct an das Epithem.

Was die Eigenschaften der Epithemgruppe betrifft, so verdient dieselbe in vielen Fällen kaum einen eigenen Namen, indem sie nichts weiter ist als ein kleinzelliges Parenchym, welches einerseits unmittelbar übergeht in das übrige, grosszelligere Parenchym des Glieds, andrerseits in die interstitialen Zellen des Bündelendes. So z. B. in den drüsigen Blattstielanhängen der Passifloren und in den allermeisten Blattenden und Blattzähnen. Hier ist das Epithem von dem lacunösen Chlorophyllparenchym ausgezeichnet durch geringere Grösse seiner Zellen und durch geringen, selbst mangelnden Chlorophyllgehalt, die von ihm eingenommenen Stellen von der grünen Blattfläche daher durch ihre bleiche Färbung unterschieden. Es geht nach allen Seiten ganz allmählich in das gross-

zellige Chlorophyllparenchym über; die Wasserporen der Epidermis führen unmittelbar in seine Intercellulargänge. In den Blattzähnen von Papaver orientale finden sich selbst alle Uebergangsformen zwischen den Parenchymzellchen des Epithems und den Tracheiden des Bündelendes. Je nach Gestalt und Grösse der Bündelenden und Blattzähne haben diese Epitheme sehr verschiedene Form und Ausdehnung; in den schmalen Blattenden und Zähnen von Fuchsia, Callitriche[1]), Primula sinensis z. B. sind es ganz kleine, im Durchschnitt nur wenige Zellen zeigende Körper, unmittelbar unter der grossen Spaltöffnungshöhle gelegen, welche zu der das Ende einnehmenden Wasserspalte gehört. In den breiten Blattzähnen von Papaver, Brassica, den Kerben von Tropaeolum ist die mehrere Bündelenden aufnehmende Epithemgruppe eine bis gegen 1^{mm} breite vielschichtige, kleinzellige Parenchymmasse.

Auf der anderen Seite aber laufen viele Bündelenden in scharf unterschiedene und abgegrenzte Epitheme aus. Beispiele hierfür sind die Grübchen der Blätter von Ficus-, Crassula-, Saxifraga-Arten, die drüsigen Blattstielanhänge der Acacien u. a. m. An den p. 56 bezeichneten Stellen der Blätter von Crassula-Arten und Rochea coccinea (Fig. 180—182) läuft unter den Epidermis-

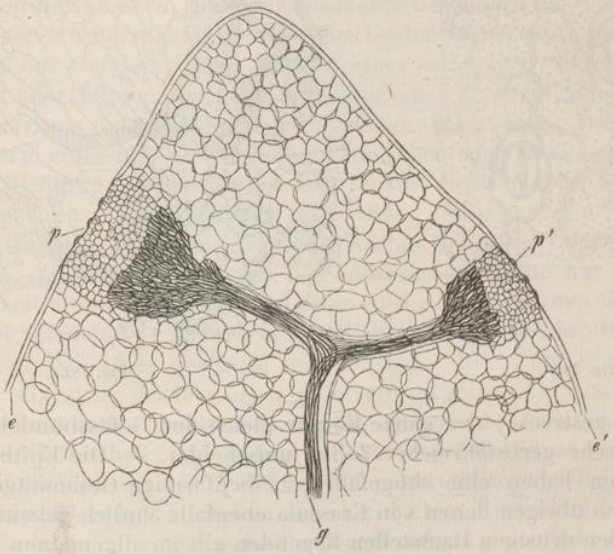


Fig. 180.

grübchen je ein starkes Bündel senkrecht gegen die Fläche, eine Strecke weit innerhalb dieser mit conischer oder hohlkegeliger Erweiterung endigend. Auf oder in dieser Erweiterung sitzt ein Epithemkörper von je nach der Species

Fig. 180. Crassula arborescens, Längsschnitt senkrecht zur Blattfläche durch die Spitze eines Blattes. Vergr. 30—40. e—e' Epidermis, g Gefässbündel, in zwei Zweige gespalten, welche mit breit conischen, aus kurzen Tracheiden bestehenden Enden unter kleinzelligem Epithem aufhören, der eine bei p auf der oberen, der andere bei p' auf der unteren Blattfläche.

1) Borodin, l. c. vgl. p. 75.

ovaler oder länglicher Gesammtform, welcher bis zu der wasserporenführenden Epidermis reicht. Seine Zellen sind durchschnittlich etwa fünfmal kleiner als die des umgebenden Chlorophyllparenchyms, rundlich oder gleichsinnig mit den Gefässelementen wenig gestreckt, mit wässerig-farblosem Inhalt. Sie sind untereinander fast lückenlos verbunden, auch die Lücken unter den Wasserspalten sind klein. In den Blattgrübchen der obengenannten Saxifragen verbreitert sich das Gefässbündelende in ein grosses Epithem von der ohngefähren Form eines mit seiner Basis der Grübchenepidermis aufsitzenden Kegels. Der Bau desselben ist dem von Crassula sehr ähnlich, seine Zellen den Tracheen

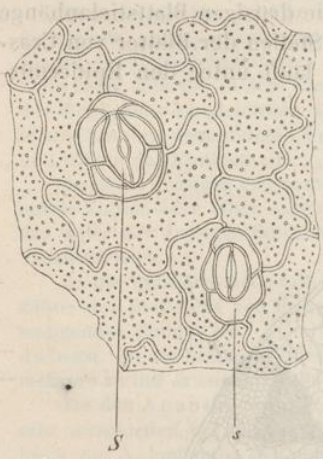


Fig. 181.



Fig. 182.

gleichsinnig gestreckt; der ganze Körper gleich den Gefässbündeln selbst von einer Lage sehr gerbstoffreicher Zellen umscheidet. — Die Epitheme in den Ficusgrübchen haben eine ohngefähr scheibenförmige Gesammtgestalt, sind rundzellig, im übrigen denen von Crassula ebenfalls ähnlich gebaut. Auch von den unter den drüsigen Hautstellen liegenden gilt im allgemeinen das Gleiche. In wieweit die Inhaltsbeschaffenheit ihrer Zellen bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten zeigt, bleibt noch näher zu untersuchen.

Fig. 181, 182. Rochea coccinea (200). Fig. 181. Epidermisstückchen vom Blattrande. *S* Wasserspalte, *s* Luftspalte, mit Nebenzellen. Die zerstreuten Punkte sind warzenförmige Vorsprünge der Aussenwände. Fig. 182. Senkrecht zur Blattfläche geführter Durchschnitt durch den Blattrand. *e—e* Epidermis. *S* Wasserspalte, *n* Nebenzelle. *b* stärkeres Gefässbündel, quer durchgeschnitten; die derber und doppelt contourirten Maschen sind die Durchschnitte von Tracheenbündeln, welche zu benachbarten laufen; die zarteren die sie begleitenden Elemente. Ein kurzer Strang geht von *b* ab und läuft nach *S* zu, die Tracheiden, aus welchen er besteht, divergiren und umfassen die zwischen *b*, *g* und *S* gelegene zartzellige Epithemgruppe. Ringsum grosszelliges Chlorophyllparenchym.

§ 112. Den Blättern der Coniferen mangeln, wie oben angegeben, die feineren Verzweigungen der Bündel; sie werden durchzogen von einer Mehrzahl annähernd gleichstarker, oder in den meisten Fällen von einem einzigen medianen; bei den meisten Abietineen von einem Paare median dicht neben einander laufender, von einander nur durch eine bis zwei Lagen gestreckter Zellen (z. B. Abies excelsa, pectinata, Pinsapo, Cedrus Libani, Pinus Pinaster, Laricio) oder durch einen starken Strang Sklerenchymfasern (Pinus silvestris) getrennter Bündel. Die Bündel sind collateral und normal orientirt. Gegen das Ende hin sind sie verjüngt, Gefäss- und Siebtheil nehmen ab, derart, dass die letzte Endigung auch hier nur aus einer oder einigen Reihen kurzer Tracheiden besteht. Sie sind dadurch ausgezeichnet, dass innerhalb der Blattlamina, gleichsam zum Ersatz der feineren Verzweigungen, der Rand des Gefässtheils seiner ganzen Länge nach in einen aus Reihen kurzer Tracheiden bestehenden, in das Blattparenchym eingeschobenen Saum ausgebreitet ist. Dieser von Frank bei Taxus zuerst genau beschriebene[1], später von Mohl[2] allgemeiner nachgewiesene, unter den mir bekannten Formen nur bei Larix europaea fehlende oder wenigstens höchst schwache Tracheidensaum entspringt bei den Abietineen nur von den äussern, einander abgekehrten Rändern der paarigen Bündel, bei den übrigen untersuchten Formen von beiden Seiten eines jeden. Er sitzt dem Rande des Gefässtheils an mittelst einer oder zwei, durch Parenchymzellen mehr oder minder reichlich unterbrochener Tracheidenlängsreihen, und ragt von hier aus jederseits in das umgebende Parenchym; bei den meisten Arten in Form einer Platte, welche entweder eben oder wenig gekrümmt ohngefähr der Richtung der Blattflächen folgt (Taxus, Cephalotaxus, Torreya, Taxodium sempervirens, Cunninghamia (Fig. 183), Juniperus (Fig. 184), Thuja, Thujopsis, Ginkgo), oder von jeder Seite her um den Körper des Gefässbündels gebogen ist, von diesem und von der anderseitigen Platte nur durch wenige Parenchymzellreihen getrennt. Und zwar ist der Saum um den Gefässtheil gekrümmt bei Sciadopitys, Araucaria brasiliensis, Cryptomeria, Dammara; um den Siebtheil bei Abies pectinata und Pinsapo. Bei Abies excelsa und den Kiefern (P. silvestris, Laricio) ist er jederseits an seiner Ansatzstelle gleichsam in 2 Platten gespalten, welche sich in noch näher zu beschreibender Weise die eine um den Gefässtheil, die andere um den Siebtheil krümmen, derart, dass das Bündelpaar ringsum von dem Tracheidensaum umzogen wird.

Die Tracheidenplatten sind in manchen Fällen, besonders bei Podocarpus Meyeriana Endl., in jedem Querschnitte überall nahezu gleichdick; in den übrigen genannten ausser Abies excelsa und den Kiefern an ihrem äussern, d. h. dem Gefässbündel abgekehrten Rande, in Folge von zunehmender Weite und Lagenzahl ihrer Elemente, dicker als an dem innern ansitzenden; oft bis zu dem Grade, dass ihr Querschnitt keilförmig wird, z. B. Taxus, Podocarpus Thunbergii.

Die Tracheiden des Saumes sind im allgemeinen sowohl der Länge als der Breite des Blattes nach in ziemlich regelmässige Reihen geordnet, welche vielfach durch Parenchymzellen ausgefüllte Lücken zeigen, übrigens alle streckenweise untereinander in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Ihre Gestalt ist

1) Bot. Ztg. 1864, p. 167, Taf. IV.
2) Ibid. 1871, p. 10. — Mohl nennt den Tracheidensaum Transfusionsgewebe.

an dem innern, dem Gefässtheil des Bündels ansitzenden Rande denen des letzteren ähnlich, also gestreckt; jedoch sind sie durchschnittlich kürzer und weiter und mit wenig schrägen, selbst horizontalen Endflächen versehen. Mit der Entfernung von dem Innenrande nimmt ihre Länge rasch ab und die Weite zu, so dass sie im äussern Theile des Saumes nicht länger, oft selbst kürzer als breit, in Gestalt und Grösse den angrenzenden Parenchymzellen ähnlich sind.

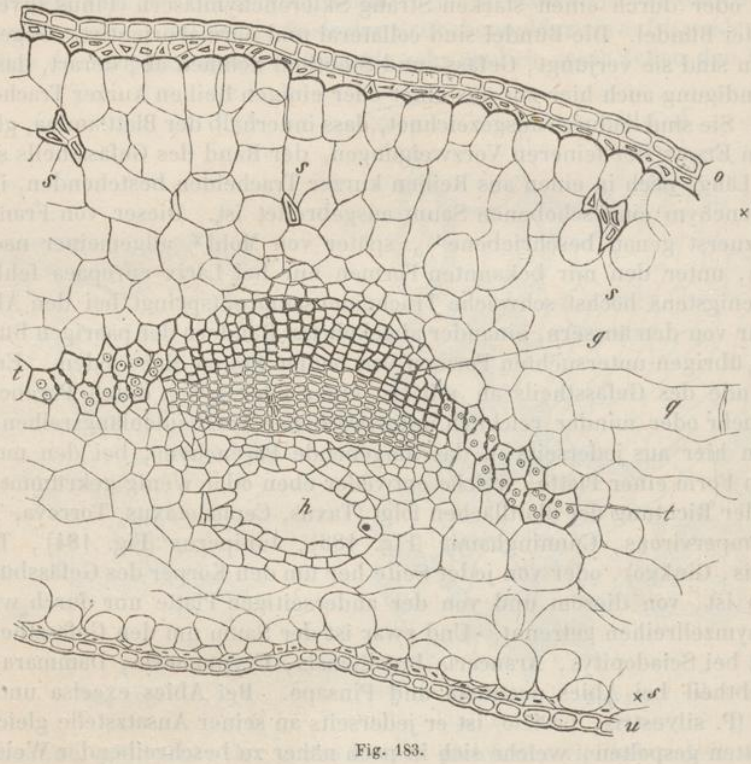


Fig. 183.

In besonderer Form treten diese Verhältnisse auf bei Podocarpus Meyeriana, Thuja gigantea, und bei den Kiefern und Abies excelsa. Bei ersterem Baume ist der Saum sehr breit, er springt in Form eines flachen Flügels tief in die Mitte jeder Blatthälfte ein. Seine Tracheiden sind mit Ausnahme der innersten (auf die Durchmesser der Blattfläche bezogen) viel breiter als lang, mit ihrem grössten Durchmesser also gegen den Blattrand gerichtet; sie bilden gegen diesen laufende, vielfach unterbrochene und andrerseits in Berührung stehende Reihen, welche ein engmaschiges Netz einreihiger Gefässbündelenden genannt werden könnten.

Fig. 183. Cunninghamia sinensis, Querschnitt durch das Blatt (220). *u* untere, *o* obere Fläche; *h* Harzgang, +*s* hypoderme, *s* im Parenchym zerstreute Sklerenchymfasern. *g* Gefässtheil des medianen Bündels, *t* dessen Tracheidensaum. Unten, gegen den Harzgang zu, der zartwandige Siebtheil; der weisse Streif an seiner Grenze gegen das den Harzgang umgebende Parenchym ist das zusammengedrückte Primordialgewebe des Siebtheils. *q* quergestreckte Parenchymzelle der Blattmitte.

In dem scheidig verwachsenen Grunde der flachen Blattpaare von Thuja gigantea verbreitert sich der Tracheidensaum jedes Blattes zu einem niedrigen Flügel, welcher zu dem des anderseitigen Blatts verläuft und sich mit ihm zum Quergürtel vereinigt.

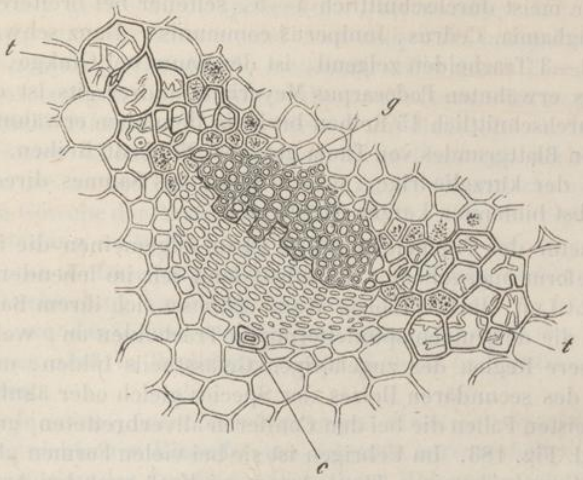


Fig. 184.

Bei den letztgenannten Abietineen[1]) liegt das Gefässbündelpaar in einem chlorophyllfreien, etwa cylindrischen Mittelstück des Blattes, welches von dem umgebenden Chlorophyllparenchym durch eine etwas derbwandigere Parenchymscheide getrennt wird. Vgl. Fig. 185. Durch das ganze Mittelstück sind Reihen von Tracheiden vertheilt, welche nach allen Richtungen abwechselnd mit einander zusammenhängen und von Parenchymreihen und einzelnen Sklerenchymfasern unterbrochen werden; mit dem Rande des Gefässbündels stehen sie in der oben beschriebenen Weise in Verbindung.

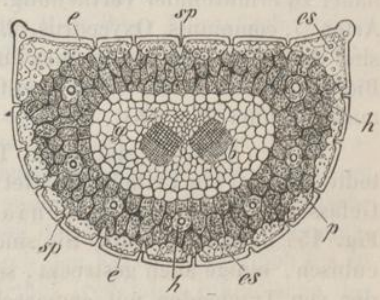


Fig. 185.

Die Breite und Dicke des Tracheidensaumes ist bei den letztgenannten Abietineen nicht näher zu bestimmen als durch die Angabe, dass das farblose Mittelstück des Blattes rings um das Gefässbündelpaar 2—5 Zellschichten stark ist. Für

Fig. 184. Juniperus communis (225). Medianes Gefässbündel des Blattes. *g* Gefässtheil. *c* einzelne Sklerenchymfaser an der Aussengrenze des Siebtheils. *t* Saum aus Tracheiden mit Hoftüpfeln und Querbalken. Die neben und zwischen letzteren befindlichen Parenchymzellen körnig-punktirt.

Fig. 185. Querschnitt durch das Blatt von Pinus Pinaster (50). *e* Epidermis; *es* hypoderme Sklerenchymfaserstränge; *h* Harzgänge; *p* Chlorophyllparenchym. *g—b* farbloses Gewebe der Blattmitte, die zwei Gefässbündel enthaltend. Aus Sachs, Lehrb.

1) S. Hartig, Naturgesch. d. forstl. Culturpflanzen.

die übrigen Fälle, wo er schärfer umgrenzt ist, kann seine Breite als der des Gefässbündels durchschnittlich gleich, die Zahl der Tracheidenreihen in der Breiterichtung auf etwa 5—8 angegeben werden. In der auf diese senkrechten Richtung der Dicke beträgt die Zahl der Reihen in dem stärksten äussern Theile meist durchschnittlich 4—5, seltener bei breiterem Saume nur 1—2 (Cunninghamia, Cedrus, Juniperus communis). Ganz schwach, im Querschnitt nur 1—3 Tracheiden zeigend, ist der Saum bei Ginkgo, Prumnopitys. Bei der öfters erwähnten Podocarpus Meyeriana andrerseits ist er 1—2 Lagen dick, aber durchschnittlich 15 Reihen breit, in dem oben erwähnten Querflügel des scheidigen Blattgrundes von Thuja gigantea 25 bis 30 Reihen. Am Ende des Bündels geht der kurzgliedrige, äussere Rand des Saumes direct über in die das Ende selbst bildenden kurzen Tracheiden.

Die Structur der Tracheiden selbst ist im allgemeinen die im Cap. IV für diese Gewebeform angegebene. Als Inhalt fand ich im lebenden Blatte immer Wasser, nicht Luft. Ihre verholzte Wand schliesst sich ihrem Bau nach im allgemeinen an die derjenigen spindelförmigen Tracheiden an, welche den Rand und die äussere Region des zugehörigen Gefässtheils bilden, und ihrem Bau nach denen des secundären Holzes der Species gleich oder ähnlich sind. Sie hat in den meisten Fällen die bei den Coniferen allverbreiteten, grossen, runden Hoftüpfel, vgl. Fig. 183. Im Uebrigen ist sie bei vielen Formen glatt und dünn: Abietineen, Cunninghamia-, Thuja-Arten, vielfach auch bei Araucaria imbricata, brasiliensis, Sciadopitys. Bei den drei letztgenannten Arten zeigen manche, bei Taxus, Dammara, Ginkgo, Podocarpus-Species alle Tracheiden des Saumes, neben mehr oder minder zahlreichen, oft vereinzelten Hoftüpfeln, Netz- und Spiralfaserverdickungen, in verschiedener und für die meisten Arten noch genauer zu ermittelnder Vertheilung. In den Blättern der untersuchten Juniperus-Arten (J. communis, Oxycedrus, oblonga, macrocarpa, Mohl l. c., auch J. Sabina), sind die Tracheiden des Saumes durch die p. 171 beschriebenen Querbalken, bei Biota orientalis oft durch die ebenfalls p. 171 erwähnten einspringenden Zapfen ausgezeichnet (Fig. 184).

Zu den in Rede stehenden Tracheidensäumen müssen auch, soweit das todte Material ein Urtheil gestattet, die netzfaserigen Elemente im Umkreis der Gefässbündel des Welwitschia-Blattes gerechnet werden, welche p. 348, Fig. 157 dargestellt sind. Sie sind meistens vierseitig-prismatisch, kurz, fast cubisch, einige auch gestreckt, selbst mit verschmälerten Enden. Ihr Bau ist der von Tracheiden mit engmaschiger Netzfasermembran und einzelnen Hoftüpfeln zwischen den Fasern. Sie stehen in Längsreihen, welche dem Gefässbündel folgen, durch Parenchym vielfach unregelmässig unterbrochen sind, aber an vielen Punkten seitlich sowohl mit einander als auch mit dem Gefässtheil der Bündel in directer Verbindung stehen; letzteres theils an den Seiten der longitudinalen Bündel, theils besonders an den freien Enden der Querästchen (vgl. Fig. 145, p. 314).

§ 113. In den typischen Wurzeln bildet einfach die Meristemgruppe des Vegetationspunktes das Ende des Gefässbündels.

Anders verhalten sich die innerhalb der Nährpflanze entwickelten (intramatrikalen) Theile und die Haustorien der phanerogamen Parasiten.

Nach den vorhandenen Untersuchungen, für deren Details die Specialarbeiten[1]) zu vergleichen sind, verlaufen in diesen Organen Gefässstränge, welche ihrem Bau nach den Bündelenden in den Laubausbreitungen ganz ähnlich sind: Stränge kurzgliedriger, meist netzfaseriger oder getüpfelter Gefässe, begleitet von Reihen mässig gestreckter, spitzendiger, zartwandiger Zellen; oder vereinzelte Gefässe, mit sehr kurzen und dann meist sehr unregelmässigen Gliedern, das Parenchym durchziehend, manchmal selbst durch Parenchym unterbrochen, also inselartig in diesem eingeschlossene Gefässstücke, resp. Tracheiden darstellend. Diese Stränge stehen einerseits mit dem Gefässtheile der Bündel der extramatricalen Glieder der Parasiten in Verbindung; nach der andern Seite verlaufen sie an bestimmten Orten bis zu der Grenzfläche zwischen dem intramatrikalen Gewebe der Parasiten und dem des Wirthes, um hier mit letzterm in innige Verbindung zu treten, und zwar in der Regel sich an gleichnamiges Gewebe, d. h. an Gefässe und Holzelemente des Wirths fest anzulegen. Die Innigkeit der Verbindung kann soweit gehen, dass es schwer hält die Grenze zu bestimmen, wo das Gefäss des Parasiten anfängt und das des Wirthes aufhört. Siebröhren sind in Begleitung dieser Gefässe und Gefässstränge nicht gefunden worden.

Als Beispiele seien, unter Verweisung auf die in den Specialarbeiten beschriebenen mannichfachen Einzelformen, folgende hervorgehoben.

1) Die Haustorien der Cuscuten, Cassythen, Rhinanthaceen, Santalaceen. Sie entspringen bei den beiden ersten Gruppen von dem windenden Stengel und dringen in die von diesem umschlungenen Stengel und Laubtheile der Wirthpflanze ein. Bei den zwei letztgenannten Familien entspringen sie an den Wurzeln, um in die Wurzeln des Wirthes zu dringen. Sie haben in den meisten Fällen im allgemeinen die Form conischer, mit der Grundfläche dem Wirth fest angeschmiegter Warzen und von der Mitte ihrer Ansatzfläche dringt ein ohngefähr cylindrischer oder platter Zapfen, der Saugfortsatz, in das Gewebe des Wirths ein. In dem Haustorium ist ein axiler, breiter, kleinzelliger Parenchymstrang, der Kern von einer grosszelligen Rinde zu unterscheiden; der Kern setzt sich direct in den Saugfortsatz fort. Bei Cuscuta ist der extramatrikale Theil sehr wenig entwickelt, das Haustorium besteht gewissermassen nur aus dem von der wulstigen, dem Wirthe angeschmiegten Stengeloberfläche abgehenden Saugfortsatze. Von dem Gefässtheil der Bündel der Abstammungsachse zweigen sich Gefässstränge ab, um durch den Kern, gewöhnlich bis zu der die Gefässbündel oder das Holz des Wirthes treffenden Innenfläche des Saugfortsatzes zu gehen: zwei starke, platte, in der Peripherie des flaschenförmigen Kernes erst bogig divergirende, in dem Saugfortsatz wieder convergirende Stränge bei den normal ausgebildeten Haustorien von Thesium, Santalum, Osyris; ein axiler, gewöhnlich bis zum eingekeilten Ende des Saugfortsatzes dringender Strang bei Cuscuta, Cassytha, den Rhinanthaceen. Die Gefässe der Stränge bestehen in allen diesen Haustorien aus kurzen, durch weite Löcher in Verbindung stehenden Gliedern; in dem Saugfortsatz sind diese meist ge-

---

1) Graf zu Solms-Laubach, Bau und Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen; Pringsheim's Jahrb. Bd. VI. — Ders., Das Haustorium der Loranthaceen, etc. Halle 1875. — L. Koch, Entw. d. Cuscuten, in Hanstein's Botan. Abhandl. Bd. II, Heft 3.

streckter, die Netzfaserverdickungen ihrer Membranen in der Oberfläche des Fortsatzes oft unvollkommen ausgebildet.

2) In den als Rindenwurzeln beschriebenen intramatricalen Auszweigungen des Haustoriums von Viscum und Phoradendron verläuft ein unregelmässiger axiler Gefässstrang, welcher in dem Meristem ihrer Spitze endigt und dessen Ausbildung langsam und relativ spät erfolgt. In den von der Rindenwurzel aus keilförmig in das Holz des Wirthes eingetriebenen »Senkern« nimmt eine relativ starke Masse von Gefässen die Mitte des im übrigen grosszellig parenchymatischen Körpers ein. Sie reicht nicht bis zu der Schneide des Senkers.

In dem breiteren, äusseren Theile ist sie unregelmässig verzweigt und von den Zweigen gehen zahlreiche kurzgliedrige Gefässe im allgemeinen bogig gegen die Seitenflächen des Senkers und legen sich in diesem an die Elemente des Wirthholzes an. In sehr alten Senkern, welche ihr Wachsthum beendet haben, stehen die Gefässe mit denen der Rindenwurzel in Continuität. So lange der Senker noch wächst, werden sie dagegen von jenen getrennt durch eine das Wachsthum vermittelnde, in dem Cambium des Wirthholzes (Cap. XIV) liegende Meristemzone. Der Gefässkörper des Senkers kann mächtig entwickelt sein, wenn an der Ursprungsstelle des letztern in der Rindenwurzel noch keine Gefässe ausgebildet sind. Das in allen Theilen viel kleinere Arceuthobium Oxycedri hat in den kleineren Zweigen seiner Rindenwurzeln und den kleinen »schmalen« Senkern dieser gar keine Gefässe; dieselben bestehen nur aus einigen Reihen grosser parenchymatischer Zellen. Die stärkern Rindenwurzeln und Senker sind denen von Viscum album im Bau ähnlich, nur ihrer geringen Mächtigkeit entsprechend einfacher. Aehnliche Verhältnisse wie bei Arceuthobium finden sich, nach Arten variirt, bei dem intramatricalen Thallus von Pilostyles wieder.

3) Der flache, unregelmässig scheibenförmige und an seiner Innenfläche mit unregelmässigen Zacken in das Wirthholz eingekeilte, intramatricale Körper von Cytinus Hypocistis (vgl. Gf. Solms l. c., Taf. 36, 37) wird überall durchzogen von einzelnen, mannichfach verzweigten und netzförmig verbundenen, sehr unregelmässigen Gefässen, welche in den eingekeilten Zacken an die Holzelemente des Wirthes sich anlegen. Die Gefässglieder sind meist unregelmässig rundlich, mit netzfaseriger Wand und mittelst grosser, runder Löcher in Communication.

4) In den knolligen Ansatzstellen der Orobanchen sind die Gefässbündel sowohl des Parasiten als auch der ihn tragenden Wirthwurzel gleichsam aufgelöst in ein lockeres Geflecht zahlreicher kurzgliedriger Gefässe, von denen die des Parasiten mit denen des Wirths in unmittelbarer Continuität stehen. Eine scharfe Grenze sowohl zwischen den Gefässen als dem Parenchym von Wirth und Parasit ist oft nur in den frühesten Jugendzuständen[1] zu erkennen.

In den knolligen Ansatzstellen der meisten Balanophoreen-Genera (Helosis, Lophophytum, Scybalium[2]) sind die Structurverhältnisse ähnlich wie bei Orobanche, nur dass die Gefässe von denen des Holzes der Wirthwurzel

1) Caspary, Flora 1854, Taf. III.
2) Eichler, Balanophorae brasilienses, l. c. (p. 265).

bis zur Ansatzstelle an dieselben bestimmt unterscheidbar sind. Für die Rafflesiaceen gilt wesentlich das Gleiche.

5) Bei den Ansatzstellen von Balanophora und Langsdorffia kommt, nach den genannten Autoren und den früheren Untersuchungen Göppert's [1]), eine gleichfalls hierher gehörige andere Erscheinung hinzu. Es wachsen nämlich als Auszweigungen von dem Holze der befallenen Wirthwurzel in das Parenchym der Ansatzknolle starke, verschiedentlich verzweigte Gefässbündel, deren Zweige in dem Parenchym der Knolle breit und blind endigen. Eine directe Verbindung zwischen diesen Excrescenzen und den eigenen Bündeln des Parasiten ist nach den vorliegenden Untersuchungen nicht vorhanden oder doch zweifelhaft. Die Excrescenzbündel sind starke, bis über 1^{mm} dicke Stränge mit breiten, selbst kolbig angeschwollenen Zweigenden. Sie bestehen aus starken Gefässmassen, welche von zarten, gestreckten, noch näher zu untersuchenden Elementen begleitet sind und in welche sich, sie zerklüftend, schmale Streifen des dem Parasiten angehörigen dünnwandigen Parenchyms einkeilen. Vgl. Graf Solms, l. c.

§ 114. Bündelverbindungen. Wo ein Gefässbündelstamm sich von einem andern abzweigt oder, anders ausgedrückt, sich an einen andern anlegt, stehen die gleichnamigen Regionen und Elemente beider in Continuität. Bei gleicher Anordnung der Theile und gleicher Orientirung der in Betracht kommenden Bündel, wie sie in den meisten Stämmen, in der Lamina der Laubausbreitungen Regel ist, ist hiermit auch der Bau der Verbindungsstelle im Wesentlichen bezeichnet; mannichfache Einzeldifferenzen ergeben sich aus dem allgemeinen Satze, dass der specielle Bau eines jeden Bündels in successiven Querabschnitten wechseln kann.

Bei ungleicher Anordnung der Theile und ungleicher Orientirung der Bündel müssen, um die Continuität der gleichnamigen Elemente herzustellen, gegen die Vereinigungsstelle hin und an dieser Drehungen und Verschiebungen sowohl der einzelnen Bündeltheile, als auch der etwa die Bündel begleitenden Stränge und Scheiden eintreten und mit diesen Drehungen können andere, nicht nur auf die Orientirung der Theile bezügliche Structuränderungen verbunden sein.

Die in diesen Beziehungen bemerkenswerthen Fälle von Verbindung ungleich orientirter Bündel vertheilen sich in zwei Haupt-Kategorien, nämlich Verbindungen zwischen derselben Achse zugehörigen Bündeln, und Verbindungen zwischen Bündeln von Haupt- und Seitenachse.

I. Aus der ersten Kategorie ist hier zuerst zu besprechen die Verbindung des Stammbündelsystems mit dem radialen Strange der Hauptwurzel bei den typischen Dicotylen und Gymnospermen [2]). Das hypocotyle Glied dieser Pflanzen enthält, wie oben dargestellt wurde, 2 bis mehrere getrennte, collaterale, normal orientirte Bündel und diese nähern sich einander der Hauptwurzel zu, um

1) l. p. 264 cit.

2) Mettenius, Anat. d. Cycadeen l. c. p. 602. — Dodel, Der Uebergang des Dicotyledonen-Stengels in die Pfahlwurzel. Pringsheim's Jahrb. Bd. VIII. — Strasburger, Die Coniferen und d. Gnetaceen p. 360. — van Tieghem, canaux sécréteurs, l. c. — S. Goldsmith, Beitr. zur Entwicklungsgesch. d. Fibrovasalmassen im Stengel und in der Hauptwurzel der Dicotyledonen konnte für vorliegende Arbeit nicht mehr benutzt werden.

sich in deren radialen Axilstrang zu vereinigen. In dem hypocotylen Gliede liegen die Erstlingstracheen am Innenrande, der Siebtheil in der Peripherie jedes Bündels. In dem axilen Wurzelstrang nehmen die Erstlingsgefässe den Aussenrand jeder Gefässplatte ein und die Siebstreifen alterniren seitlich mit den Gefässstreifen. Die Untersuchung des Längsverlaufes der Bündel zeigt, dass die Erstlingsgefässe sich aus den Stammbündeln continuirlich in den Wurzelstrang fortsetzen, auf dem Wege zur Wurzel also allmählich aus ihrer centralen in die peripherische Stellung verschieben. Mit dieser Verschiebung vollzieht sich allmählich eine entsprechende der übrigen Abschnitte der Bündel in der Richtung, dass mit der Vereinigung zum Wurzelstrang auch der radiale Bau dieses erreicht wird. Mit den Verschiebungen kann Spaltung und Wiedervereinigung und Erlöschen bestimmter Bündeltheile successive stattfinden. Nach der verschiedenen Zahl der Bündel im hypocotylen Gliede und der Strahlen im Wurzelstrang sind selbstverständlich vielerlei Einzelfälle möglich.

Unter den genauer untersuchten Einzelfällen ist der von Strasburger für Biota orientalis beschriebene, vermuthlich vielfach anderwärts wiederkehrende besonders einfach und anschaulich. Das hypocotyle Glied enthält in seinem oberen Theile zwei, von den beiden Cotyledonen senkrecht absteigende Bündel, der Strang der Hauptwurzel ist diametraldiarch. In jedem der sich allmählich nähernden Cotyledonarbündel beginnt dicht unter der Insertion der Cotyledonen eine radiale Spaltung des Siebtheils in zwei Hälften. Weiter abwärts entfernen sich beide Hälften mehr und mehr von einander, rücken mit den Gefässtheilen in dieselbe Tangentialebene; jede nähert sich dann der von dem andern Bündel gleicherseits kommenden und vereinigt sich mit derselben zu einer breiten Siebgruppe. Die Gefässtheile beider Bündel machen auf der gleichen Wegstrecke die oben angegebene Verschiebung oder Drehung durch: die beiden breiten Siebgruppen alterniren daher mit den zwei ihre Erstlingsgefässe nach aussen kehrenden Gefässplatten des Wurzelstrangs.

Bei den Abietineen mit vielen Cotyledonarbündeln und polyarchem Hauptwurzelstrang (vgl. p. 371) drehen sich so viele der Cotyledonarbündel, als der Wurzelstrang Gefässplatten hat, während ihres Abwärtsverlaufes durch das hypocotyle Glied; ihre Siebtheile rücken ohne Spaltung seitlich zwischen die Gefässtheile, die Erstlingsgefässe dieser vom centralen an den peripherischen Rand. Von den übrigen Cotyledonarbündeln schwinden allmählich die Gefässtheile, während die Siebtheile mit den die beschriebene Schwenkung machenden verschmelzen. —

Bei Phaseolus durchziehen im einfachsten Falle vier decussirt gestellte Bündelpaare das hypocotyle Glied. Die Gefässtheile der acht Bündel sind getrennt, die Siebtheile zu vier breiten bogigen Streifen verbunden, welche mit einander einen nur zwischen den zwei Bündeln jedes Paares unterbrochenen Ring bilden. Die Gefässtheile der Bündel treten in normaler Orientirung aus den Cotyledonen, orientiren sich dann aber immer mehr so, dass die Erstlingsgefässe eines jeden mit den übrigen in eine tangentiale Reihe zu stehen kommen; und zwar kehren hierbei die Bündel jedes Paares ihre Erstlingsgefässe gegeneinander. An der Grenze der Hauptwurzel drehen sich die Gefässtheile jedes Paares um die Erstlingsgefässe derart, dass diese zu äusserst, die übrigen Gefässe nach innen zu stehen kommen; je weiter abwärts, desto spitzer der Winkel, den die Bündel eines Paares miteinander bilden, bis sie schliesslich parallel stehen und zu einer der vier Gefässplatten des Wurzelstranges verschmelzen. Die mit diesen alternirenden Siebstränge sind die directe Fortsetzung der vier breiten Streifen des hypocotylen Gliedes. Sie werden sowohl in letzterem als in der Wurzel aussen von je einem starken Sklerenchymfaserstrange gestützt, welcher jedoch an der Uebergangsstelle in die Wurzel eine kurze Strecke weit unterbrochen ist. In anderen, minder einfachen Fällen liegen zwischen den angegebenen vier Bündelpaaren des hypocotylen Gliedes noch Zwischenstrangpaare. Dieselben endigen meist blind an der untern Grenze des genannten Gliedes; manchmal tritt jedoch eines in die Wurzel hinab, um alsdann, in derselben Weise wie die vier Hauptpaare, zu einer fünften Gefässplatte des pentarchen Wurzelstranges zu werden.

2) Die vereintläufigen Strecken der Bündel im Stamme bestimmter Aroideen und Pandaneen (p. 278) sind durch eine Vertheilung und Orientirung ihrer Elemente ausgezeichnet, nach welchen sie van Tieghem [1]) anschaulich zusammengesetzte Bündel genannt hat. Die auf ihrem Abwärtsverlauf von den Blättern her zuerst normal orientirten collateralen Bündel treten im allgemeinen zu einem Körper von rundem oder unregelmässigem Querschnitt zusammen, indem sich ihre Siebtheile direct oder mittelst eines zwischenliegenden Sklerenchymbündels vereinigen zu einem Gesammtstrange, in dessen Peripherie dann nach verschiedenen Seiten hin wechselnd gesonderte und verschmelzende Gefässgruppen liegen. Die Zahl, der Bau letzterer und die Configuration des ganzen Stranges wechseln nach den successiven Querschnitten desselben Individuums und nach den verschiedenen Species. Einzelheiten s. bei van Tieghem, l. c.

Aehnliche, minder auffallende Erscheinungen kommen hie und da wohl auch in anderen Monocotylen-Stämmen und in Stämmen und Blattstielen mit markständigen Bündeln vor.

II. Für die monopodial verzweigten Wurzeln gelten bezüglich des Ansatzes der Gefässbündel der Seitenäste an das der Hauptachse folgende, mit Bezugnahme auf § 108 und auf die in § 117 darzustellenden entwicklungsgeschichtlichen Daten anzugebende Regeln.

Wenige, nachher zu nennende Ausnahmen abgerechnet, entspringt jede Seitenwurzel an der Aussenseite des Gefässbündels ihrer relativen Hauptwurzel, mitten vor der Aussenkante einer Gefässplatte. Dementsprechend setzen sich bei den diarchen und vielen polyarchen Wurzeln ihre Gefässplatten an jene ihr entsprechende Aussenkante, ihre Siebstränge an die mit letzterer alternirenden der Hauptwurzel an.

Bei vielstrahligen Bündeln mancher Monocotylen findet der Ansatz der Gefässplatten nicht nur an die correspondirende der Hauptwurzel, sondern auch an die beiden zunächst seitlichen statt, der der Siebstreifen an die mit den drei genannten Gefässplatten alternirenden der Hauptwurzel; so fand es van Tieghem z. B. bei den Verzweigungen der Adventivwurzeln von Iris germanica, Asphodelus ramosus, Asparagus. Die Spaltung des seitlichen Bündels in weiter und tiefer dringende Zweige bei Pandanus, Palmen etc. würde oben p. 328 besprochen.

Bei den Gräsern stehen, aus unten, § 117, noch zu erörternden anatomischen Gründen, die Seitenwurzeln nicht vor den Gefässplatten, sondern mitten vor den Siebsträngen des Hauptwurzel-Bündels; dementsprechend setzen sich ihre Gefässplatten an die beiden nächstseitlichen des letztern, ihre Siebtheile an den ihr correspondirenden desselben an. Ein ähnliches Verhalten findet, aus ähnlichen Gründen, bei den Pittosporeen statt. Wie im § 117 ebenfalls noch erläutert werden wird, sind bei Umbelliferen und Araliaceen die Seitenwurzeln je zwischen Gefäss- und Siebgruppe der Hauptwurzel gestellt; ihr Gefässtheil setzt sich demgemäss schräg auf die ihm zugekehrte Fläche der entsprechenden Platte der Hauptwurzel an [2]). Dieselbe Stellung der Seitenwurzeln

1) Structure des Aroidées l. c.
2) van Tieghem, Symmétrie de structure, l. c.

und Insertion ihrer Bündel findet sich nach van Tieghem[1]) bei Lycopersicum, während nahe verwandte Pflanzen, z. B. Solanum tuberosum, das gewöhnliche oben erwähnte Verhalten oligarcher Wurzeln zeigen.

Für die übrigen Bündelverbindungen zwischen Haupt- und Seitenachsen ist dem in frühern und im Anfang dieses Paragraphen Gesagten hinsichtlich der Orientirung der Bündeltheile nichts Wesentliches hinzuzufügen.

Hinsichtlich des speciellen Baues gilt allgemein, dass an den Ansatzstellen seitlicher Organe an Stengeln und Wurzeln die Elemente des Gefässbündels im Vergleich mit den Bündelstämmen kurz sind, weil sie theils an solchen Orten entstehen, welche überhaupt geringe Streckung zeigen, theils sich erst nach vorgeschrittener Streckung des sie tragenden Stückes der Hauptachse ausbilden. Zumal von den Knoten der gefässführenden Pflanzen ist diese Erscheinung allbekannt; sie tritt um so auffallender hervor, je reichlicher die Spaltung und Verzweigung der sich ansetzenden Bündel (Vgl. § 94, 95). Die Seitenwände der kurzen Gefässglieder resp. Tracheiden sind in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle an diesen Orten tüpfelig, oder netzfaserig und alsdann vorwiegend mit niedrigen quergestreckten Maschen verdickt. Spiral- und Ringfasern kommen selten und meist nach kurzer Strecke in quermaschige Netzverdickung übergehend vor, z. B. im Knoten mancher Commelineen. Die trachealen Elemente eines Bündels setzen sich an die gleichnamigen eines andern in der Regel an mit verschmälerten, spitzen Enden, welche sich der Seitenwand des anderen eine Strecke weit anschmiegen; selten sind die angesetzten Enden quer abgeschnitten.

Der Ansatz der Siebröhren an einander scheint, zumal nach einzelnen Beobachtungen bei Cucurbitaceen, dem der Gefässe ähnlich zu geschehen. Genauere Untersuchungen darüber liegen jedoch nicht vor.

C. Entwicklungsgeschichtliches.

§ 115. Das Gefässbündel bildet sich aus einem Strange von Meristemzellen, welche, entsprechend der definitiven Form der Bündelelemente, in der Längsrichtung des Bündels gestreckte Form annehmen und in derselben Richtung Theilungen erfahren, soweit sie nicht den dem Bündel angehörigen kürzeren Parenchymzellen den Ursprung geben. Von dem umgebenden ungleichnamigen Gewebe, zumal den durch fortdauernde Quertheilungen kurzzellig bleibenden Initialschichten der Parenchymmassen, werden daher jene Initialstränge der Bündel in dem Maasse ausgezeichnet, als die Gewebedifferenzirung fortschreitet. Hierzu kommt ferner das meist im Vergleich zu der kurzzelligen Umgebung geringere Wachsthum der Strangelemente in der Richtung der Querdurchmesser: der initiale Strang ist engzelliger als die Umgebung. Wesentlich die gleiche Erscheinung tritt auf, wo sich andere, aus langgestreckten Elementen bestehende Stränge, speciell z. B. Sklerenchymfaserstränge, aus dem primären Meristem heraus und von kurzzellig bleibendem Gewebe differenziren, gleichviel an welchem anatomisch bestimmten Orte. Wo daher ein Faserstrang

1) l. c. 226. Vgl. auch § 117.

ein Gefässbündel unmittelbar begleitet, ist er im initialen Stadium von diesem oft nicht oder nicht scharf unterscheidbar.

Die gestrecktzelligen Initialstränge der Gefässbündel und eventuell ihrer Faserbegleitung werden von Nägeli[1]) im theilweisen Anschluss an ältere Terminologie Cambiumstränge genannt, der Ausdruck Cambium im Gegensatz zu dem kurzzelligen »Meristem«, für das gestrecktzellige Meristem der Initialstränge gebraucht. Sachs[2]) hat für letztere den Namen Procambium eingeführt, weil der Ausdruck Cambium, für sie angewendet, zweideutig wäre, zweierlei Dinge bedeuten würde, nämlich einmal die in Rede stehenden Stränge und andererseits die von Alters her durch ihn bezeichnete Initialschicht des secundären Zuwachses, von welcher Cap. XIV handeln wird. Ganz abgesehen ist hierbei von der p. 4 erwähnten, durch einige Autoren eingeführten Anwendung des Wortes Cambium für alle in diesem Buche Meristem genannten Zellverbände. Russow[3]) endlich nennt die in Rede stehenden Stränge Desmogen.

Es ist im Grunde gleichgültig, welchen Namen man gebraucht, wenn man nur weiss, was derselbe bedeutet; also in dem vorliegenden Falle, dass es sich um Complexe handelt, welche unter den Gesammtbegriff des — allmählich in Gewebedifferenzirung übergehenden — Meristems fallen, wie derselbe in diesem Buche festgehalten ist; und um Stränge, welche von dem im Cap. XIV zu behandelnden Cambium verschieden sind, wenn sie mit demselben auch thatsächlich in nächster anatomischer und genetischer Beziehung stehen können. Es dürfte sich jedoch wohl empfehlen, jede Benennung zu vermeiden, welche an anderes erinnerte, oder mehr zu besagen scheinen könnte, als einfach dass die Stränge, um die es sich handelt, die jungen Gefässbündel, die Anfänge dieser sind; und aus diesem Grunde sei für sie, im Anschluss an die übrige in diesem Buche gebrauchte Terminologie, der Ausdruck Initialstränge oder Initialbündel angewendet. Die Initialstränge entstehen und bestehen aus den Initialzellen successive verschiedenen Grades und Werthes, aus welchen die Elemente des Gefässbündels hervorgehen.

In den typischen Wurzeln ist der in der Einleitung als Plerom bezeichnete axile Meristemstrang der initiale für das Gefässbündel. Seine je nach den einzelnen Typen in verschiedenem Grade vollständige Sonderung von den umgebenden Meristemschichten ist oben, in der Einleitung, beschrieben worden; für die an einer Hauptwurzel entstehenden Seitenwurzeln wird dieselbe unten noch zu besprechen sein. Hier ist nur wiederholt hervorzuheben, dass auch die einzelnen Theile des Gefässbündels in dem axilen Initialstrang schon früh als besondere Schichten desselben unterschieden werden können. Die in umstehend reproducirter Fig. 186, und oben in Fig. 2, 4—6 mit p und pc bezeichnete Schicht, resp. Reihe, dieselbe welche in Fig. 3 neben $x—x$ mit f bezeichnet ist, ist die Pericambiumschicht, welche bis zu den in der Spitze des Pleromkörpers gelegenen Gesammtinitialen verfolgt werden kann; v oder g bezeichnet in denselben Figuren je eine Initialreihe für ein Gefäss oder eine Tracheidenreihe, von welcher Initialreihe dasselbe gilt, wie für das Pericambium. Für den Wurzelstrang der Farne und Azollen lässt sich, wie Nägeli und

1) Beitr. I, p. 2. Vgl. d. Anm. p. 4.
2) Lehrb. p. 111.
3) Vergl. Unters. p. 178.

Leitgeb und Strasburger zeigten, Aehnliches wie für die Phanerogamen mit noch grösserer Schärfe nachweisen.

In den Stengeln mit einfachem axilem Gefässbündel hat der primäre Pleromkörper dieselbe Bedeutung als Initialstrang wie in den Wurzeln. Fig. 1, p. 9.

Anders verhält es sich in den Stengeln mit reichgliedrigem Bündelsystem und in den Blättern. Betrachtet man zunächst das erste Auftreten des Gefässbündels für sich allein und ohne Rücksicht auf die Frage nach dem speciellen Orte der Entstehung, so beginnt dasselbe damit, dass von den ursprünglich gleichen primären Meristemzellen eine dem Verlaufe des Bündels entsprechende einfache Reihe, oder häufiger ein mehrreihiger Strang, unter relativ schwachem Wachsthum in Richtung der Querdurchmesser Theilungen durch Längswände erfährt. Diese Theilungen wiederholen sich durch eine nach dem Einzelfall verschiedene Zahl von Ordnungen. Bei starken, zumal collateralen Strängen dauern sie an der Grenze von Sieb- und Gefässtheil oft noch lange an, wenn an den Rändern des Bündels die Gewebedifferenzirung schon vollendet ist. In diesem Falle nehmen die späteren Theilungswände in der genannten Grenzzone die oben (p. 338) erwähnte regelmässig tangentiale Richtung an; die früheren Ordnungen sind immer wechselnd allseitswendig.

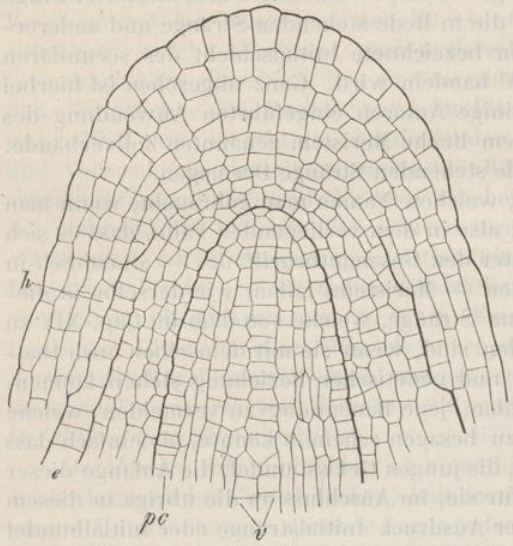


Fig. 186.

Die Ausbildung der definitiven Elemente des Bündels beginnt in jedem Querschnitt mit denjenigen derselben, welche oben als Erstlinge beschrieben sind, also an den von diesen eingenommenen Orten. Sie verbreitet sich von jedem dieser aus über den Querschnitt centrifugal, wenn dieselben im Innern des Stranges stehen. Nehmen sie einen Rand des Stranges ein, so schreitet sie im allgemeinen nach dem entgegengesetzten Rande zu fort; bei den radialen Bündeln, wie oben beschrieben wurde, in centripetaler Richtung; bei den collateralen centripetal im Siebtheil und centrifugal im Gefässtheil; bei concentrischen und in dem oben, p. 349 beschriebenen besondern Falle der Cycadeen-Blätter je nach Zahl und Stellung der Erstlingsgruppen in räumlich verschiedener, durch die vorangestellte Regel allgemein bestimmter Richtung. Bei breitem Rande des Siebtheils dehnt sich die Ausbildung über diesen von

Fig. 186 (210). Polygonum Fagopyrum, Wurzelspitze, medianer Längsschnitt. *pc* Pericambium, Aussengrenze des Pleromstrangs. *v* Gefässanlage. *e* Dermatogen, resp. Epidermis, zwischen *pc* und *e* Periblem, *h* Wurzelhaube.

den ersten Ausbildungspunkten in der gleichen Folge aus. Der Beginn der Ausbildung findet immer mit derjenigen der ersten Siebtheil-Erstlinge, Russow's Protophloem, statt; nachher erscheinen die Erstlinge des Gefässtheils in Ausbildung. Wo ein Bündel von Sklerenchymfasern begleitet wird, geschieht die Ausbildung dieser später, oft viel später als die der beiderlei Erstlinge, unabhängig von dem Auftreten dieser.

Dem Längsverlaufe des Bündels nach verfolgt, kann die definitive Ausbildung sowohl wie die erste Anlegung in akropetaler oder, umgekehrt, in basipetaler Richtung fortschreiten. Es ist ferner wenigstens denkbar, dass in einem Bündel die Progression beider Vorgänge in ungleicher Richtung stattfinden kann, oder dass selbst jeder derselben in verschiedenen Höhenabschnitten eines Bündels in verschiedener Richtung fortschreitet. Sanio's Angabe [1]), dass nach seinen an zahlreichen Monocotylen und Dicotylen ausgeführten Untersuchungen von den Bündeln eines Querschnitts die zuerst angelegten auch zuerst die definitiven Erstlinge des Sieb- und Gefässtheils erhalten, schliesst jene Möglichkeiten nicht aus, dieselben sind vielmehr durch weitere Untersuchung zu prüfen.

Soweit derzeit bekannt, schreitet sowohl Anlegung als Ausbildung in akropetaler Richtung fort bei allen Wurzelsträngen, allen stammeigenen und den Strängen im Stamme der Filices und Marsiliaceen. Die Blattspurstränge der Phanerogamen zeigen jedenfalls nicht alle das gleiche Verhalten. Sie werden, soweit meine Untersuchungen reichen, bei Tradescantia albiflora und den Potamogeton-Arten — mit Ausnahme der Lateralstränge von P. crispus — in akropetaler Richtung sowohl angelegt als ausgebildet. Bei Cordyline und Chamaedorea scheinen nach Nägeli [2]) manche Blattspurstränge die gleiche Entwicklungsrichtung zu nehmen. Falkenberg [3]) gibt dasselbe für alle von ihm untersuchten Monocotyledonen an.

Die gleiche akropetale Progression zeigt nach Schmitz [4]) der mediane Blattspurstrang von Berberis vulgaris, wenigstens was seine Anlegung betrifft; diese erfolgt »ausgehend« von der Ausbiegungsstelle des Medianstranges des senkrecht unterstehenden (bei $^2/_5$ Stellung des sechsten) Blattes, durch Längstheilung eines Stranges primärer Meristemzellen. Dasselbe gilt, nach Nägeli, [5]) für die äusseren Blattspurstränge von Bougainvillaea spectabilis, von welchen jedoch zweifelhaft ist, ob sie hierher gehören. Frank's Angaben [6]), nach welchen dasselbe Verhalten bezüglich der Anlegung und Ausbildung der Spurstränge bei Taxus, Quercus, Aesculus stattfinden soll, bedürfen der Prüfung.

Auf der anderen Seite ist durch Vöchting für die Blattspurstränge der Melastomaceen gezeigt worden, dass sie nach den beiden in Frage stehenden Beziehungen in basipetaler Richtung, von der Austrittsstelle im Knoten aus abwärts wachsen. Das Gleiche geht schon aus Sanio's Untersuchungen vom Jahre 1864 für die Bündel der Piperaceen hervor, wenn diese, nach Weiss [7]), Blattspurstränge sind. Die definitive Ausbildung erfolgt jedenfalls in sehr vielen Strängen vom Austrittsknoten an basipetal; Nägeli gibt es für einen Theil der Spurstränge von Chamaedorea und Cordyline an und für die einer sehr grossen

1) Bot. Ztg. 1864, p. 194.
2) l. c. p. 37.
3) Beitr. l. c. p. 162.
4) l. c. (siehe unten, p. 409) p. 30.
5) l. c. p. 121.
6) Bot. Ztg. 1864, p. 180, 444.
7) Vgl. p. 260.

Anzahl Dicotyledonen und Coniferen, und es ist nicht schwer, hier an wachsenden Stammenden die basipetal fortschreitende Ausbildung der Tracheen direct zu sehen; vgl. z. B. p. 269, Fig. 115, m_4. Für diese zahlreichen Fälle ist also die Verfolgung der Bündel von dem Knoten nach abwärts bei der Darstellung ihres Verlaufes, wie oben bemerkt wurde, auch dem Entwicklungsgange derselben entsprechend.

Die Möglichkeit, dass die Entwicklung eines Blattspurbündels an verschiedenen Orten seines Verlaufes verschiedener Richtung folgen kann, wird von Mohl[1]) für die Blattspurbündel des Palmentypus discutirt; er gibt an, dass dieselben in ihrem obern Theile von dem Knoten aus basipetal sich ausbilden, hält aber eine akropetale Ausbildung des unteren Theils hierdurch nicht für ausgeschlossen. Auch Nägeli's und Falkenberg's Beobachtungen scheinen mir, soweit sie mitgetheilt sind, eine Erledigung dieser Frage nicht zu geben. Unzweifelhaft ist die nach zwei Richtungen fortschreitende Ausbildung für die lateralen Blattspurstränge im Stengel von Potamogeton crispus. Sie beginnt hier, wie schon p. 284 und in Fig. 125 angedeutet ist, mit dem Erscheinen der ersten Tracheiden im Knoten, und schreitet von diesem aus einestheils blattwärts fort, anderntheils in dem zugehörigen Internodium basipetal. Bald nachdem die letztere basipetale Ausbildung begonnen hat, treten über dem Knoten, anschliessend an die in diesem befindlichen, die ersten Tracheiden des im nächstfolgenden Knoten verlaufenden Abschnitts des Lateralstrangs auf und bilden sich in akropetaler Richtung weiter aus. Beide Processe schreiten in jedem Internodium gegeneinander fort und begegnen sich ohngefähr in der halben Höhe dieses, um damit den Strang der Erstlingstracheiden in Continuität herzustellen; das akropetale Stück beginnt früher und wächst langsamer als das basipetale. Die erste Anlegung der Stränge erfolgt, soweit entschieden werden konnte, in akropetaler Richtung.

In gewissem Sinne umgekehrt, wie in dem soeben besprochenen Falle, schreitet die Ausbildung der Blattspurstränge bei Equisetum[2]) fort. Sie beginnt in dem noch sehr kurzen Internodium, und zwar treten zuerst die Siebtheil-Erstlinge rasch in basipetaler Folge hervor, dann die ersten Tracheiden fast gleichzeitig durch die ganze Länge des Internodiums. Erst nachher schreitet die Ausbildung der Erstlinge weiter und zwar aufwärts in das Blatt, abwärts zur Bildung der an die Stränge des nächstuntern Internodiums sich ansetzenden Schenkel.

Ueber die complicirteren Erscheinungen an den mit axilem Strang und an diesen sich seitlich ansetzenden Blattbündeln versehenen Phanerogamen und Lycopodien vgl. § 70, 77 und 78, 107, 109, 110. Nägeli, l. c. p. 38, 53, 56.

§ 116. Besteht eine Blattspur aus mehr als einem oder zwei Strängen und ist, wie in den weitaus meisten Fällen, ein medianer von seitlichen zu unterscheiden, so ist es Regel, dass der Medianstrang zuerst angelegt und ausgebildet wird, die seitlichen um so später, je entfernter sie von jenem sind. Beispiele hierfür sind schon in § 61 angegeben. Selten findet die umgekehrte

---

1) Verm. Schriften p. 184.

2) Hofmeister, Vgl. Unters. p. 93. — Cramer, Pflanzenphys. Unters. Heft 3. p. 26. — Nägeli, Beitr. I, p. 38. — Russow, Vgl. Unters. p. 145.

Succession statt; so bei der dreisträngigen Blattspur von Humulus [1]), auch Phaseolus. Sehr reichsträngige und im Knoten in mehrere Reihen geordnete Spuren monocotyledoner Pflanzen verhalten sich, nach Nägeli's Untersuchung an Chamaedorea und Cordyline sp., der Hauptregel conform, bezüglich der Succession in der Entwicklung der Reihen im Einzelnen ungleich. Nicht selten tritt die Bildung der seitlichen Stränge einer Blattspur erst dann ein, wenn die medianen mehrerer nächstoberer Blätter schon vorhanden sind. Sind Blattspurstränge und stammeigene vorhanden, so erfolgt, in dem gleichen Querschnitt, die Anlegung und die Ausbildung ersterer der Regel nach früher als die der stammeigenen. Eine auffallende Ausnahme hiervon bilden die flügelkantigen Rhipsalideen [2]).

Es ist in neuerer Zeit, mit Rücksicht auf die in der Einleitung besprochene ursprüngliche Meristemgliederung, die Frage discutirt worden, welches der morphologische Ort der Gefässbündelentwicklung im Stamme sei. [3]) Für die axilen Stränge steht, wie oben wiederholt gesagt wurde, fest, dass ihr Initialstrang der Pleromcylinder ist; die von ihnen in die Blätter abgehenden bilden sich aus dem umgebenden Periblem. Für die rindenläufigen Bündel gilt Letzteres mindestens in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle. Das Gleiche wurde schon p. 25 für das ganze Bündelsystem des Equisetum-Stengels angegeben.

Aus diesen Thatsachen geht zunächst, in Uebereinstimmung mit dem in der Einleitung allgemeiner ausgesprochenen Satze, hervor, dass im Stamme die Bildung der Gefässbündel nicht überall an eine und dieselbe primäre Meristemschicht gebunden ist. Hierdurch wird aber die Frage noch nicht beantwortet, in wieweit andere, im Stamme eine bestimmte Stelle einnehmende Bündel oder Bündelcomplexe bestimmten Gliederungszonen des primären Meristems entstammen. Speciell fragt sich dieses für die Bündel des Ringes und Cylinders der typisch dicotyledonen und monocotyledonen Stämme. Von den Farnen ist, aus p. 22 angegebenen Gründen, zur Zeit abzusehen.

In den Stämmen des Dicotyledonen-Typus nehmen die Bündel selbstverständlich ihren Ursprung in einer ihrer definitiven Anordnung entsprechenden Ringzone. Diese ist, sowie die Bildung der Gefässbündel in ihr beginnt, durch die rasch folgenden Längstheilungen, welche diese anlegen, und durch die geringe Weite der Zellen wenigstens an bestimmten, den Anfängen der Bündel entsprechenden Punkten ausgezeichnet. In den angrenzenden, zu Mark und Rinde werdenden Zonen erfolgen, von früher Entwicklungsperiode ab, und abgesehen von den Fällen, wo Sklerenchymfasergruppen gebildet werden, die Längstheilungen seltener und hören früher auf; die vorwiegend zu Parenchym sich ausbildenden Zellen folgen dem Gesammtwachsthum in der Richtung der Querdurchmesser vorwiegend durch Volumzunahme, ohne Theilungen; und zwar im Allgemeinen so, dass die erheblichere Volumenzunahme mitten im Marke beginnt. Die raschen Längstheilungen des Bündelrings fangen in einem Querschnitt immer an denjenigen Punkten an, wo, entsprechend den allge-

1) Nägeli, l. c. p. 114. 2) Vöchting, l. c.

3) Sanio, Bot. Ztg. 1863, 356 ff; 1864, 192 ff; 1865, 165 ff. — Hanstein, Die Scheitelzellgruppe etc., (1868) vgl. p. 8. — Russow, Vergl. Untersuchungen p. 177 ff. — Vöchting, Melastomeen u. Rhipsalideen, vgl. p. 268 u. 271. — Schmitz, Entwicklung d. Sprossspitze der Phanerogamen, Halle 1874. — Falkenberg, Monocotyledonen, l. c.

meinen Successionsregeln, die ersten Gefässbündel angelegt werden, also z. B. in einem jungen Internodium an dem Orte des einzigen oder des medianen zum nächstobern Blatte gehenden Spurstrangs. Hier erscheint im Querschnitt zuerst eine kleine, aus der Theilung von zwei oder wenig mehr ursprünglichen Zellen hervorgegangene Gruppe enger Zellen, welche sich dann durch weitere Theilungen vergrössert, der jeweiligen Stärke des Initialstrangs entsprechend, dessen Querschnitt sie darstellt.

Seitlich von oder zwischen den ersten Initialstranggruppen eines Querschnitts treten dann in der gleichen Form, in der den allgemeinen Regeln der Bündelsuccession und dem Blattspurverlauf des Einzelfalls entsprechenden Folge, die Anfänge neuer Initialstränge auf, bis ihre für den jeweiligen Bündelring gültige definitive Zahl voll ist. In einzelnen Fällen bleibt die rasche Längstheilung auf die Initialstränge der Blattspuren beschränkt; zwischen diesen liegende breite Meristemstreifen nehmen an derselben wenig Theil und folgen dem Gesammtwachsthum vorwiegend durch Volumzunahme der Zellen; so nach Sanio bei Cucumis; auch bei den oben öfters genannten Ranunkeln dürfte es sich ebenso verhalten. In den meisten Fällen bleibt oder wird der ganze Bündelring, auch seine zwischen den Blattspurbündeln liegenden Streifen (primäre Markstrahlen), durchschnittlich engzelliger als Mark und Rinde, die raschen Längstheilungen breiten sich von den Seitenrändern der Initialstränge in Richtung des Ringes seitwärts aus, so dass später entstehende Blattspurstränge innerhalb einer bereits in lebhafter Längstheilung befindlichen kleinzelligen Ringzone sich differenziren können, z. B. bei Melastomaceen. Bei den zahlreichen hierher gehörigen Stämmen, wo die Blattspurstränge frühzeitig durch zahlreiche Zwischenstränge verbunden werden, fliessen die Anlagen jener, in Folge seitwärts fortschreitender rascher Längstheilungen, mit ihren Rändern sofort gleichsam zusammen zu einem engzelligen Ringe, in welchem sich dann die Zwischenstränge von den sie trennenden Markstrahlstreifen successive sondern. Die Anlegung und Ausbildung der Blattspurstränge geht hier in die der Zwischenstränge continuirlich und unmerklich über. Vgl. Cap. XIV.

Für die Anlegung von Sklerenchymfasercomplexen gilt hinsichtlich der in den primären Meristemzellen stattfindenden raschen Längstheilungen und der daraus resultirenden geringen Weite der Elemente das Gleiche wie für die Gefässbündel. Wo letztere von jenen, wie so häufig, begleitet werden, wird die Breite des engzelligen Ringes hierdurch wesentlich beeinflusst.

Der engzellige initiale Bündelring ist von Sanio mit dem wenig glücklich gewählten Namen Verdickungsring bezeichnet worden.

Nach der oben allgemeiner gestellten Frage ist nun weiter zu ermitteln, welches der morphologische Ort ist, in welchem jener Initialring (um kurz zu reden) auftritt. Sanio hat, auf Grund sorgfältiger Untersuchungen successiver Querschnitte, die Lehre aufgestellt, dass nahe unter dem Vegetationspunkt das ursprünglich gleichartige Meristem sich zunächst sondert in einen axilen durch relativ seltene Längstheilung und rasche Grössenzunahme seiner Zellen ausgezeichneten Strang, das »Urmark«, welches sich zum Markcylinder des Sprosses ausbildet; und eine dieses umgebende äussere Zone. Letztere differenzirt sich dann abermals in eine peripherische, welche zur Aussenrinde sammt Epidermis wird, und eine innere, seinen Verdickungsring. Die in genannte zwei Lagen

gesonderte äussere Zone ist ferner diejenige, aus welcher die gesammten Blattbildungen hervortreten. Wesentlich die gleiche Anschauung vertritt Russow, welcher Sanio's Urmark Endomeristem, die dasselbe umgebende Zone Exomeristem nennt; letzteres sondert sich in die innere, Gefässbündel erzeugende Schicht, Mesomeristem, und die äussere, Aussenrinde sammt Dermatogen bildende: Perimeristem. Abgekürzte Ausdrücke für diese successiven Schichten sind Endistem, Existem, Mesistem, Peristem. Nach dieser Anschauung ginge also, wie bei Equisetum thatsächlich der Fall ist, das gesammte System der Blattspurstränge sammt der Aussenrinde des Stammes und den Blättern auch bei den typischen Dicotyledonen aus dem Existem, resp. der das »Urmark« umgebenden Zone hervor. Hanstein's Entdeckung der Sonderung des primären Meristems im Vegetationspunkt in die distincten, als Dermatogen (Epidermis) Plerom und Periblem (p. 8) bezeichneten Schichten war Sanio unbekannt, wenn er auch selber diese Erscheinung für einige exquisite Ausnahmefälle zuerst klar beschrieben hat; Russow tritt derselben, und besonders den von Hanstein weiter gezogenen Consequenzen, vorzugsweise auf Grund der Erscheinungen bei Equisetum entgegen.

Hanstein begründete in der Schrift vom Jahre 1868 die Lehre, dass die Blattspurstränge des typischen dicotyledonen Stammes in der Peripherie des Pleromcylinders gebildet werden, während dessen Mitteltheil zum Mark wird; und dass das Periblem (sammt Dermatogen) die gesammten seitlichen Ausgliederungen, zumal die Blätter, die Aussenrinde, und die durch diese verlaufenden Abschnitte der zu den Blättern und Zweigen verlaufenden Bündel bildet. Jedes Blattspurbündel stammt hiernach mit seinem Stammtheile von dem Pleromcylinder, mit dem ins Blatt austretenden von dem Periblemmantel ab. Bei dem Widerspruche zwischen dieser und der Sanio-Russow'schen Lehre, und angesichts der schon p. 9 hervorgehobenen Thatsache, dass die Sonderung von Plerom und Periblem in dem Meristem der Stamm-Vegetationspunkte nicht immer scharf bis zum äussersten Scheitel verfolgt werden kann, könnte man nun zunächst fragen, ob nicht Hanstein's Auffassung der Sache unrichtig ist, insofern etwa die Grenze zwischen seinem Plerom und Periblem nicht zwischen den genannten primären Meristemschichten verliefe, sondern zwischen den erst secundär von einander gesonderten, welche Russow Peristem und Mesistem nennt. Diese Frage oder Vermuthung wird aber, auch wenn man von den Stengeln mit axilem, in einen scharf begrenzten Pleromscheitel endigendem Bündel, wie Hippuris (p. 9), ganz absieht, durch die Längsschnittansicht vieler Stengelvegetationspunkte zurückgewiesen.

In dem Vegetationspunkte von Berberis vulgaris, wo das Plerom von dem einschichtigen Periblem gut unterschieden ist, hat Schmitz neuerdings die Anlegung der Blattspurstränge untersucht und nachgewiesen, dass dieselbe in den äusseren Pleromschichten erfolgt, jedoch nicht einmal an der Aussengrenze dieser, indem die 1—2 äussersten Lagen sich an der Bildung der Aussenrinde betheiligen. In der Sprossspitze von Menispermum canadense ist es nach demselben Beobachter die äusserste Oberfläche des ebenfalls von ursprünglich einschichtigem Periblem umgebenen Pleromstrangs, in welchem die Gefässbündel angelegt werden. Bei Ephedra ist, nach Schmitz, eine sichere Entscheidung

der in Rede stehenden Frage wegen der minder scharfen ursprünglichen Sonderung der primären Meristemschichten nicht thunlich.

Es gibt hiernach unter den Stengeln des Dicotyledonentypus unzweifelhafte Fälle, wo das im Stamme verlaufende Stück des Blattspurstrangs aus dem Plerom entsteht, und diese Fälle sind ohne Zweifel zahlreich. Wenn es nun auch, nach dem verschiedenen Verhalten von Equisetum, bedenklich sein mag, auf die vorliegenden Resultate einen allgemein geltenden Satz zu gründen, bevor zahlreichere Einzelbeobachtungen angestellt sind, so ist doch vorläufig, und vorbehaltlich weiterer Untersuchungen, eine Generalisirung der gewonnenen Resultate für die Fälle des gleichen Structur- und Wachsthumstypus geboten. Für die in Rede stehenden Dicotyledonen wird daher die Entstehung der Blattspurstränge und des Bündelrings allgemein in den äusseren Theil des Pleromstrangs gesetzt werden müssen; nach Schmitz' Beobachtungen an Menispermum und Berberis auch die der Faserstränge und -Ringe, welche die Bündel begleiten. Da nun aber die Bündelringe des Dicotyledonentypus doch wohl als überall morphologisch homolog betrachtet werden dürfen — vorbehaltlich des eventuellen Nachweises des Gegentheils — und da ferner der Gefäss- oder, was dasselbe ist, der Pleromstrang der Hauptwurzel sich durch die hypocotyle Axe direct in den Bündelring des Stammes fortsetzt, so kann man, im Einklang mit van Tieghem's Auffassung,[1]) einen Schritt weiter gehen und die Plerom-Aussengrenze nahe ausserhalb der Aussengrenze des Bündelrings auch in denjenigen Fällen ziehen, wo dieselbe sich nicht bis in den primären Meristemscheitel scharf verfolgen lässt. Plerom wäre hiernach der axile Cylinder, welcher sich in der einen Reihe von Fällen erst durch die Differenzirung des Initialcylinders in seiner Aussenseite von dem Periblem abhebt, und welcher sich in der anderen Reihe von Fällen scharf begrenzt bis in den äussersten, ausser den primären Meristemschichten keine Differenzirung zeigenden Stammscheitel fortsetzt. In die erste Kategorie scheinen, unter den Angiospermen, vorwiegend Pflanzen mit sehr flachem, sprungweise neue Internodien bildendem, in die zweite solche mit gestreckterem Meristemscheitel zu gehören. An letztere schliessen sich dann die gestreckten Scheitel der Pflanzen mit axilem Gefässstrang an, welcher aus einem scharf begrenzten Pleromstrang entsteht.

Die innerhalb eines distincten Ringes markständigen Bündel bedürfen bezüglich ihrer Herkunft von primären Meristemzonen nach dem Gesagten keiner weiteren Erörterung. Für das Bündelnetz im Stamm von Gunnera gilt nach Reinke[2]) das Gleiche wie für den Ring der typischen Dicotyledonen. Die Nymphaeaceen und Aurikeln bedürfen bezüglich der in Rede stehenden Frage noch näherer Untersuchung.

Für die Monocotyledonen kann die gestellte Frage allgemein dahin beantwortet werden, dass der oben p. 271 als solcher bezeichnete bündelführende Cylinder aus dem Pleromstrang hervorgeht. Dieser ist vielfach bis in das Scheitelmeristem gesondert zu verfolgen, z. B. Gräser, Polygonatum, Canna, Potamogeton, Tradescantia sp., Asparagus[3]), oder erst unterhalb dieses differen-

1) Ann. sc. nat. 5. Sér. XVI, p. 112, Anm.
2) Morpholog. Abhandl. p. 67.
3) Hanstein, l. c. — Falkenberg, l. c.

zirt, z. B. Epipactis u. a. nach Falkenberg. Die Aussenschicht des Bündelcylinders, in welcher die unteren Enden der Bündel liegen, fällt in seine Aussengrenze oder liegt nach innen zu von dieser. Die Succession der Bündelentwicklung folgt auch hier der allgemeinen Regel. In Folge hiervon und des oben dargestellten Verlaufs der Bündel findet man dieselben beim Palmentypus in successiven Querschnitten junger Internodien in centrifugaler Folge auftretend: zuerst die am tiefsten eindringenden medianen u. s. f. Die Ausbildung des die Bündel umgebenden Gewebes, zumal das Aufhören der Längstheilungen und die Volumenzunahme der zum Parenchym werdenden Meristemzellen schreitet in der gleichen Folge fort, und in der äusseren Region findet, zum Theil schon aus den angegebenen Gründen, relativ reichlichere Längstheilung und geringeres Wachsthum der Elemente in den queren Richtungen statt. So lange die centrifugal erlöschenden Längstheilungen andauern, wird die Peripherie des Cylinders von einem meristematischen engzelligen Ring eingenommen, welchen Sanio mit seinem bei den Dicotyledonen aufgestellten Verdickungsringe identificirt, eine Anschauung, welche in soweit, aber auch nur in soweit richtig ist, als beide die in Differenzirung begriffene, Gefässbündel bildende Zone des Pleromkörpers sind.

Eine nothwendige Consequenz der hier vorgetragenen Anschauung ist die, dass auch bei den Monocotyledonen jeder Blattspurstrang mit seinem im Cylinder verlaufenden Theile dem Plerom, mit seinem ins Blatt tretenden dem Periblem entstammt.

Bezüglich der Anlegung und Ausbildung der einzelnen Bündel in den Blättern selbst gilt wesentlich das Gleiche, wie für die Stämme. Dass die für sie initialen Meristemstränge eine bestimmte Stellung und Orientirung haben und dass diese derjenigen des fertigen Stranges entsprechen muss, ist selbstverständlich[1]). Die longitudinale Progression ihrer Anlegung und Ausbildung richtet sich nach der bekanntlich für die Einzelfälle verschiedenen Wachsthumsrichtung des Blattes.

Dass die an das System der Hauptachse sich ansetzenden Bündel der Seitenknospen später als jenes angelegt werden, bedarf kaum der Erwähnung; ihre Entwicklung, wenigstens ihre Ausbildung schreitet entweder centrifugal, d. h. von der Ansatzstelle in den Seitenspross hinein fort, z. B. Potamogeton, Fig. 123, p. 283, oder in umgekehrter, centripetaler Richtung, z. B. im Knoten von Zea, Saccharum.

§ 117. Mit der Entwicklung des Gefässbündels der Wurzeln steht die Entwicklung der normalen Seitenwurzeln an einer relativen Hauptwurzel, wenigstens bei den Phanerogamen, in so unmittelbarem Zusammenhang, dass sie an dieser Stelle nicht ganz übergangen werden darf, wenn sie auch streng genommen nur zum kleinen Theil zum Gegenstand dieses Buches gehört.

Bei den Phanerogamen ist, wie Nägeli und Leitgeb, Reinke und Janczewski,[2]) welch' Letzterem die folgende Zusammenstellung vorzugsweise ent-

---

1) Vgl. p. 25.

2) Nägeli u. Leitgeb, Entstehung u. Wachsth. d. Wurzeln. Beitr. zur Wissensch. Bot. Heft 4. — Reinke, in Hanstein's bot. Abhandl. Heft 3; id. Morpholog. Abhandl. p. 1. — Janczewski, Ann. Sc. nat. 5. Sér. Tom. 20.

nommen ist, gezeigt haben, die junge Pericambiumschicht die Hauptbildungsstätte normaler Wurzelzweige; angrenzende Zellschichten können daran in verschiedener Ausdehnung Theil nehmen. In wieweit letzteres stattfindet, richtet sich nach den anzuführenden Einzelfällen und diese entsprechen grossentheils, jedoch nicht immer genau den p. 11 u. f. zusammengestellten Typen der Gliederung des Scheitelmeristems.

Als bekannt ist hier vorauszusetzen, dass die Anlage der monopodialen Wurzelzweige immer auf dem axilen Gefässbündel der relativen Hauptwurzel entsteht, hier ihren characteristischen Bau, speciell die Gliederung des Vegetationspunktes erhält, und dann die peripherischen Gewebeschichten durchbohrend an die Oberfläche tritt.

Janczewski unterscheidet für die in Rede stehenden Entwicklungsprocesse bei den untersuchten Phanerogamen fünf Typen.

Bei dem ersten derselben, dem nur Pistia angehört, geht aus dem Wachsthum und entsprechenden Theilungen des einschichtigen Pericambiums der Pleromcylinder und das Periblem der Seitenwurzel hervor; die Wurzelhaube, resp. Calyptrogenschicht, und die Epidermis aus der Endodermisschicht. In dem zweiten, durch Alisma Plantago, Sagittaria, Zea repräsentirten Typus geht die ganze Seitenwurzel, auch die Calyptrogenschicht, hervor aus dem Pericambium, dessen Theilungen unregelmässig beginnen. Die Endodermisschicht bildet auf der Haube nur eine äussere Bedeckung, und bei Zea ferner die Epidermis und äussersten Rindenschichten am Grunde der Seitenwurzeln. Bezüglich der Betheiligung der Schichten der Mutterwurzel steht Janczewski's dritter Typus (Fagopyrum, Raphanus, Helianthus) dem zweiten nahe, in sofern die ganze Seitenwurzelanlage unter geringer oder keiner Betheiligung der Endodermschicht aus dem Pericambium entsteht. Er ist von dem zweiten ausgezeichnet durch die Regelmässigkeit der Anfangstheilungen. Die Zellen des betreffenden Abschnitts des Pericambiums strecken sich in radialer Richtung und theilen sich einmal tangential. Die innere der aus letzterer Theilung entstandenen Lagen ist der Anfang des neuen Pleromstrangs; die äussere theilt sich abermals tangential in eine äusserste Schicht, welche die calyptrogene, und eine innere resp. mittlere, welche der Anfang der gesammten Rinde ist. Bei Helianthus bildet die Endodermschicht der Mutterwurzel über dem Scheitel der Seitenwurzelanlage eine mehrschichtige äusserste Kappe der Haube dieser; bei Fagopyrum wächst sie nur zu einer einschichtigen Umhüllung derselben heran, und bei Raphanus bleibt sie ganz passiv.

Bei dem vierten, die p. 14 bezeichneten Cucurbitaceen und Papilionaceen umfassenden Typus geht die Seitenwurzelanlage hervor aus dem gemeinsamen Wachsthum des betreffenden Abschnittes des Pericambium, der Endodermis- und der an diese aussen angrenzenden 1—2 Rindenschichten. Ersteres bildet den Pleromstrang, letztere miteinander die diesen umgebenden Theile der Wurzelanlage, unter deren Scheitel die gemeinsame Initialzone relativ spät differenzirt wird.

Den fünften Typus bilden die Pinus-Wurzeln. Die ganze Seitenwurzelanlage, welche bald die p. 14 beschriebene Gliederung annimmt, geht aus dem mehrschichtigen Pericambium hervor; die Endodermis und die ihr aussen angrenzenden Schichten bleiben passiv. Letztere nehmen dagegen, nach Reinke

und Strasburger, an der Bildung der peripherischsten Schichten der Wurzelanlage in geringem Maasse Theil bei den Cycadeen, bei Taxus und Sequoja[1]).

Im Gegensatz zu den Phanerogamen nehmen bei den monopodial verzweigten Wurzeln sämmtlicher untersuchter Farne und Marsiliaceen[2]) die seitlichen Wurzelanlagen ihren Ursprung aus der Endodermisschicht, welche das Pericambium umgibt; bei den Equiseten aus der innerhalb der Endodermis liegenden Schicht (vgl. p. 365). Bei manchen Cyatheaceen und Marsilia sind die kurz als rhizogene zu bezeichnenden Längsreihen von Endodermiszellen, welche den Ursprungsorten der Seitenwurzeln entsprechend vor den Gefässplatten liegen, durch grössere Weite und geringere Länge der Zellen von den übrigen der gleichen Schicht ausgezeichnet; manchmal zeigen die vor der rhizogenen liegenden Reihen der nächstäusseren Rindenschicht ähnliche Grössenverhältnisse, und geringere Wandverdickung als die übrigen derselben Schicht angehörigen Reihen. An der Anlegung der Seitenwurzeln nehmen jedoch die ausserhalb der Endodermschicht befindlichen Lagen keinen activen Antheil. Jede Seitenwurzel geht vielmehr hervor aus einer der rhizogenen Reihe angehörigen Zelle, welche direct oder nach wenigen präliminaren unregelmässigen Theilungen die p. 19 angegebenen Eigenschaften der Wurzelscheitelzelle erhält. — Das Pericambium der Mutterwurzel ist an der Seitenwurzelbildung nur in sofern betheiligt, als in ihm das Verbindungsstück zwischen den Gefässbündeln beider Ordnungen gebildet wird.

Der Ort der Anlegung einer Seitenwurzel ist bei Farnen und Equisetum, wie schon angedeutet, immer ein vor einer Gefässplatte gelegenes circumscriptes Gewebestück. Für die Phanerogamen, bei welchen das Pericambium über die Aussenkante der Gefässplatten geht, gilt, mit Ausnahme von Lycopersicum, das Gleiche. Die Wurzelanlagen stehen daher in diesen Fällen vor jeder Gefässplatte in einer Längsreihe, welche Anordnung bei oligarchen Wurzeln immer auch äusserlich auffallend hervortritt, und der Gefässbündelansatz erfolgt in der oben, p. 403 beschriebenen Form. Wo dagegen die Gefässplatten phanerogamer Wurzeln direct an die Endodermis stossen, wie bei den Gräsern Regel ist, alterniren die Reihen der Seitenwurzelanlagen mit jenen, sie stehen vor der Mitte der Siebstreifen, wie p. 403 angegeben wurde.

Dieselbe Stellung haben, nach van Tieghem's Untersuchungen, die rhizogenen Längsstreifen und ihre Entwicklungsproducte bei den Pittosporeen, weil hier vor jeder Gefässkante eine Gruppe von Oelgängen in dem Pericambium liegt, wie im XIII. Capitel anzugeben sein wird. Wie daselbst ebenfalls beschrieben ist, liegt bei den Umbelliferen und bei Araliaceen, z. B. Hedera, an demselben Orte gleichfalls eine Ringreihe von Oel- oder Harzgängen, dazu kommt aber ein eben solcher Gang vor jedem Siebtheil. Es ist daher, abgesehen von einzelnen von van Tieghem, l. c. p. 149 beschriebenen Ausnahmefällen, für diese Pflanzen Regel, dass jederseits neben jeder Gefässkante, mit ihr und der nächsten Siebgruppe alternirend, ein rhizogener Pericambiumstreif liegt, dass also die Zahl dieser Streifen und der Seitenwurzelreihen die doppelte der Gefässplatten ist und der Ansatz der Bündel jener in der p. 403 be-

1) Strasburger, Die Coniferen etc. p. 348.
2) Nägeli u. Leitgeb, l. c. p. 88.

schriebenen Form stattfindet[1]). Ohne nachweisbaren anatomischen Grund findet sich das gleiche Verhalten, wie schon oben angegeben wurde, bei Lycopersicum.

Am Schlusse dieses Capitels wird es passend sein, einiges darin Vorgetragene anderen Auffassungen gegenüber kurz zu rechtfertigen.

In rein sachlicher Beziehung wurde zunächst mit dem Namen Gefässbündel jeder distincte, von anderen gleichen oder ähnlichen getrennte, aus Tracheen und Siebröhren bestehende Strang bezeichnet; den typischen completen Strängen dieser Art die unvollständig bleibenden oder werdenden angeschlossen. Dieses Verfahren ist in der Natur des Gegenstandes begründet, weil die Thatsache feststeht, dass die beiden wesentlichen Gewebearten, Tracheen und Siebröhren, miteinander jene Stränge bilden. Wenn das in diesem Buche festgehaltene Princip, die Gewebesysteme nach den sie aufbauenden Gewebearten zu sondern und zu betrachten, bis zur äussersten Consequenz durchgeführt würde, so müsste allerdings die Betrachtung des Siebtheils der Stränge von jener des Gefässtheils, die der zum Strang gehörigen ferneren Elemente abermals von diesen getrennt werden. Es wird aber schwerlich Widerspruch erfahren, dass hierdurch nicht nur die Darstellung verwickelt, sondern auch die rein thatsächlichen Verhältnisse verdreht worden wären. Betrachtet man den aus Tracheen und Siebröhren als seinen wesentlichen Constituen en gebildeten Strang oder auch nur jeden seiner beiden, eine der wesentlichen Gewebearten führenden Theile als Ganzes, so müssen selbstverständlich auch die in ihm stehenden ungleichnamigen Organe, wie Parenchymzellen u. s. w., seinen Bestandtheilen zugerechnet werden. Ist die Hinzuzählung ungleichnamiger Elemente hierdurch einmal zugegeben, so kann sich dieselbe auch auf ausserhalb, d. h. im Umkreis der wesentlichen befindliche erstrecken. Sobald dieses geschieht, ist die strenge Umgrenzung nach den hier obenan gestellten Principien allerdings aufgegeben, die thatsächliche Abgrenzung des Gefässbündels wird conventionell; die Convention kann sich aber auf anderweitig, z. B. von der primären Meristemgliederung hergenommene gute Gründe basiren. Sie wird in dem Maasse zulässig sein, als einestheils das Gewicht dieser Gründe und anderntheils Vortheile bei der vergleichend anatomischen Darstellung für sie geltend gemacht werden können. Conventionell in dem bezeichneten Sinne ist z. B. die in den vorstehenden Paragraphen festgehaltene Abgrenzung zahlreicher Gefässbündel durch die Endodermis, die Anschauung, dass die Grenze des Bündels an die Innenfläche letzterer gesetzt wird. In den Bündeln der Wurzeln ist diese Abgrenzung genetisch begründet, insofern die Endodermis die innerste Periblemschicht ist und, was sie umschliesst, aus dem Plerom hervorgeht. In anderen Fällen, z. B. in den Blättern der Primeln, fällt dieser entwicklungsgeschichtliche Grund weg; bei vielen Farnbündeln führt die entwicklungsgeschichtliche Betrachtung für sich allein unzweifelhaft zu dem gegentheiligen Resultat, weil Endodermis und angrenzende Bündelschicht hier relativ spät aus der Theilung einer Mutterzellschicht hervorgehen. Nichtsdestoweniger wird, nach ausgedehnterer Vergleichung, die in Rede stehende Abgrenzung des Bündels schwerlich bestritten werden. Rein conventionell, aber ebenso wie in dem angeführten Beispiele genetisch und im Interesse der Anschaulichkeit begründet ist es ferner, wenn Pericambium und die Parenchymschichten innerhalb der Endodermis der concentrischen Farnbündel zu dem Strange gerechnet und nicht als besondere Scheiden betrachtet werden.

Dasselbe, oder wenigstens ganz Aehnliches kann geltend gemacht werden für die viele Gefässbündel begleitenden Faserstränge, die »Bastfaserbündel«. Es ist schlechterdings kein durchschlagender Grund dafür zu finden, ob bei einem Strange, den sie begleiten, die Stranggrenze an ihre Aussenfläche oder an ihre Innenfläche zu setzen sei. Wo sie das Gefässbündel begleiten, bilden sie mit diesem ein Ganzes, und dass sie sich später ausbilden als die ersten oder als viele der wesentlichen Gefässbündelelemente, ist an und für sich kein Grund, sie von dem Strang zu trennen, denn die wesentlichen Elemente dieses bilden sich

---

1) S. van Tieghem, l. c. und Canaux sécréteurs, Ann. sc. nat. 5. Sér. T. XVI.

ja auch in bestimmter Succession aus. Es ist auch hier conventionell, wenn, wie oben geschah, die Faserstränge von den Gefässbündeln getrennt, die Grenzen letzterer auf die Innenseite jener gelegt werden. Der Grund für diese Convention liegt aber in der Thatsache, dass die begleitenden Faserstränge aus einer von den wesentlichen aller Gefässbündel verschiedenen Gewebeart bestehen, dass sie sehr vielen Gefässbündeln fehlen, also für das Gefässbündel überhaupt unwesentlich sind, und dass sie, in noch höherem Maasse als die Endodermisscheiden, einer Gewebeart angehören, welche für sich ein distinctes, von den Gefässbündeln ganz unabhängiges, in seiner Ausbildung auch zur primären Meristemgliederung nicht in constanter Beziehung stehendes System bildet. Sie sind Theile dieses Systems, welche die Gefässbündel direct begleiten können, aber nicht müssen, sie müssen demselben zugezählt werden, es ist daher gut, sie von den Gefässbündeln ein für allemal zu trennen. Diese Erwägungen dürften auch die neuerdings öfters geführte, die auf anatomischem Gebiete derzeit herrschende Begriffsverwirrung recht deutlich illustrirende Discussion darüber erledigen, ob die begleitenden Faserstränge zum »Stranggewebe« oder zum »Grundgewebe« gehören.

Weniger Schwierigkeit als die Abgrenzung des Gefässbündels von seiner Umgebung hat die der Gefässbündel von einander. Unterscheidet man überhaupt einmal als Gefässbündel den distincten, aus Tracheen und Siebröhren in bestimmter Gruppirung gebildeten Strang, so ist diese Unterscheidung sowohl consequenter Weise als auch im Interesse der Anschaulichkeit allgemein auszudehnen, und *jede* distincte, ein einheitliches Ganzes bildende Gruppe der beiderlei in Rede stehenden Organe *ein* Gefässbündel. Welches hierbei die specielle Gruppirung der wesentlichen Organe ist, ob das Bündel aus der Vereinigung mehrerer zu Stande gekommen ist, ob es in einem Falle seiner Stellung und seiner Entstehung nach einem in anderen Fällen vorhandenen System zahlreicher Bündel entspricht, das sind Fragen für sich, welche ihre Bedeutung haben, die in Rede stehende anatomische Scheidung aber nicht berühren. Aus diesen Gründen wurde oben der axile Strang der Wurzeln, der Lycopodienstämme u. a. m. als *ein* Gefässbündel behandelt. Es ist auch hier zugegeben, dass man von anderen Anschauungen ausgehen kann, z. B. also das radiale axile Wurzelbündel nicht mehr Gefässbündel nennen, sondern einen aus Tracheenplatten, Siebsträngen, Pericambium u. s. w. gegliederten Centralcylinder oder Pleromstrang. Eine consequente Durchführung dieses Verfahrens müsste aber sofort zu jener allgemeinen Auflösung des Gefässbündels überhaupt führen, von welcher oben schon gesagt wurde, dass sie zwar principiell durchaus berechtigt, im Interesse der übersichtlichen Darstellung aber gewiss nicht zu wünschen ist. —

In Beziehung zweitens auf die angewendete *Terminologie* habe ich, wie man zugeben wird, möglichste Einfachheit und Anschaulichkeit des Ausdrucks erstrebt und altherkömmliche Namen möglichst zu conserviren oder zu restituiren gesucht. Für das einzige eigentlich neue Wort, Epithem, bitte ich um Entschuldigung, es ist nicht schön, aber ich fand kein besseres. Die Gründe für die Beibehaltung oder Nichtbeibehaltung der meisten in Frage kommenden Namen ergeben sich theils aus dem soeben Gesagten, theils aus dem Zusammenhang der Darstellung, theils sind sie in dieser ausdrücklich angegeben. Es würde zu weit führen und kein Interesse haben, sie hier alle einzeln auseinanderzusetzen. Warum ich an Stelle des neuerdings üblicher gewordenen Ausdrucks Fibrovasalbündel das alte Wort Gefässbündel gebrauche, ist ebenfalls im Grunde schon oben, theils auf p. 243 und 331, theils im ersten Theile dieser Anmerkung motivirt worden. Gefässbündel bedeutet eben in der obigen Darstellung etwas Anderes als Nägeli's Ausdruck Fibrovasalstrang, insofern dieser die Faserbegleitung, welche oben vom Gefässbündel ausgeschlossen wurde, mitbegreift. Ein Gefässbündel kann als wesentlicher Theil eines Fibrovasalstrangs auftreten, ist aber nicht nothwendig und factisch sehr oft nicht mit Faserbegleitung combinirt, beide Dinge mussten daher unterschieden werden. Den Ausdruck Gefässbündel habe ich dem neuern »Leitbündel« vorgezogen, weil er der altherkömmliche, auch in dem Worte Fibrovasalstrang beibehaltene ist, und weil mir kein zwingender Grund vorzuliegen scheint, das alte bequeme Wort, welches die Hauptsache richtig bezeichnet, zu beseitigen oder seine Anwendung einzuschränken.

Caspary[1]) hat letzteres gethan, die aus Tracheiden führenden Bündel als »Zellenleit-

[1]) Berliner Acad. Monatsber. 10. Juli 1862, 453.

bündel« von den gefässführenden unterschieden und beide unter dem Namen Leitbündel zusammengefasst, weil er zwischen Tracheiden und Gefässen eine grosse Differenz, wie zwischen Zellen und Gefässen, annahm. Da der Unterschied zwischen beiden Organformen thatsächlich ein sehr geringfügiger ist, so fällt, wie ich glaube, der Grund für die schroffe Trennung der beiderlei Bündel und hiermit auch für die Namensänderung weg. Es ist wohl in der That eine im Interesse der Einfachheit des Ausdrucks erlaubte Ungenauigkeit, von Gefässbündeln ohne Gefässe, d. h. in welchen diese durch Tracheiden ersetzt sind, zu reden. —

Capitel IX.

Anordnung des primären Parenchyms.

§ 118. Das primäre Parenchym bildet, soweit es nicht Bestandtheil der Gefässbündel ist, wie in früheren Capiteln mehrfach angedeutet wurde, die hauptsächliche Ausfüllung des von den Gefässbündeln frei gelassenen, von der Epidermis umschlossenen Raumes. Es wird in diesem von anderweiten ungleichnamigen Gewebearten durchsetzt, wie in den nachfolgenden Capiteln anzugeben ist. Die in Vorstehendem als Aussenrinde, Mark, Markstrahlen bezeichneten Regionen, die Blätter und Laubausbreitungen sind hiernach ihrer Hauptmasse nach meist aus Parenchym aufgebaut.

Innerhalb dieses allgemeinsten Planes gibt es aber bestimmte Regeln für die Vertheilung und Anordnung der einzelnen, im Cap. I, 3 unterschiedenen Parenchymformen und diese sind hier darzustellen. Es soll dabei vorwiegend auf die relativ dünnwandigen Formen Rücksicht genommen und auf die sklerotischen, wegen ihrer nahen anatomischen und physiologischen Beziehungen zu dem Sklerenchym, im nächsten Capitel zurückgekommen werden. Da das Vorkommen und die Vertheilung der verschiedenen Einzelformen sich vorwiegend nach den Organen höchster Ordnungen und den an ihnen im vorigen Capitel unterschiedenen anatomischen Regionen richtet, so ist es zweckmässig die Darstellung nach diesen einzutheilen, derart dass zuerst die für solche charakteristischen Parenchymmassen und dann die Grenz- und Scheidenschichten derselben beschrieben werden.

§ 119. Das Parenchym des Markes und des Bündelcylinders der Stengel besteht im allgemeinen aus vorwiegend in longitudinale Reihen geordneten Zellen von wenig bemerkenswerthen anatomischen Eigenschaften; in der Jugend Assimilationsproducte, bei Laubtrieben häufig auch Chlorophyll führend, und diese Inhaltsbeschaffenheit entweder zeitlebens beibehaltend oder, zumal bei Dicotyledonen, früh vertrocknend, absterbend. Beiderlei Verhalten ist in dem Marke vieler Dicotyledonen auf verschiedene Zellreihen vertheilt, welche alsdann auch bezüglich der Gestalt und Grösse ihrer Zellen differiren, wie die unten anzuführenden Beispiele der von A. Gris untersuchten Holzgewächse zeigen. Von frühster Entwicklungsperiode an treten im Marke luftführende Intercellularräume auf, theils in Form enger Interstitien verbleibend, theils weitere Lacunen bildend, in den zahlreichen Fällen hohl werdender Stengel im Internodium unter Absterben der Zellen zu den oben beschriebenen axilen Luftkanälen erweitert. Vgl. § 51, 52.

In den meisten dem Dicotyledonentypus angehörigen Stengeln werden, wie § 116 angegeben ist, die Elemente des Markes gegen die Innengrenze des Bündelrings enger; sie stellen an dieser, mit den innersten Theilen der Gefässbündel die als Markscheide unterschiedene Zone dar, auf welche im XIV. Capitel zurückzukommen ist. In ähnlicher Weise wird das Parenchym des monocotylen Bündelcylinders gegen die Aussenfläche dieses hin in der Regel engzelliger. In hohl werdenden Stengeln von Dicotyledonen und der Equiseten persistiren die engern peripherischen Markelemente; in denen der Monocotylen die der gesammten bündelführenden Zone, von welcher die Höhlung umschlossen wird.

Nach den vergleichenden Untersuchungen von A. Gris[1]) besteht das Mark dicotyler Holzgewächse anfangs durchweg aus Parenchym, in welchem constant Krystallschläuche und nicht selten sklerenchymatische Elemente auftreten. Mit der Ausbildung des jährigen Stammes oder Astes werden die Zellen des Parenchyms theils inhaltsleer, um dann zu vertrocknen, also Luft zu führen (leere Zellen, cellules inertes Gris), theils bleiben sie thätige Parenchymzellen (cellules actives), Assimilationsproducte, speciell Amylum und Gerbstoff nach den Vegetationsperioden wechselnd aufspeichernd und abgebend. Diese Activität dauert nach Gris Jahre lang, bei Platanus occidentalis, Gleditschia ferox, Betula alba, Quercus robur, Fraxinus ist sie bis ins 20te Lebensjahr verfolgt. Die activen Zellen sind von den leeren in der Regel durch geringere Grösse und dickere, fein getüpfelte Wände unterschieden.

Gänzlich leer und vertrocknet wird das Mark nur bei wenigen Gehölzen: Sambucus nigra. Bei den meisten besteht es entweder aus activen Zellen mit einzeln oder in grösseren Gruppen eingestreuten Krystallschläuchen; oder aus diesen Elementen und leeren in verschiedener Vertheilung. Ersteres nennt Gris homogenes Mark. Mit relativ geringer Zahl vereinzelter Krystallschläuche kommt dasselbe sehr zahlreichen Holzgewächsen zu: den untersuchten Arten von Pirus, Cydonia, Aronia, Quercus, Fagus, Betula, Alnus, Platanus, Ilex, Prinos, Buxus, vielen Ericaceen; durch eingestreute grössere Gruppen von dünnwandigen Krystallschläuchen inselartig durchsetzt oder auf dem Querschnitt reticulirt bei Pernettya, Rhododendron-Arten, Calluna vulgaris, Andromeda polifolia, Cladothamnus etc.

Das aus activen und leeren Zellen gemischte Mark nennt Gris heterogenes. Es setzt sich zusammen entweder aus einem leeren mittleren und einem activen peripherischen Theil: Lonicera fragrantissima, Abelia rupestris, Symphoricarpus vulgaris, Ligustrum, Ornus, Syringa vulgaris, Berberis vulgaris, Ulmus campestris, Celtis, Rhamnus sp.; oder es kommen zu dieser Disposition active Streifen in dem leeren Mitteltheil: Pirus Malus, Sorbus aucuparia, Aria torminalis, Crataegus Oxyacantha, Amorpha glabra; oder es ist überall gemengt aus wechselnden Streifen leeren und activen Gewebes, wobei letztere vorwiegend longitudinale Reihen bilden: Viburnum Tinus, Lantana, oder nach allen Seiten netzförmig anastomosirende Streifen: Rubus, Rosa[2]), Clethra; oder diaphragmenartige Querplatten: Magnolia, Liriodendron. In den Knoten und an der Grenze successiver Jahrestriebe ist das Mark durchschnittlich derber und bei heterogenen Formen reicher an activen Elementen.

Hinsichtlich der bei Gris nachzusehenden weiteren Einzelheiten des Baues besteht für jede Species eine grosse Constanz der Structur. Dass sich Arten gleicher Lebensweise aus nahe verwandten Genera einer Familie verschieden verhalten können, zeigen die von Rosifloren und Ericaceen genannten Beispiele.

Von dem Parenchym der primären Markstrahlen gilt wesentlich das

---

1) Sur la moelle des plantes ligneuses. Ann. sc. natur. 5. Sér. Tom. XIV, p. 26. pl. 4—7. Nouvelles Archives du Muséum d'hist. nat. VI, 201.

2) Vgl. Mohl, Poren d. Pflanzen-Zellgewebes p. 27, Fig. 27, 37, 38.

Gleiche wie für das die Markperipherie bildende. Die für Stämme mit secundärer Holzbildung in Betracht kommenden Besonderheiten vgl. im XIV. Capitel.

Die Aussenrinde der Stengel ist in den meisten Fällen, und zumal den die Regel bildenden, in welcher der Stengel entwickelte Laubblätter trägt, aus zwei mehr oder minder distincten Theilen aufgebaut, einem direct an die Epidermis grenzenden Hypoderma[1]), welches aus dickwandigeren, dicht vereinigten, oft collenchymatischen oder sklerotischen Elementen besteht und für den letztern Fall im folgenden Capitel noch zu besprechen sein wird; und einer dünnwandigeren innern Parenchymmasse, deren Zellen in der Regel nach innen zu successive weiter werden und immer lufterfüllte Interstitien oder Lacunen zwischen sich lassen. Beide Theile zeigen nach den Einzelfällen verschiedene Anordnung. Für die Dicotyledonenstengel kann man mit Schleiden[2]) folgende Hauptformen unterscheiden.

a) Die Hypodermschicht umzieht den ganzen Stengel als distincte geschlossene mehrschichtige (Collenchym-) Lage, welche nur, wo Spaltöffnungen vorhanden sind, durch kleine zu diesen führende Lücken unterbrochen ist: viele Cacteen, Melianthus major, Euphorbia splendens, Syringa vulgaris, Begonia macularis, Ailantus glandulosa, Rosa, Aristolochia Sipho, Piper rugosum, Cacalia ficoides, Cotyledon coccinea.

b) Das collenchymatische oder sklerotische Hypoderm bildet längsverlaufende Bündel, welche mit collenchymfreien, bis zur Epidermis reichenden Längsstreifen dünnwandigen Parenchyms abwechseln. Jene liegen gewöhnlich in mehr oder minder vorspringenden Kanten des Stengels, diese zwischen letzteren. So in vielen kantigen Stengeln: Umbelliferen, Chenopodiaceen, Malvaceen, Solonaceen, Sambucus; — in anderen kantigen Stengeln, z. B. Labiaten, ist das collenchymatische Hypoderm in den Kanten mächtig entwickelt, zwischen denselben wenigstens in jeder Beziehung schwächer.

c) An die Epidermis grenzt ein collenchymatisches Hypoderm, welches nach innen zu allmählich in die dünnwandigere lockere Parenchymmasse übergeht und, wo Spaltöffnungen vorhanden sind, von dem zu diesen reichenden dünnwandigen Parenchym inselartig durchbrochen wird. So in der primären Rinde der meisten dicotyledonen Holzgewächse, z. B. Pirus, Aesculus, Salix, Cupuliferen, Betula, Acer, Hedera, Tilia u. s. w. mit mehr oder minder scharfer Abgrenzung und verschiedener Schichtenzahl der Hypodermlage. —

Wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, ist selbst in den vorangestellten typischen Fällen die Abgrenzung und Mächtigkeit der festeren Hypodermlage sehr verschieden. Bei schwachen Stengeln, z. B. vieler Wasserpflanzen, wird sie vielfach ganz verwischt und eingeschränkt auf im Vergleich zu den tiefer liegenden geringere Weite und dichtere Verbindung der direct an die Epidermis grenzenden Zellen.

Seltener ist der umgekehrte Fall, dass dünnwandige lockere Parenchymschichten zunächst an die Epidermis grenzen und eine innere Zone eine den

---

1) Vgl. p. 236. Das Wort Hypoderma ist eingeführt von Kraus, Cycadeenfiedern Pringsh. Jahrb. IV.

2) Grundzüge, 3. Aufl. II, 152.

Bündelring umgebende — alsdann immer mehr oder minder sklerotische — mehrschichtige Scheide bildet; z. B. Papaver-, Thalictrumarten.

Ueber das Vorkommen von Spaltöffnungen und seine Beziehungen zu den in Rede stehenden Structurerscheinungen ist § 7, p. 50 zu vergleichen; über den Bau des Collenchyms § 26, p. 126. Das dünnwandige Parenchym der Aussenrinde ist, mit Ausnahme der wenigen überhaupt chlorophyllfreien Pflanzen, chlorophyllhaltig und zwar durchschnittlich in um so höherem Maasse, je näher es der Oberfläche liegt; es ist, wie schon angegeben wurde, immer von luftführenden Räumen durchsetzt, oft weit-lacunös. Auch die grossen Lacunen, Kammern und Luftgänge in den Stengeln der Wasserpflanzen (vgl. p. 223) liegen in der innern Parenchymmasse, und zwar derart vertheilt, dass sie, durch radiale, meist einschichtige Lamellen getrennt, zwischen einer dichteren, den Bündelring oder axilen Strang zunächst umgebenden und der hypodermen Zone einen Kreis bilden, oder in derselben Region in zwei bis mehrere alternirende Kreise gestellt sind. Ersteres bei Myriophyllum, Ceratophyllum, Elatine Alsinastrum, Callitriche, Utricularia vulgaris; letzteres bei Hottonia, Trapa, Hippuris u. a.

Im allgemeinen ähnliche, hier nicht ausführlicher zu besprechende Erscheinungen, auf welche im nächsten Capitel theilweise zurückzukommen ist, zeigt die Rinde der Monocotyledonenstengel. Vgl. Fig. 120, p. 280; Fig. 125, p. 285; Fig. 171, p. 384.

Auf die Rinde der farnartigen Gewächse soll, auch soweit sie hierher gehört, um Wiederholungen zu vermeiden, im folgenden Capitel zurückgekommen werden.

Die Stengel derjenigen chlorophyllführenden Pflanzen, bei welchen die Laubblätter schwach oder nicht entwickelt sind, und welche in Zusammenhang hiermit die Function des grünen Laubes ihrerseits übernehmen, sowie die zahlreichen Monocotylen mit den zugehörigen Laubblättern ähnlich gestalteten »Halmen« verhalten sich in sofern von den gewöhnlichen belaubten abweichend, als ihr Rindenparenchym den Bau der chlorophyllführenden Schichten centrisch gebauter Blattspreiten, welcher in § 121 zu beschreiben ist, erhält. Beispiele hierfür werden an dem bezeichneten Orte angegeben werden. Vgl. auch p. 275.

§ 120. Blattstiele und starke Blattrippen zeigen im allgemeinen ähnliche Structur des die Gefässbündel umgebenden Parenchyms wie die zugehörigen Stengel; die Lagen und Streifen dünnwandigen, collenchymatischen Parenchyms und vielfach auch sklerotischer Elemente setzen sich vom Stamm aus oft in sie fort[1]). Bei kleineren Stielen und Rippen sind die collenchymatischen oder sklerotischen Elemente ganz vorwiegend oder ausschliesslich um die Gefässbündel vorhanden. An dem Aufbau der grösseren nehmen wasserführendes und Chlorophyll-Parenchym in mannichfach wechselnder Form Theil. Für die streifenweise oder inselartige Anordnung luftführenden, von spaltöffnungsführender Epidermis bedeckten Parenchyms zwischen dichte — hier vorwiegend sklerotische — Massen mit spaltöffnungsfreier Epidermis (vgl. p. 50) sind besonders die grossen Farn-Petioli als Beispiele zu nennen. Am häufigsten geht jenes luftführende Parenchym in Form eines Längsstreifens jederseits

1) Vgl. Kraus, Cycadeenfiedern, in Pringsheim's Jahrb. IV.

vom Grunde der Lamina am Blattstiel hinab; bei Arten mit kriechendem Stamme, z. B. Hypolepis-, Pteris-Arten setzen sich die Streifen oft über die Seitenflächen dieses der Länge nach fort. Am Blattstiel der Baumfarne sind die Streifen öfters unterbrochen, eine Längsreihe kurzer Streifchen bildend, z. B. Cyathea medullaris. Auf der persistenten Blattbasis, dem Blattkissen, der Cyatheaceen tritt das luftführende Parenchym auf den Seiten und der Rückenfläche in Form runder oder oblonger, einige Millimeter breiter und tiefer, scharf umschriebener, inselartiger Gruppen auf, welche aus einer Masse vielarmig-sternförmiger, weite Lacunen zwischen sich lassender Zellen bestehen (vgl. p. 221) und von einem spaltöffnungsführenden Epidermisstücke bedeckt werden. Von den Lacunen führen anfangs enge luftführende Interstitien in das in der Tiefe liegende Gewebe. Schon in sehr frühem Entwicklungsstadium, in den untersuchten Fällen vor Beginn der Aufrollung und Entfaltung von Petiolus und Lamina, stirbt die Epidermis und die von ihr bedeckte Masse sternförmiger Zellen ab, letztere unter Verdickung und Gelbbraunfärbung ihrer Wände; die absterbende und zerbröckelnde Masse lässt ein von ihren Resten pulverig erfülltes Grübchen zurück, welches scharf abgegrenzt wird durch die Sklerose der umgebenden vielschichtigen Zellenlage. Diese setzt sich in dem ganzen Umfang an die derbe, sklerotische, braune, peripherische Rindenschicht, und erscheint im fertigen Zustande als ein eingebuchtetes Stück dieser. Vgl. Fig. 140 und 141 (p. 304) resp. Fig. 188 bei *f*.[1])

Auf das Eingehen in weitere Details des Baues von Blattstielen und -Rippen darf hier wohl, unter Verweisung auf einzelnes im nächsten Capitel noch nachzutragende, verzichtet werden.

§ 121. Der von den Rippen und den Gefässbündeln frei gelassene Raum der Blattlamina wird der Hauptmasse nach von Parenchym eingenommen, welches schlechthin Blattparenchym, speciell für flache Laubblätter nach Link[2]) Diachyma oder Diploë, nach De Candolle[3]) Mesophyll genannt wird. In den wenig entwickelten, zumal den chlorophyllfreien Schuppen- und Niederblättern zeigt dasselbe keine bemerkenswerthen allgemeinen anatomischen Eigenthümlichkeiten. Für die grünen Laubblätter sind, zumal seit Treviranus'[4]) und Brongniart's[5]) Arbeiten besondere Erscheinungen seines Baues und seiner Anordnung bekannt. Organe anderen morphologischen Werthes, welche bei bestimmten Pflanzen die Functionen von Laubblättern übernehmen — Phyllodien, Phyllocladien, Halme etc. — verhalten sich diesen dem Bau ihres Parenchyms nach im Wesentlichen gleich, wie zum Theil schon oben angedeutet wurde, sie sind aus diesem Grunde hier gleichfalls zu besprechen.

Das Parenchym der in Rede stehenden Organe ist mindestens zum grossen Theile Chlorophyllparenchym in dem p. 123 bezeichneten Sinne des Wortes; die Beschaffenheit und Vertheilung dieses ist für die hier zu betrach-

---

1) Mettenius, im Bericht d. 34. Versamml. deutscher Naturf. zu Carlsruhe, p. 99. — v. Mohl, Baumfarne (l. c. siehe p. 302). — Karsten, Veget. Org. d. Palmen, l. c.

2) Philos. botan. Ed. 1, p. 176, 188.

3) Organographie, I, 271.

4) Verm. Schriften, I, 184; Physiol. I, 443. —

5) Recherches sur la structure et la fonction des feuilles. Ann. sc. nat. 1. Sér. T. XXI (1830) p. 420, pl. 6—18.

tenden Verhältnisse zunächst massgebend. Nach derselben sind zwei Haupttypen des Baues zu unterscheiden, welche allerdings durch intermediäre Formen verbunden werden.

1. Bei dem ersten Typus, welcher der centrische genannt sei, ist Chlorophyllparenchym rings um das Gesammtorgan gleichförmig verheilt — abgesehen von eingeschalteten Streifen ungleichnamigen Gewebes. Bei flachen horizontalen Theilen kommen geringe Differenzen nach Ober- und Unterseite vor.

Diesem Typus gehören die laubigen Zweige und »Halme«, die nicht horizontal gerichteten flachen und viele flache und horizontale Laubblätter an.

Die Zellen des Chlorophyllparenchyms sind, unter der Epidermis, geordnet in radiale und tangentiale Reihen; zwischen ihnen liegen immer lufterfüllte Räume, meist enge Interstitien. Ihre Gestalt ist je nach den einzelnen, unten zu exemplificirenden Fällen, rundlich-polyedrisch, oder quer, d. h. parallel der Oberfläche gestreckt; oder länglich-prismatisch oder cylindrisch und senkrecht zur Oberfläche des Gesammtorgans gestreckt. Letztere Form wird, nach ihrer Gestalt und Anordnung, nicht unpassend als Pallisadenzellen, Pallisadenparenchym bezeichnet[1]). Vgl. p. 124. Ihre Zellen sind in jeder der zur Oberfläche parallelen Schichten annähernd gleichhoch; zwischen ihren Seitenkanten liegen luftführende Interstitien, welche entweder ununterbrochen längs der ganzen Kante verlaufen oder jene p. 221 beschriebenen Reihen enger Spalten bilden.

Die Reihenanordnung des Chlorophyllparenchyms wird mit der Entfernung von der Oberfläche meist unregelmässiger; die Pallisadenform geht vielfach in die rundliche über.

Nach der Form, in welcher sich Chlorophyllparenchym und eventuell ungleichartige Gewebemassen an dem Aufbau des Gesammtorgans betheiligen, lassen sich zwei Hauptmodificationen des centrischen Typus unterscheiden, zwischen denen allerdings wiederum intermediäre gefunden werden.

a. Bei vielen Blättern ist die ganze Parenchymmasse Chlorophyllparenchym; dieses wird nach der Blattmitte zu allmählich grosszelliger, chlorophyllärmer, lockerer, manchmal selbst von grossen luftführenden Lacunen durchsetzt. Hierher gehören die nur aus wenigen Parenchymschichten bestehenden Blätter von Potamogeton-Arten, Ranunculus aquatilis; die Blätter von Chamaerops, Copernicia, Klopstockia, Physosiphon, Vanda, Cypripedium spec., manchen Gräsern wie Secale, Elymus arenarius, Triticum vulgare; Yucca filamentosa mit stark lacunösem Mitteltheil; Crassula-Arten (Fig. 180, p. 393), Dianthus Caryophyllus. Auch die Blätter der Isoeten[2]) sind hier zu nennen, mit ihren vier symmetrisch über den Querschnitt vertheilten, bei I. Hystrix und Durieui bis zur Epidermis reichenden Luftgängen (vgl. § 51). Das Blatt von Acorus Calamus mit rundzelligem Chlorophyllparenchym in der Peripherie und weit lacunösem Mitteltheil kann als Uebergangsform zu der zweiten Modification hier genannt werden. Die flachen Blätter der besprochenen ersten Modification verhalten sich vielfach zwischen denen der zweiten und dem bifacialen Typus intermediär.

---

1) Schacht, Lehrb. II, 118.

2) A. Braun, Monatsber. d. Berliner Acad. 1863, p. 154.

b. Das Gesammtorgan wird aufgebaut aus einer mehrschichtigen peripherischen Chlorophyllparenchymzone und diese ist mehr oder minder scharf abgesetzt von einem ihr ungleichen Mitteltheil oder einer Mittelschicht. Bei den laubigen Stengeln und Halmen, welche nach dem oben Gesagten sämmtlich in diese Kategorie gehören, besteht diese aus dem Bündelring oder Bündelcylinder, zu welchem eine ihn umgebende grosszellige, chlorophyllfreie oder chlorophyllarme innere Rindenparenchymzone hinzukommen kann (z. B. Salicornia); das Chlorophyllparenchym bildet die peripherische Rindenzone. So z. B. bei Cyperaceen-, Juncaceen-Halmen, Acorus, Casuarina, Bossiaea, Mühlenbeckia platyclados, Colletia horrida, Cacteen u. s. w.; auch die Equiseten sind hier zu nennen. — In zahlreichen, zumal succulenten und lederartigen Laubblättern und Phyllodien tritt eine Mittelschicht auf als eine der Gesammtform des Organs ähnlich gestaltete Masse, welche den inneren Raum ausfüllt und von dem Chlorophyllparenchym wie von einer Rinde rings umschlossen wird, bei manchen Aloë-Arten (A. tesselata, cuspidata, atroviens u. A.) letzteres streckenweise gleichsam durchbricht, um sich bis zur Epidermis fortzusetzen [1]). Sie besteht in der Regel aus relativ grossen, chlorophyllfreien, farblosen Zellen, welche wesentlich Wasser, resp. Saft führen; bei succulenten Pflanzen, z. B. manchen Aloë-Arten (A. soccotrina, plicatilis, arborescens) und anderen Monocotyledonen, Mesembryanthema, reich an dünnem Schleim (vgl. p. 123), und bei saftigen Blättern mit weichen, bei derben lederartigen mit dickeren, getüpfelten Wänden versehen sind. Ueber den Verlauf der Gefässbündel in oder an der Aussengrenze der Mittelschicht vgl. § 92, p. 317 und § 112, p. 395.

Beispiele für diesen Bau sind, ausser der schon genannten, zahlreiche Coniferen-Laubblätter z. B. Podocarpus-Arten, flachblättrige Araucarien, Pinus (Fig. 185, p. 397), das Blatt von Welwitschia (Fig. 187), die Blätter von Myrtaceen (Callistemon, Eucalyptus Gunnii, Melaleuca tetragona, linearifolia), Proteaceen (Hakea spec.), Statice monopetala, purpurea; die Phyllodien von Oxalis fruticosa, vielen Acacien u. a. m.; endlich zahlreiche Monocotyledonenblätter.

Von den nach den Arten ungemein mannichfaltigen Einzelerscheinungen sei zunächst bezüglich der Mittelschicht noch hervorgehoben, dass dieselbe bei vielen flachen Monocotyledonenblättern in ebensoviele Längsstreifen getheilt ist, als longitudinale Bündel (p. 313) durch das Blatt laufen, indem jedes dieser Bündel einer die Chlorophyllschichten beider Blattflächen verbindenden und zu letzteren senkrecht stehenden Lamelle ebenfalls chlorophyllführenden rundzelligen Parenchyms eingesetzt ist; z. B. Hemerocallis fulva, Narcissus pseudonarcissus, Hyacinthus orientalis, Ornithogalum umbellatum, Phormium tenax, manche Irideen, Bambuseen [2]) etc. Ferner wird die Mittelschicht bei den Blättern vieler Monocotyledonen, schmalblättrigen Eryngien, der Lobelia Dortmanna u. a. frühzeitig zerstört zur Bildung lysigener Luftgänge. Bei den rundblättrigen Allium- und Asphodelusarten mit gefässbündelfreier Blattmitte entsteht auf diese Weise die eine, weite, das Blatt durchziehende röhrige Höhlung; bei den Blättern, wo die Gefässbündel in persistente Parenchymplatten eingesetzt sind, mehrere mit diesen abwechselnde Gänge: zahlreiche bei obengenannten Nar-

1) Pfitzer, in Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 64, Fig. 20.
2) Karelstschikoff, l. c. Vgl. p. 125.

cissus, Gräsern, Cyperaceen, Sparganium, Typha, Pandanus, Eryngien; je einer neben einer medianen persistenten Platte bei Lobelia Dortmanna.

In festen Monocotyledonen-Blättern tritt hierzu vielfach noch die im folgenden Capitel zu beschreibende, mehr oder minder vollständige Unterbrechung des Chlorophyllparenchyms durch longitudinale, meist die längsverlaufenden Gefässbündel aufnehmende Fasersklerenchymstränge; und manche andere Specialerscheinungen wechselnd ungleicher bündelfreier und bündelführender Längsstreifen, z. B. in den Blättern von Gräsern, starken Bromeliaceen u. s. f., deren Einzelbeschreibung hier zu weit führen würde.

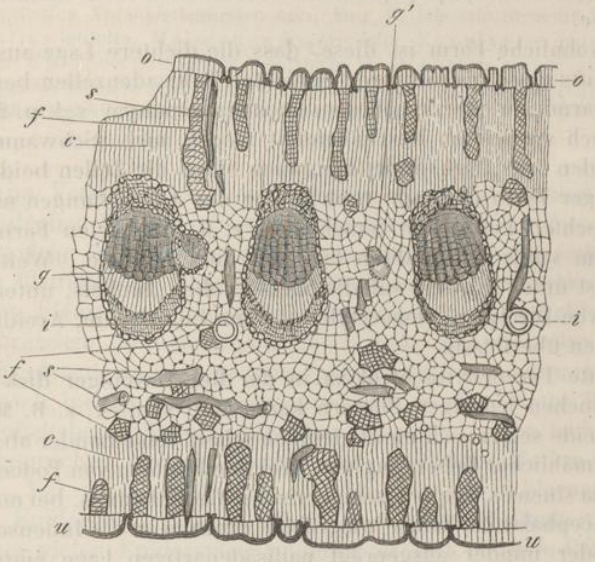


Fig. 187.

Bezüglich des Chlorophyllparenchyms sind als Beispiele für die Pallisadenform zu nennen die Blätter erwähnter Myrtaceen, Proteaceen, Statice-Arten, Welwitschia, die Stengel von Casuarina, Salicornia herbacea, Colletia horrida, Scirpus Holoschoenus, lacustris, palustris, Papyrus, Juncus effusus etc. Für die rundzellige Form die Blätter vieler Monocotylen, Mesembryanthema, die Stengel von Bossiaea, Mühlenbeckia platyclados, Cacteen, Juncus glaucus u. s. f.

In die Quere, d. h. parallel der Oberfläche gestreckte Zellen sind den schwertförmigen Blättern mancher Irideen eigen, wie Iris germanica, Gladiolus imbricatus und besonders Tritonia deusta. Bei Pinus- und Cedrus-Arten sind die Zellen des Chlorophyllparenchyms durch die oben p. 125 erwähnte tafel-

Fig. 187. Querschnitt durch das Blatt von Welwitschia mirabilis (40). *o* Epidermis der obern, *u* der untern Fläche, in ihren Einsenkungen Stomata. *g* Gefässbündelstämme, *g'* kleiner Bündelzweig, an dem mit *g* bezeichneten Stamme die Abzweigung eines solchen. *s* dicke, krystallführende Sklerenchymfasern, Hooker's Spicularzellen. *f* hypoderme und innere Stränge langer Sklerenchymfasern. *c—c* zartes chlorophyllführendes Pallisadenparenchym. Zwischen *c* und *c* das weitmaschige Gewebe der Mittelschicht. Vgl. Fig. 55, p. 140, Fig. 145, p. 344 und Fig. 157, p. 348. —

förmig polyedrische Gestalt und Wandeinfaltung ausgezeichnet. (Siehe Fig. 11, p. 37 und 27, p. 82.)

2. Dem zweiten Typus gehören nur flache horizontale Blätter an, und zwar die Mehrzahl dieser. Er ist dadurch charakterisirt, dass das Chlorophyllparenchym die ganze Blattsubstanz bildet und in zwei differente Schichten gesondert ist, von denen jede einer Blattfläche entspricht. Man kann ihn hiernach Zweiflächen-, bifacialen Typus nennen. Die Differenz beider Flächenlagen besteht allgemein ausgedrückt darin, dass die eine, der dem Lichte zugekehrten Flächen angehörige dichter, mit minder weiten Interstitien versehen — daher auch bei gleichem Chlorophyllgehalt der einzelnen Zellen dunkler grün — ist als die andere.

Die gewöhnliche Form ist diese, dass die dichtere Lage aus je nach der Dicke des Blatts einer bis mehreren Schichten Pallisadenzellen besteht, die andere aus vielarmigem oder lamellösem Lückenparenchym (vgl. p. 221), welches seiner hiernach spongiösen Beschaffenheit wegen auch »Schwammparenchym« genannt worden ist. Doch findet man auch öfters die Zellen beider Lagen von unregelmässiger Form und nur nach Grösse der Aussackungen und der durch diese verursachten Luftlücken verschieden, z. B. bei vielen Farnblättern wie Scolopendrium vulgare, Aspidium falcatum, filix mas etc. Weitere Beispiele zu nennen, ist unter Hinweis auf die flachen, oben dunkel-, unten mattgrünen Laubblätter von Dicotylen, Monocotylen (Lilium bulbiferum, Aroideen etc.) und Gymnospermen überflüssig.

Die dichte Parenchymschicht ist in der Regel weniger dick als die lacunöse, bei manchen lederigen Blättern kaum halb so dick, z. B. Malpighia macrophylla. Beide setzen sich meist ziemlich scharf von einander ab, doch kommt auch ganz allmählicher Uebergang vor. Bei den Blättern von Podocarpus-Arten, Cunninghamia sinensis, Sequoja sempervirens, Cephalotaxus, bei manchen Cycadeen, wie Encephalartos, Zamia integrifolia, grenzen an die Innenseite der dichten, mehr oder minder ausgeprägt pallisadenartigen Lage einige Schichten lockeren Parenchyms aus vorwiegend quer gedehnten (von den queren Elementen des Tracheidensaums, p. 396, zu unterscheidenden) chlorophyllhaltigen Zellen.[1])

Die dichte Parenchymschicht entspricht, wie erwähnt, immer der dem Lichte zugekehrten Fläche, die lockere der andern. Jene ist in der Regel die morphologisch und thatsächlich obere, diese die untere Blattfläche. Umgekehrt verhält sich dies bei den aufrechten und mit dem Rande einwärts gerollten Blättchen von Passerina hirsuta[2]), filiformis, ericoides, wo der dicht behaarten concaven Oberseite lacunöses, der convexen Unterfläche exquisit dichtes Pallisadenparenchym anliegt. In allerdings wenig ausgeprägter Weise findet ein ähnliches Verhältniss statt bei den Blättern von Juniperus communis und nana[3]). Bei den flachen Laubblättern von Allium ursinum, Alstroemeria, Geitonoplesium, Eustrephus, auch bei manchen Gräsern wird die morphologische Oberseite durch Torsion des Blattstiels oder der Blattbasis nach unten gekehrt; sie hat hier das lockere Parenchym und die factisch nach oben sehende untere das dichte.[4]) —

1) Siehe Thomas, Pringsheims Jahrb. IV, p. 37. — Kraus, ibid. p. 323 ff., 333.

2) Caruel, in Nuov. giorn. bot. Italiano I, 194. Schon angedeutet bei De Candolle, Organographie, I, 274. Vgl. oben p. 52.

3) Thomas, l. c. p. 39.

4) Treviranus, Physiol. I. p. 445. — Irmisch, Knollen- und Zwiebelgewächse, p. 4. — A. Braun, Botan. Zeitung 1870, p. 551.

Ueber die Stellung der kleineren Gefässbündel zu den beiden Schichten bifacialer Blätter vgl. S. 317. —

Wie schon angedeutet wurde, fehlt es nicht an intermediären Formen zwischen den unterschiedenen Haupttypen und herrscht innerhalb derselben in den Details die bunteste Mannichfaltigkeit.

Ueber die Vertheilung der beiden Haupttypen nach Blattformen und nach den Abtheilungen des Systems ist, nach den derzeitigen Kenntnissen, den wenigen oben angeführten keine allgemeine Regel hinzuzufügen. Die hervorgehobenen Sätze, dass nicht flache und nicht horizontal gestellte Blätter immer centrisches und nur horizontale und flache bifaciales Chlorophyllparenchym haben, gelten in dieser Form für alle hier in Betracht kommenden Gruppen und Familien. Sie können aber nicht weiter ausgedehnt oder umgekehrt werden, denn unter den flachen und horizontalen kommen bei nächstverwandten Formen die grössten Verschiedenheiten vor. So z. B. bifaciale Structur bei Dianthus barbatus, Statice latifolia, Melaleuca hypericifolia, Eucalyptus pulverulenta; Allium ursinum, Epidendron ciliare; centrische bei Dianthus caryophyllus, plumarius, Statice purpurea, Melaleuca linearifolia, Eucalyptus Gunnii; Allium nigrum, den oben p. 423 genannten dickblättrigen epiphytischen Orchideen.

Zu den im Vorstehenden beschriebenen Parenchymmassen kommt bei vielen, zumal derben Blättern eine ein- oder mehrschichtige Hypoderma-[1]) Lage hinzu, welche wohl immer eine Fortsetzung der gleichnamigen Lage des Stengels oder Blattstiels ist. Sie besteht theils aus den im nächsten Capitel zu beschreibenden Elementen, anderntheils in vielen hierher gehörigen Fällen aus wasserführendem dünnwandigem Parenchym, dessen Zellen miteinander und mit der Epidermis in lückenlosem Verbande stehen, bei mehrschichtigen Hypodermen nach innen zu an Grösse zunehmen, in allen diesen Beziehungen, auch in der Inhaltsbeschaffenheit also den Elementen einer mehrschichtigen Epidermis entsprechen und von solcher nur durch ihre Herkunft zu unterscheiden sind. Vgl. p. 35 und Fig. 44, p. 110. Sie bilden hiernach eine Verstärkung der Epidermis. Hinsichtlich ihrer Wandbeschaffenheit nähern sie sich, wiederum vielen Epidermiszellen entsprechend, oft dem Collenchym, so dass in vielen Fällen eine scharfe Trennung von diesem unthunlich ist. In den Blättern der zu nennenden Pleurothallideen haben ihre Wände netz- oder spiralfaserige Verdickungen, bei Physosiphon, den zu nennenden Bromeliaceen und Aeschynanthus sind die zur Blattfläche senkrechten Seitenwände dieser gleichsinnig wellig gefaltet.

Beispiele für diese Erscheinung liefern manche derbe Farnblätter, wie Polypodium Lingua, Aspidium coriaceum; viele Commelineen, z. B. Tradescantia-Arten; alle darauf untersuchten Scitamineen, wie Musa, Strelitzia (Fig. 29, p. 90), Heliconia, Canna, Maranta, Costus spec.; viele Palmen, wie Chamaerops, Caryota u. a.; manche Gräser, z. B. Arundo Donax; viele Bromeliaceen (Bromelia Caratas, Pholidophyllum zonatum, Aechmea, Hechtia, Tillandsia spec.), Orchideen aus der Pleurothallideen-Gruppe: Pleurothallis ruscifolia, Lepanthes cochlearifolia, Physosiphon Loddigesii, Octomeria graminifolia, Stelis spec.; Pandanus-Arten; Aroideen (Philodendron cannifolium, Anthurium membranuliferum); Aeschynanthus spec.; Veronica speciosa, Lindleyana; Stenocarpus si-

[1]) Kraus, Cycadeenfiedern, l. c. — Pfitzer, Pringsheim's Jahrb. VIII.

nuatus; Mahonia Fortunei; Quercus glabra; Ilex aquifolium, ovata u. a. Sp. Rosmarinus officinalis; Nerium Oleander etc. etc.[1])

Die in Rede stehenden Hypodermschichten bestehen aus einer oder mehreren bis vielen Lagen von Zellen; sie sind in der Regel gleichmässig über die ganze Blattfläche ausgedehnt und nur an den Spaltöffnungen unterbrochen — entweder durch eine einfache intercellulare Luftlücke (z. B. Fig. 29, Strelitzia) oder durch chlorophyllhaltige, eine solche Lücke umgebende Parenchymzellen. Auf der oberen Blattfläche sind sie meist mächtiger als auf der unteren, oder dort ausschliesslich vorhanden. Bei manchen Bromeliaceen (B. Caratas, Hohenbergia strobilacea), Orchideen, Aeschynanthus erreichen sie dort eine Dicke, welche $^1/_2$ bis über $^2/_3$ der ganzen Blattdicke beträgt. An den Blättern von manchen Gräsern, wie Arundo Donax, ist das dünnzellige Hypoderm auf schmale, mit den Gefässbündeln abwechselnde, von grossen blasigen Epidermiszellen bedeckte Längsstreifen beschränkt; an der Oberseite der Blattlamina von Chamaerops humilis ist es dick, grosszellig und mehrschichtig über den Hauptrippen, im übrigen einschichtig-kleinzellig.

§ 122. Der primäre Rindenkörper der Wurzeln[2]) besteht in der Regel ausschliesslich oder seiner Hauptmasse nach aus Parenchym, dessen Zellen, der ursprünglichen Meristemgliederung entsprechend, in senkrechte Längsreihen geordnet bleiben. (Vgl. p. 10—14.)

In den Phanerogamen-Wurzeln ist derselbe mehr oder minder scharf in zwei Schichten gesondert, eine äussere und eine innere. Erstere besteht aus durchschnittlich, aber nicht immer engeren, lückenlos oder wenigstens sehr dicht verbundenen Zellen, welche bei stärkeren Wurzeln im Querschnitt polyedrische Form zeigen, in mehrere concentrische, aber nicht genau radiale Reihen geordnet sind und nicht selten dickere, collenchymatische, manchmal sklerotisch werdende Wände haben; bei dünnen Wurzeln, z. B. Hordeum, Elodea, Lemna u. a., ist sie eine einfache hypoderme Zellenlage. Die innere Schicht besteht in sehr dünnen Wurzeln, wie Lemna minor, aus dem Minimum von zwei, meist aus mehreren, bei dicken Wurzeln (Fig. 168, p. 375) aus sehr zahlreichen concentrischen Zellenlagen, deren innerste immer die den axilen Strang umgebende Endodermis ist. Die Zellen der successiven Lagen sind ferner, wie in früheren Paragraphen öfters erwähnt wurde, meist dauernd in radiale, zumal bei Monocotyledonen sehr regelmässige Reihen gestellt. Sie lassen zwischen ihren abgerundeten Kanten luftführende Räume, welche in dem Mitteltheil der Schicht durchschnittlich am weitesten sind. Die grösseren luftführenden Lacunen und Gänge, welche in Wurzeln vorkommen (vgl. § 51), gehören der innern Schicht, resp. bei dicken Wurzeln ihrem Mitteltheil an. Der inneren Parenchymschicht der Wurzel gehören immer die p. 125 beschriebenen, bei Orchideen und Coniferen vorkommenden faserförmigen Wandverdickungen vorzugsweise oder ausschliesslich an.

Die successiven concentrischen Zellenlagen der inneren Schicht entstehen,

---

1) Vgl. Treviranus, Physiol. I, 450. — Thomas, Coniferen-Blätter, l. c. — Kraus, Pfitzer, l. c.

2) Vgl. die Arbeiten von Nicolai, Nägeli u. Leitgeb, van Tieghem, Janczewski u. A., welche p. 8, 365 und 370 citirt sind. — Reinke, in Hanstein's Botan. Abhandl., Heft 3. —

mit wenigen Ausnahmen, aus den initialen durch tangentiale Theilungen in centripetaler, bei Acorus Calamus und anderen Aroideen in centrifugaler Folge; in manchen Fällen (Zea, Helianthus, Palmen) treten die späteren tangentialen Theilungen in minder regelmässiger Succession auf. Wo die ganze Rinde aus einer einzigen Initialschicht hervorgeht, scheint (von der Epidermis abgesehen) die erste Tangentialtheilung dieser immer die Aussenschicht abzugrenzen, welche dann entweder ungetheilt bleibt oder wenige fernere Tangentialtheilungen, bei Stratiotes aloides in streng centrifugaler Folge, erfährt. Bei Linum (p. 13) setzt sich eine besondere Initialschicht für die einfache äussere der Rinde um den Meristemscheitel fort. Bei dem p. 14 beschriebenen Wurzeltypus mit querer gemeinsamer Initialzone des Vegetationspunktes scheint die Succession der Tangentialtheilungen gleichfalls nicht ganz regelmässig zu sein.

Die an die Epidermis grenzende, wie schon in Vorstehendem gesagt wurde, vielfach durch besondere Structur und immer durch lückenlose seitliche Verbindung der Zellen ausgezeichnete einfache Zellschicht wird von Nicolai mit dem Namen Endodermis bezeichnet. Da dieses Wort in vorliegender Arbeit für Zellschichten angewendet wird, welche, ohne Rücksicht auf den Ort ihres Vorkommens, durch bestimmten Bau charakterisirt sind, so kann diese Bezeichnung zunächst nicht beibehalten werden. Ihrer Stellung und Entstehung nach ist diese nach der hier durchgeführten Terminologie die hypoderme zu nennende Schicht der äussern Endodermis der Orchideen-Luftwurzeln (p. 133, 237) in den meisten Fällen aequivalent. Auch ihr Bau scheint in der That in manchen Wurzeln der für Endodermis charakteristische zu sein; so nach Nicolai bei Elodea, auch bei Acorus Calamus, so dass also das Vorkommen hypodermer Endodermis eine weitere Verbreitung hätte, als oben angegeben wurde. Hierüber sind fernere Untersuchungen anzustellen, weil die vorhandenen Daten, wie mir scheint, nicht hinreichende Sicherheit geben. Die untersuchten Orchideenwurzeln haben auch unter ihrer Endodermis eine dichtere, kleinzelligere Parenchymschicht und für die meisten Wurzeln ist die Endodermstructur der hypodermen Lage mindestens sehr zweifelhaft.

Entsprechend der in den übrigen Verhältnissen herrschenden Conformität, und abgesehen von den Differenzen in der ersten Anlegung und den später zu besprechenden Skleroseerscheinungen ist der Bau der Wurzelrinde bei den Filices, Hydropteriden und Equiseten dem für die Phanerogamen ähnlich. In jedem Sextanten des Scheitelmeristems (p. 20) wird die nach Abtrennung des Pleromcylinders und der Epidermis zwischen beiden bleibende Periblemінitiale durch eine Tangentialwand in eine äussere, die Anfangszelle der äusseren, und eine innere Anfangszelle der inneren Rindenschicht getheilt; erstere vermehrt die concentrischen Schichten durch vorherrschend in centrifugaler, letztere durch in centripetaler Richtung fortschreitende Tangentialtheilungen; die Gliederzahl jeder Schicht nimmt durch radiale Theilungen zu. Bei den Filices und Hydropteriden bildet sich die innerste, bei den Equiseten die zweitinnere Zellenlage zur Endodermis aus. In dünnen Wurzeln sind die Tangentialtheilungen wenig zahlreich, die radialen bleiben in manchen Fällen in der inneren Rindenschicht selbst ganz aus, so dass der axile Strang im Querschnitt von nur sechs Endodermiszellen, diese von eben so vielen relativ sehr grossen Rindenzellen umgeben werden. (Fig. 169, p. 378.)

Bemerkenswerth ist die bei den Polypodiaceen, Osmundaceen anscheinend verbreitete Erscheinung, dass die ganze Rinde frühzeitig dunkelbraune Membranen und lückenlosen Schluss derselben zeigt, ohne übrigens den Amylum-

gehalt zu verlieren, ein Verhalten, welches übrigens keineswegs bei allen Farnen auftritt, z. B. fehlt bei Scolopendrium, Ophioglossum, Marattiaceen u. s. f. — Die Isoëten, Selaginellen und Lycopodiaceen schliessen sich in den hier in Betracht kommenden Verhältnissen den beschriebenen Formen der Hauptsache nach ebenfalls an. Für Details und Entwicklungsgeschichte sei auf die citirten Specialarbeiten verwiesen.

Die Wurzelhaube besteht immer aus parenchymatischen, in jüngeren Stadien stärkereichen und lückenlos miteinander verbundenen Zellen. Mit dem Alter sterben diese bekanntlich successive ab, in vielen Fällen nach schichten- oder reihenweiser Ablösung, Exfoliation, welch' letztere ihren anatomischen Grund darin hat, dass die Grenzschichten der Wände zu amorphem Schleim desorganisirt werden. An den meisten Wurzeln ist die Zahl der successiven Schichten der Haube gross, die abblätternden Schichten werden andauernd durch nachgeschobene ersetzt, das Ende der Haube hat die oben, p. 10, 13 dargestellte conische Gestalt. In anderen Fällen erlischt die Nachschiebung neuer Schichten frühzeitig; so nach Caspary und Nicolai bei Nymphaeaceen, Aesculus, Najas, Lemna, Hydrilla, Hyacinthus, nach Janczewski bei Pistia, Hydrocharis. Bei den Nymphaeaceen ausser Nuphar ist die Haube persistent, in den anderen genannten Fällen, zumal bei der dünneren, wenigschichtigen Haube genannter Wasserpflanzen findet successives Absterben und Abblätterung statt. Die Hauptwurzel von Trapa natans hat keine Haube, jedoch nach Reinke wenigstens eine Andeutung derselben in Form einzelner Tangentialtheilungen der Epidermiszellen.

§ 123. Wie in früheren Abschnitten schon öfters erwähnt werden musste, sind die Grenzschichten, mit welchen Parenchymmassen an ungleichartige Gewebecomplexe anstossen, vielfach in Form distincter Schichten ausgebildet, welche zu den letzteren im Verhältniss von Scheiden stehen. Zu diesen gehören im Grunde schon die besprochenen Hypodermschichten der Laubblätter, die Grenzschichten zwischen scharf abgesetztem Mitteltheil und Chlorophyllparenchym centrisch gebauter Blätter (vgl. Fig. 185, p. 397). Besonders aber sind hier noch zu nennen die schon § 27 und 56 betrachtete Endodermis vieler Luftwurzeln und die Parenchymscheiden, welche zu den Gefässbündeln oder zu bestimmten Complexen dieser in unmittelbarer Beziehung stehen. Je nachdem die eine oder die andere dieser Beziehungen stattfindet, also nach ihrer Stellung, sind zunächst zu unterscheiden solche Parenchymscheiden, welche je ein Gefässbündel — und alsdann oft auch den dieses eventuell begleitenden Faserstrang — umschliessen; und zweitens andere, welche im Stamme den Bündelring oder -Cylinder von der Umgebung abgrenzen. Die Bezeichnung der beiderlei unterschiedenen Formen nach ihrer Stellung ergibt sich selbstverständlich. Insofern in den Wurzeln und Stengeln axile Gefässstränge oder Bündelring oder -Cylinder dem primären Plerom, die sie aussen umgebende Parenchymscheide der innersten Periblemschicht entsprechen, ist für letztere der Name Pleromscheide[1]) passend, selbst für die möglicher Weise vorkommenden Fälle, dass die nach der primären Meristemgliederung gewählten Namen nicht ganz genau zutreffen sollten.

1) Sachs, Lehrb. p. 126.

Eine innen, markwärts von dem Bündelring verlaufende Scheide findet sich nur bei einigen, p. 129 erwähnten Equiseten.

Die Pleromscheide der Phanerogamenstengel liegt auch ausserhalb der die peripherischen Bündel des Cylinders begleitenden Faserstränge, wo solche vorhanden sind. Von diesen oder den Siebtheilen der Gefässbündel ist sie nach van Tieghem[1]) immer durch eine ein- oder wenigschichtige Parenchymzone getrennt, und diese bildet die Fortsetzung des Pericambiums der Hauptwurzel, während die Pleromscheide selbst sich aus letzterer direct in den Stamm fortsetzt.

Sowohl die Plerom- und Ringscheiden als diejenigen der einzelnen Gefässbündelstämme treten in zwei Hauptformen auf, nämlich in Form der Endodermis, oder in der einer einfachen Zellschicht, welche mit der Endodermis übereinstimmt durch die dichte seitliche Verbindung ihrer Elemente, aber der charakteristischen Wandstructur jener entbehrt, vielmehr von der Umgebung nur ausgezeichnet ist durch wenig auffallende Verschiedenheiten der Zellenform und durch andauernden Reichthum an kleinen Amylumkörnern. Nach letzterer Eigenschaft ist sie von Sachs Stärkeschicht genannt worden. Dass auch die Endodermis öfters durch Stärkereichthum ausgezeichnet ist, wurde schon p. 132 gesagt. Auch andere Besonderheiten des Inhalts, wie Gerbstoffreichthum, charakteristische Pigmente u. s. f. kommen in beiden Fällen öfters vor. Ausser der hierdurch schon angedeuteten Annäherung zwischen Stärkering und Endodermis finden sich Formen, von welchen es zweifelhaft ist, ob ihnen die eine oder die andere Bezeichnung zukömmt, also intermediäre; z. B. die Pleromscheide im Stengel von Lactuca virosa; die Bündelscheide im Stengel von Ranunculus fluitans, vgl. die Erklärung von Figur 153, p. 345. Beide Formen der Scheide können sich je nach den Arten am gleichen Orte wechselsweise vertreten: die Pleromscheide tritt z. B. im hypocotylen Gliede von Helianthus annuus als Stärkeschicht, in dem von Tagetes patula als exquisite Endodermis auf. — Um die dünnen Gefässbündel, zumal die Bündelenden der Laubausbreitungen geht meist eine von den beiden unterschiedenen differente, aus langgestreckten Elementen bestehende, an den peripherischen Enden in das Epithem allmählich übergehende Parenchymscheide. (Vgl. § 111.)

In Form der Endodermis tritt die Scheide der einzelnen Gefässbündelstämme auf um die axilen Stränge der Wurzeln und der meisten mit solchen versehenen Stengel, die Bündel fast aller Farne, die Bündel im Stamm und in den Blättern bestimmter, phanerogamer Pflanzen. Den hierfür schon in § 27 und Cap. VIII mitgetheilten Fällen und Beschreibungen sind hier hinzuzufügen die Bündel der Blätter von Hottonia, Cortusa, Dodecatheon, Cyclamen, Soldanella, Trientalis[2]); die des Stengels von Caltha palustris, welche nach Russow von einer ganz oder theilweise sklerotischen Endodermis umgeben werden; und besonders, nach den Angaben desselben Autors[3]) und Schwendener's[4]), die Bündelstämme in den Blättern von Cyperaceen, Juncaceen und Gräsern, bei welchen die meist frühzeitig sklerotisch-verdickte Endodermis zwischen dem Gefässbündel und dem dasselbe umscheidenden Sklerenchymstrang liegt.

---

1) Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. 16, p. 112.
2) v. Kamienski, Privatmittheilung.
3) Vergl. Unters. 169, 170.
4) Das mechan. System, p. 17.

Eine den ganzen Bündelring umscheidende Endodermis findet sich sowohl rinden- als markwärts von diesem bei den p. 129 aufgezählten Equisetum-Arten. Bei anderen Arten dieser Gattung, z. B. E. palustre, Fig. 149, p. 342, geht sie nur rindenwärts um den Bündelring, und das gleiche Verhalten findet statt bei der Endodermis-Pleromscheide, welche den Ring resp. Cylinder von Phanerogamen-Stengeln umgibt. Als exquisite Beispiele für das Vorkommen dieser wurden schon p. 129 die Stengel von Cobaea, Tagetes, Lobelia spec., die Rhizome von Scitamineen, Cyperaceen u. s. w. genannt. Nach Untersuchungen Dr. v. Kamienski's, welche mir privatim mitgetheilt wurden, sind diesen zahlreiche Dicotyledonen hinzuzufügen: Linaria, Pedicularis spec., Camelina, Capsella; Atriplex patula; Euphorbia spec., Mercurialis; sämmtliche Primulaceen; nach Vöchting[1]) die Melastomaceen. Fernere Untersuchungen werden zu entscheiden haben, wieweit die Endodermstructur der Plerom- und Gefässbündelumgrenzung in den Stämmen und Blättern überhaupt verbreitet ist.

In Form des Stärkerings oder der Stärkeschicht[2]) ist die Pleromscheide, soweit aus den vorliegenden Untersuchungen geschlossen werden kann, im Stengel der meisten Dicotyledonen entwickelt. Sachs gibt sie z. B. an in den Keimpflanzen, zumal dem hypocotylen Gliede von Helianthus annuus, Cucurbita, Phaseolus, Iberis, Raphanus, Prunus, Amygdalus, Convolvulus, Quercus, Acer, Ricinus (vgl. Fig. 154, p. 346), in den Stolonen der Kartoffel, im erwachsenen Stengel von Dahlia, Ricinus. Die Stärkeschicht ist in diesen Fällen entweder um den ganzen Bündelring gleichförmig entwickelt, z. B. Fig. 154, oder sie ist nur auf der Aussenseite der Gefässbündel stärkehaltig, z. B. im Stamme von Brassica oleracea; oder nur über den Markstrahlen des Ringes (Triebe von Atragene alpina). In den letzteren Fällen ist die Schicht, soweit sie keine Stärkekörner führt, schwer unterscheidbar.

Um die einzelnen Bündelstämme ist eine als Stärkeschicht entwickelte, alsdann auch den begleitenden Faserstrang umfassende Scheide vorhanden, in den Blättern von Dicotyledonen und im Stamme und Blattscheide von Monocotylen (z. B. Gräsern wie Triticum, Zea). Bei den ersteren umgibt sie den äussern Rand der Bündel, bei den Monocotyledonen den innern (vgl. Fig. 151, p. 344).

Was die Umscheidung der letzten Verzweigungen und Enden der Gefässbündel betrifft, so werden diese, wie schon § 111 gesagt wurde, in den Laubausbreitungen angiospermer Pflanzen umgeben von einer Lage dem Verlaufe des Bündels gleichsinnig gestreckter Parenchymzellen, welche dem Bündel dicht anliegen und seitlich mit einander lückenlos verbunden sind. Ihre dem Bündel abgekehrten Flächen grenzen vielfach an die luftführenden Interstitien des umgebenden Parenchyms und sind ähnlich den Wänden des vielarmig lacunösen ausgebuchtet, wo sie an solches anstossen. Sie sind in vielen Blättern gleich ihrer Umgebung chlorophyllreich, z. B. Fuchsia, Papaver, Primula sinensis, Zea, Triticum (vgl. Fig. 173, 175, 178, p. 387—390); bei dicken Blättern oft arm oder frei von Chlorophyll. —

---

1) l. c. vgl. p. 268.

2) Sachs, Bot. Ztg. 1859, p. 177, Taf. VIII, IX; Pringsheim's Jahrb. III, 194.

Capitel X.

Anordnung von Sklerenchym und sklerotischen Zellen.

§ 124. Sklerenchym und sklerotische Zellen bilden, wie ihre anatomischen Eigenschaften anzeigen und wie durch Schwendener nachgewiesen wurde, den Festigungsapparat der Pflanze; ersteres der bezeichneten mechanischen Function specifisch und fast ausschliesslich angepasst, letztere zugleich in verschiedenem Maasse anderen Functionen dienend; beide durch vielfache Uebergänge miteinander verbunden. Beide können hiernach mit einem gemeinsamen Namen, Stereiden, Sterenchym, ihre Complexe nach Schwendener Stereome genannt werden. Auch die Collenchymmassen schliessen sich, als vergängliche, und oft in Sklerenchym übergehende Festigungsapparate unmittelbar an das Sterenchym an und sind bei dessen Betrachtung vielfach zu berücksichtigen. Von den sklerotischen Endodermen, welche in frühern Capiteln besprochen wurden, gilt das Gleiche.

Schwendener hat in seiner oft erwähnten ausgezeichneten Arbeit[1]) sowohl die Anordnung der Sterenchymmassen, als ihre physiologischen Verhältnisse so eingehend und umfassend behandelt, dass eine ausführlichere Darstellung der ersteren in der hier zulässigen Ausdehnung immer ein Excerpt aus jener Arbeit sein oder einem solchen gleich sehen müsste. Ich glaube daher auf das genannte Buch ein für allemal verweisen, bezüglich der zur Festigung der Gesammtorgane, wie Stengel, Blattstiele u. s. w., dienenden Sterenchymmassen nur kurze Andeutungen geben, und nur auf einige in Schwendener's Arbeit weniger berücksichtigte Punkte näher eingehen zu sollen.

In den Vegetationsorganen der Phanerogamen, denen sich aus den farnartigen Gruppen in dieser Beziehung besonders die Equiseten und die landbewohnenden Isoëten anschliessen, ist das Sklerenchym meist durchweg schärfer differenzirt als bei der Mehrzahl der Farne. Letztere seien daher nachträglich besonders besprochen und vorläufig von der Betrachtung ausgeschlossen.

§ 125. Sklerenchymfasern oder ihnen sehr nahe kommende sklerotische, gestreckte Zellen treten hier allgemein in Theilen, welche Biegung und Zug ausgesetzt sind, auf, zu Strängen, Schichten, Scheiden vereinigt, welche das Gesammtorgan der Länge nach durchziehen.

Ihrer Anordnung nach findet man zunächst die Stränge oder Schichten hypoderm, theils direct an die Epidermis angelehnt, theils nur durch eine oder wenige Zellenlagen von ihr getrennt. Es ist eine verbreitete Erscheinung, dass mit Chlorophyllparenchym abwechselnde Längsstreifen sowohl kantiger als runder Stengel und Blattstiele einen hypodermen Faserstrang enthalten, welcher, nach innen mehr oder minder convex oder in Form einer starken Leiste vorspringt. So bei zahlreichen »Halmen« von Cyperaceen, Juncus-Arten, von Panicum turgidum. In kantigen oder riefigen Dicotyledonen-Stengeln sind die entsprechenden Längsstreifen meist collenchymatisch; sklerenchymatisch werden

1) Das mechanische Princip etc. Leipzig 1874.

sie bei manchen Umbelliferen (Chaerophyllum bulbosum), Papilionaceen (Spartium monospermum), den Casuarinen; ferner bei Ephedra und den Equiseten.[1]) Dieselben Erscheinungen treten in grosser Verbreitung auf in derben harten Blättern. Dicke, oft tief einspringende hypoderme Sklerenchymleisten durchziehen die Lamina bei Cyperaceen, Typha, Sparganium, Dasylirion, Phormium, Palmen etc.[2]), in flachen Blättern vielfach mit den unten noch zu erwähnenden, ihnen eingesetzten Gefässbündeln senkrecht von einer Fläche zur andern durchgehende Platten bildend. Ein ähnliches Verhalten zeigen die Rippen mancher derber Dicotyledonenblätter, indem von einer oder von beiden Seiten ein Faserbündel in sie einspringt, an oder zwischen welchem die Gefässbündel befestigt sind; z. B. Eriobotrya japonica, Theophrasta ornata, Laurus, Passerina filiformis, Rosmarinus u. a. m. Auch hier kommen vielfach Intermediärformen zwischen Collenchym und Sklerenchym vor. Zahlreiche beiderseits tief einspringende Sklerenchymfaserplatten durchziehen das Blatt von Welwitschia (Fig. 187, p. 425). In den Blättern der terrestrischen Isoëten[3]) läuft auf der Vorder- und Hinterfläche der Mittellinie und in jeder der beiden Randkanten ein hypodermer Faserstrang; zwischen diesen vier können je nach den Arten noch kleinere auftreten.

In den meisten Stengeln und Blättern sind die Faserstränge gegen die mit ihnen alternirenden heterogenen Streifen seitlich bis zur Epidermis scharf abgegrenzt. In andern stehen sie seitlich mit einander in Verbindung durch eine continuirliche, aus wenigen Lagen bestehende hypoderme Faserschicht, in welche sich ihre Seitenränder fortsetzen, welche der ganzen Innenfläche der Epidermis folgt und nur an den Spaltöffnungen unterbrochen ist; z. B. Stengel von Equisetum hiemale, Casuarina.

An letzteres Verhalten schliessen sich die bei derben lederartigen Blättern vielfach vorhandenen hypodermen Faserschichten, welche durchschnittlich wenige Lagen stark die ganze Fläche ziemlich gleichmässig umziehen, in den Rändern und Kanten stärker werdend, im übrigen regelmässig an den Spaltöffnungen, selten anderwärts durch kleine Lücken unterbrochen. Solche Faserschichten[4]) kommen zu zahlreichen derben Bromeliaceen-Blättern[5]) (Ananassa, Bilbergia zebrina, Bromelia Caratas etc.); den Blättern einzelner Orchideen (Vanda furva, Renanthera coccinea), den Blattfiedern vieler Cycadeen, z. B. Cycas, Encephalartos, theils ringsum, theils an der Oberseite; den meisten lederigen Coniferenblättern[6]) (Fig. 183, p. 396, Fig. 185, p. 397 und Fig. 27, p. 82); sie bilden eine dicke ununterbrochene Schicht an der Blattoberseite von Jacquinia ruscifolia, eine vielfach unterbrochene an der Unterseite dieses Blattes und beiden Seiten desjenigen von Theophrasta ornata und Olea-Arten. Den meisten lederigen Blättern fehlt übrigens diese Form des Festigungsapparats, und zwar ist dies der Fall selbst bei solchen Arten, welche den genannten

1) Vgl. Pfitzer, in Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 60. — Mettenius, Hymenophyllaceae, p. 439. — Jochmann, Umbelliferarum structura p. 8.

2) Vgl. Pfitzer, l. c. — Mohl, Palm. Struct. Tab. K, L. — Karsten, Veget. Org. d. Palmen.

3) A. Braun, Monatsber. d. Berlin. Acad. 1863, p. 588.

4) Vgl. Pfitzer, l. c. 5) Mohl, Verm. Schriften, p. 265, Taf. X.

6) Vgl. Kraus, Cycadeenfiedern l. c. — v. Mohl, Bot. Ztg. 1871, p. 7. — Thomas, in Pringsh. Jahrb. l. c.

nächstverwandt und ähnlich sind, z. B. den meisten lederigen Orchideenblättern, Pholidophyllum zonatum, Zamia integrifolia, Taxus, Cephalotaxus spec., Tsuga canadensis, Abies amabilis etc.

Eine zusammenhängende, zwei- bis mehrschichtige Faserbekleidung zeigen ferner die Luftwurzeln von Philodendron Imbe, Rudgeanum u. a. Arten.[1]) Bei Cyperaceen, z. B. Carex-Arten, ist die Aussenschicht der Wurzelrinde oft in hohem Grade und durch viele Zellenlagen sklerotisch. —

Die zweite Form der Vertheilung der Sklerenchymmassen ist diese, dass dieselben in grösserer Entfernung von der Epidermis, in den inneren Regionen liegen und zwar entweder zu einer zusammenhängenden Ringschicht oder zu isolirten Strängen vereinigt.

Ersteres Verhalten findet sich in einer Anzahl von Stengeln in der Form, dass der Faserring in der Aussenrinde liegt, innen und aussen an Parenchymschichten grenzend: Triebe von Berberis vulgaris; Caryophylleen wie Dianthus plumarius, Gypsophila altissima, Silene italica; Cucurbitaceen, kletternde Aristolochien, wie A. Sipho[2]). Meistens aber liegt der Faserring in der Aussengrenze des Bündelrings oder -Cylinders, derart dass er die Bündel, oder in letzterem Falle die äusseren derselben in sich aufnimmt oder dass dieselben sich an ihn anlehnen. Der Ring gehört in diesem Falle, auch bei Berberis[3]) und wohl auch in den anderen mit dieser genannten Pflanzen, seiner Entstehung nach der äusseren Pleromzone an, er bezeichnet mehr oder minder scharf die äussere Pleromgrenze. Diese Erscheinung ist vorwiegend verbreitet in Monocotyledonen-Stengeln. Sie findet sich im Halme vieler Gräser, mancher Cyperaceen und Juncaceen, und zwar entweder combinirt mit dem Vorkommen hypodermer Faserleisten, welche, als Fortsätze des Ringes, diesen mit der Epidermis verbinden, z. B. Piptatherum, Molinia, Bromus spec.[4]), oder von aussen bis dicht an ihn vordringen, ohne ihn zu erreichen (Alopecurus pratensis, Panicum turgidum, Juncus paniculatus), oder endlich theils dieses theils jenes Verhalten zeigen (Cladium Mariscus). Andere den genannten Familien angehörende Pflanzen zeigen den Sklerenchymring nur mit einzelnen Leisten der Epidermis verbunden; oder ohne diese Verbindung und nur mit vorspringenden Rippen, welche eingesetzten Gefässbündeln entsprechen, auf seiner Aussenseite; z. B. Rhynchospora alba, Juncus bufonius, Pennisetum longistylum. An die letzteren Fälle schliesst sich dann der glatt und scharf begrenzte sklerotische Ring an, welcher, mit mannichfaltigen Einzelmodificationen, die Aussengrenze des Cylinders bildet und die peripherischen Gefässbündel aufnimmt oder stützt, bei den meisten Monocotyledonen-Laubstengeln: Restiaceen, Eriocauleen theilweise, Commelineen, Melanthaceen, Liliaceen, Smilaceen, Tamus, Irideen, Orchideen, Alismaceen, Typhaceen u. s. w., und bei den meisten, auch den oben genannten Familien angehörenden Rhizomen.

Dieselbe Erscheinung eines die Bündel aussen direct stützenden oder aufnehmenden Sklerenchymrings findet sich bei zahlreichen Dicotyledonenstengeln

1) van Tieghem, Struct. des Aroidées l. c.

2) Vgl. Treviranus, Physiol. I, 209. — Caspary, Pringsh. Jahrb. I, 444. — Sanio, Bot. Ztg. 1864, 222. — v. Mohl, Palm. struct. Tab. H. — Mettenius, l. c.

3) Vgl. Schmitz, l. c. (p. 409).

4) Vgl. Schwendener, l. c.

wieder: Caryophylleen, z. B. Silene catholica, Saurureen, Podophyllum, Thalictrum-Arten (auch im Blattstiel), Papaver, Plantago, Trientalis, Hypochaeris radicata u. a. m.[1])

Selten ist, bei Dicotyledonenstengeln, der umgekehrte Fall, dass eine continuirliche Sklerenchymschicht die ganze Innenseite des Gefässbündelrings stützt. So bei holzigen Piperaceen: Artanthe, Chavica spec.[2]) und besonders exquisit in den Trieben von Bougainvillea spectabilis.

Häufiger als zusammenhängende Ringschichten sind in derben festen Organen längsverlaufende Faserstränge in nicht hypodermer und zu den Gefässbündeln ganz oder streckenweise nicht in directer Beziehung stehender Anordnung, Beispiele hierfür die cylindrischen oder prismatischen Stränge im Parenchym des Blattes und Petiolus von Marantaceen, Palmen, Dracaenen, Pandanus, welche ihrer Stellung nach mit hypodermen durch mancherlei Uebergänge verbunden sind; die Stränge im Blattinnern von Welwitschia (Fig. 187), im Rindenparenchym von Ephedra, die p. 242 und 282 genannten, in Fig. 171, p. 384 dargestellten Stränge in den Internodien mancher Potamogetonen; die im Parenchym des Stammcylinders mancher Palmen (Astrocaryum, Cocos, Leopoldinia, Lepidocaryum sp.[3])), zwischen den Gefässbündeln, und die in der Rinde der meisten Palmenstämme verlaufenden Bündelchen; die zahlreichen Stränge im Rhizom von Acorus[4]), in der Wurzelrinde von Phoenix, Cocos spec.[5]), der Pandaneen und in dem axilen Cylinder der starken Wurzeln derselben (vgl. p. 376) und der Iriarteen.

In vielen der genannten Fälle verlaufen die Faserstränge isolirt, ohne Zusammenhang mit den Faserbegleitungen der Gefässbündel; z. B. den genannten Wurzeln, bei Ephedra, Welwitschia; auch in den Dracaenablättern, soweit meine Erfahrung reicht.

Das Blatt von Dr. reflexa[6]) ist für das blosse Auge der Länge nach durchzogen von über 30 Nerven, etwa 18 stärkeren, dunkleren, hie und da durch feine Querästchen anastomosirenden: den in der Mittellamelle des Blatts liegenden Gefässbündeln (vgl. p. 332), und mit diesen abwechselnden blasseren. Letztere sind einfache Faserbündelchen. Sie liegen nicht in der Mittellamelle des Blatts, sondern unter beiden Flächen, von der Epidermis durch eine bis zwei Lagen Chlorophyllparenchym getrennt. In dem Zwischenraume zwischen zwei Gefässbündeln liegen meist je 3—5 (zunächst dem Rande 1—0), so dass die Gesammtzahl gegen 50 beträgt, welche mit unbewaffnetem Auge nicht alle deutlich unterschieden werden können. Die kleinsten sind nur 5—7, die stärksten etwa 3mal soviel Fasern stark. Die Bündelchen hören, allmählich verschmälert, unterhalb der Blattspitze und dicht über der Blattbasis auf und anastomosiren nicht. Auch in die Stammrinde sah ich sie nicht eintreten. Für andere Faserstränge ist die anatomische Beziehung zu den Gefässbündelumkleidungen noch zu untersuchen. Für die der Potamogetonen wurde schon p. 242 angegeben,

1) Vgl. Schwendener, l. c. p. 143 und die Citate der Anm. p. 259, 260.
2) Sanio, Bot. Ztg. 1864, 214.
3) v. Mohl, Palm. Structura; Verm. Schriften p. 155, 170.
4) van Tieghem, Struct. des Aroidées l. c.
5) v. Mohl, Palm. struct. p. XX.
6) Die Bestimmung der Species nicht ganz sicher.

dass sie in den Knoten miteinander und mit den Gefässbündeln anastomosiren. Die der Palmenrinde setzen sich, wie p. 276 beschrieben, nach Verlauf durch viele Internodien theils in reine Faserbündel, welche in die Blätter austreten, fort, theils gehen sie über in die Faserbekleidung ebenfalls in Blätter austretender Gefässbündel. Im Zusammenhang hiermit steht die ebenfalls oben schon beschriebene Erscheinung der Zwischenformen zwischen reinen, und kleine complete Gefässbündel oder einzelne Siebröhren einschliessenden Fasersträngen bei den letztgenannten Pflanzen.

Es mag hier der Ort sein, an die Fasersträngе zu erinnern, welche in Pinusblättern und Philodendron-Wurzeln einen Secretgang umschliessen. Vgl. p. 213; Fig. 185, p. 397; Fig. 168, p. 375.

Die bisher beschriebenen Erscheinungen zeigen eine weitgehende Unabhängigkeit der Anordnung von Fasersträngen und Faserscheiden von dem Verlauf der Gefässbündel; andererseits aber auch nahe Beziehungen zwischen beiden. Entsprechend der Anlehnung der Gefässbündel an die beschriebenen Ringe resp. Scheiden in den Stengeln, oder der Einschliessung derselben in diese tritt ferner, zumal bei den oben genannten Monocotyledonen, Anlehnung der Gefässbündel an den inneren Rand der einspringenden hypodermen Faserleisten, oder Einschliessung jener durch letztere in weiter Verbreitung auf. In den flachen Blättern mit senkrecht durchgehenden Faserleisten ist letzteren oft ein Bündel in der Mitte, oder mehrere übereinander und neben der Mitte eingesetzt. Daneben finden sich, wenigstens bei den Monocotyledonen, oft andere Leisten oder Stränge, welche jenen im Bau ganz gleich sind, aber kein Gefässbündel tragen, sei es dass sie zu einem der letzteren wenigstens in sofern in Beziehung stehen, als sie vor dasselbe gestellt sind; sei es dass auch diese Relation fehlt.

Insofern die Gefässstränge sich an die des Sklerenchyms anlehnen oder von letztern eingeschlossen werden, stehen letztere zu jenen in dem Verhältniss von Scheiden. Das nämliche Verhältniss findet, wie schon oben, § 99 und folgende, angegeben ist, in weiter Verbreitung auch bei denjenigen Gefässbündeln statt, welche nicht an continuirliche Sklerenchymscheiden oder Hypodermstränge angelehnt sind: die Sklerenchymfasern folgen ihrem Verlaufe, als Bündelscheiden (p. 330), welche sowohl als localer Schutzapparat für das einzelne Bündel, wie als Festigungsapparat für das Gesammtorgan dienen können. Sie bilden mit den Gefässbündeln Fibrovasalbündel (p. 331). Sklerotische Endodermis kann, wie in früheren Paragraphen hervorgehoben wurde, an dieser Leistung Theil nehmen. Zwischen den rein dem Bündel folgenden Scheiden und der Anlehnung an anderweitig fixirte Sklerenchymmassen finden sich, wie Schwendener ausführlich dargestellt hat, die mannichfachsten Intermediärformen.

Unabhängig von diesen Stellungsverhältnissen ist die Faserumscheidung des Gefässbündels entweder ringsum geschlossen, oder theilweise unterbrochen, oder nur partiell, d. h. auf ein relativ kleines Stück des Umfangs beschränkt. Das erstgenannte Verhältniss der Ringsumscheidung tritt selbstverständlich in jenen oben erwähnten Fällen ein, wo die Bündel einem geschlossenen Sklerenchymring vollständig eingesetzt sind. Es findet sich ferner auch bei anderer Form des Ein- oder Ansatzes und bei getrennt verlaufen-

den Fibrovasalsträngen, zumal, aber nicht ausschliesslich in Monocotyledonen. Bei isolirten collateralen Fibrovasalsträngen ist alsdann die Faserscheide selten ringsum von annähernd gleicher Dicke, z. B. im Rhizom von Carices. In der Mehrzahl der Fälle ist sie auf der Aussenseite, wo sie den Siebtheil umfasst, stärker als an dem Innenrande des Bündels, seltener tritt das umgekehrte Verhältniss ein, z. B. im Rhizom von Scirpus lacustris, in der Peripherie des Stengels von Saccharum officinarum, Bambusa spec. und anderen bei Schwendener beschriebenen Fällen. Und ferner nimmt ihre Stärke meist an den Seitenrändern der Bündel ab, so dass sie hier, zumal neben der Grenzfläche von Gefäss- und Siebtheil, oft nur 1—2 Faserlagen stark ist, während sie am Aussen- oder Innenrande viele Schichten zählt. So z. B. bei den meisten Bündeln von Acorus und Zea, vgl. Fig. 147, p. 329, Fig. 150, p. 343, vielen anderen Monocotyledonen; im Stengel von Saururus und Verw., in den lederigen Blättern von Melaleuca-, Eucalyptus-, Eugenia-, Callistemon-Arten u. a. m.

An das letzterwähnte Verhalten schliesst sich die häufigste Erscheinung der theilweisen Unterbrechung der Faserscheide an, welche darin besteht, dass diese neben den Seitenrändern der Grenzfläche von Sieb- und Gefässtheil eine mehr oder minder grosse, durch relativ zartwandiges Parenchym ausgefüllte Lücke hat. Solche Lücken oder »Zugänge« von dem umgebenden Parenchym zu dem Gefässbündel, wie Schwendener sie nennt, sind an dem bezeichneten Orte eine verbreitete Erscheinung unter den Bündeln derber Theile von Monocotyledonen, z. B. im Stengel von Canna, den Blättern von Typha, Musa, Yucca, Phormium spec. Ein gutes Beispiel dafür ist das Fig. 152, p. 345 abgebildete Bündel von Ranunculus repens, auch das von Welwitschia, Fig. 157, p. 348; dasselbe Verhalten findet sich an den Bündeln mancher derber Dicotyledonen-Blätter, z. B. Hakea-, Lomatia-Arten. Auch in den Blättern oben genannter Myrtaceen scheinen zuweilen seitliche Zugänge vorzukommen.

Bei einer von Schwendener untersuchten Bambusa-Species kommt zu den beiden seitlichen Zugängen an den inneren Bündeln des Stammes noch ein innerer hinzu. Der am Innenrande gewaltig dicke Faserstrang ist hier durch eine quere Parenchymlamelle getheilt in einen schmalen, dem Gefässtheil direct anliegenden, derbwandigeren Abschnitt und einen breiteren, dünnwandigern peripherischen. Ersterer ist gewöhnlich durch zwei kurze Parenchymstreifen unterbrochen, welche von der queren Lamelle zum Gefässtheil führen.

Die partielle Faserumscheidung collateraler Gefässbündel kommt meist in der Form vor, dass der Siebtheil in seinem ganzen Umfang oder nur an seinem äusseren Rande von einer mehr oder minder starken Fasermasse, manchmal nur einer kleinen Gruppe oder selbst einzelnen zerstreuten Fasern gestützt wird. Dies ist die vorherrschende Regel in den Blättern und Stengeln der Dicotyledonen (Fig. 154, 156, p. 346), übrigens auch bei Monocotyledonen nicht selten, z. B. im Blatt von Crocus-, Agave-, Dracaena-Arten, Blattscheide von Zea (Fig. 151, p. 344), Stengel und Blattstiele von Aroideen, wie Arum, Colocasia. Vgl. auch die kleinen Bündel von Acorus, Fig. 147, p. 329.

Seltener ist das umgekehrte Verhalten, dass die partielle Faserumscheidung den Innenrand des Gefässtheils umgibt: kleinere Bündel in der Peripherie des Halms von Papyrus, Halm von Cyperus vegetus u. a. Cyperaceen; vgl. Schwendener, l. c.

Die in Begleitung der Gefässbündel auftretenden Fasersträngе sind, wie die von Gräsern und Cyperaceen oben angeführten Beispiele zeigen, vielfach mit anders geordneten zugleich, in sehr vielen Fällen aber allein vorhanden. Letzteres gilt für die meisten in Vorstehendem nicht ausdrücklich als Beispiele für Anderes genannten Dicotyledonen. Unter den derben Monocotyledonen-Stengeln zeigen die untersuchten Bambuseen das gleiche Verhalten. In vielen dicken Stämmen der Monocotylen sind die Sklerenchymstränge, wenn auch nicht ausschliesslich, doch vorzugsweise in Begleitung der Gefässbündel; so in den starken Stengeln von Zea, Saccharum etc., den Palmen- und Pandaneen; auch in den Stengeln und Blattstielen von Aroideen, wie Colocasia, Arum u. a. m. Es ist bei den Monocotyledonen-Stämmen und den ihnen ähnlich gebauten Blattstielen Regel, dass sowohl die relative als die absolute Dicke der die Gefässbündel begleitenden Stränge als auch die Wandstärke ihrer Elemente in dem Maasse zunehmen, als sie der Peripherie des Bündelcylinders nahe sind. Bei genannten Aroideen sind die Bündel mit Ausnahme der äussersten Kreise ohne Faserbeleg. In den meisten Palmenstämmen[1]) wird die von schmaler Rinde umgebene Peripherie des Bündelcylinders gebildet von mächtigen, durch schmale Parenchymstreifen getrennten Faserbündeln, deren Innenseite ein kleines Gefässbündel an- oder eingesetzt ist; sie besteht daher vorwiegend aus festen Sklerenchymmassen, während die Bündel im Innern des Stammes, dem Gesammtverlauf zufolge (p. 272), weit auseinander stehen und in jeder Hinsicht schwächere Faserbekleidung haben.

Es braucht schliesslich kaum besonderer Hervorhebung, dass bei Gefässbündeln, welche von Fasersträngen begleitet und allmählich der Länge nach vereintläufig werden, auch eine Vereinigung der Fasersträngе stattfindet. Geschieht letztere früher als die Vereinigung der Gefässbündel selbst, so erscheinen diese im Querschnitt zu zwei oder mehreren einem Faserstrange eingesetzt, wie in der Peripherie der Palmenstämme und besonders in dem Stamme der Pandaneen auffallend hervortritt.

Endlich ist hier nochmals darauf aufmerksam zu machen, dass die Fasersträngе vielfach hervorgehen aus collenchymatischen Elementen. Diejenigen oder diejenigen Abschnitte derselben, welche Theilen angehören, denen langdauernde Wachsthums- und Wachsthumskrümmungsfähigkeit zukommt, zeigen collenchymatische Eigenschaften, so lange jene Fähigkeit verbleibt, oder verhalten sich intermediär zwischen Sklerenchym und Collenchym; z. B. Basis der Blattscheiden von Gräsern (Fig. 151) und die oben genannten Aroideen-Stengel.

§ 126. Ausser und meist neben den beschriebenen Strängen und Schichten kommen in bestimmten, relativ wenigen Fällen vereinzelte oder streckenweise zu kleinen Bündelchen vereinigte Sklerenchymfasern in dem Parenchym vor. Zu diesen gehören zunächst jene in die Lufträume ragenden verzweigten Elemente, welche für Nymphaeaceen, Limnanthemum, Rhizophoreen, manche Aroideen schon oben, § 53 (p. 231), als innere Haare ausführlich beschrieben sind. Anderwärts finden sich den genannten mehr oder minder ähnliche Elemente in dem dichten Parenchym befestigt. Als isolirt dastehende Fälle dieser

1) Vgl. die Tafeln von v. Mohl, Palm. structura, l. c.

Art sind kurz zu erwähnen die unverzweigten, schon p. 137 besprochenen Fasern in der Wurzelrinde von Chamaedorea elegans; die verzweigten Fasern im Marke von Carissa arduina [1]; die 6 bis 14mm langen, manchmal verzweigten Fasern, welche Trécul [2] in der Rinde von Euphorbia rhipsaloides, in Mark und Rinde von E. xylophylloides fand.

Als eine verbreitete und charakteristische Erscheinung kommen isolirte Fasern, theils ästig, theils unverzweigt, im Parenchym der Rinde und der Blätter vieler Gymnospermen vor, und an dieses Vorkommen, sowie das für Nymphaeaceen und Aroideen beschriebene, schliesst sich ihr Auftreten in einer Anzahl derber Dicotyledonen-Blätter.

Viele der hierhergehörigen Erscheinungen und die darauf bezügliche Literatur sind schon in § 30 (p. 136) angegeben, auf welchen daher zu verweisen ist.

Unter den Gymnospermen zeigen viele Cycadeen (Dioon, Ceratozamia, Encephalartos sp.) und manche Coniferen (z. B. Cunninghamia, Fig. 183, p. 396) im Parenchym des Blattstiels und des Blattes vereinzelt oder in kleinen Gruppen stehende, längsverlaufende unverzweigte Fasern. Das Gleiche gilt von der Rinde von Ephedra. Sternförmig verzweigte liegen im Chlorophyllparenchym des Blattes zerstreut bei Sciadopitys, Dammara, Araucaria imbricata. Die letztgenannten erinnern zumal durch die ihrer Oberfläche reichlich eingelagerten Krystalle von Kalkoxalat an die von den hypodermen verschiedenen Fasern, mit welchen das ganze Parenchym von Welwitschia bis in die Blüthentheile hinein reichlich durchsetzt ist: dick und kurz spindelförmige Elemente, an den spitzen Enden hie und da mit kurzen Zweigaussackungen, mit sehr dicker vielschichtiger verholzter Wand. (Vgl. Fig. 55, p. 140 und Fig. 187, p. 425.) Im Stamm sind diese Fasern ordnungslos nach verschiedenen Seiten gerichtet. In den Blättern, wo sie durchschnittlich etwas schmäler als die des Stammes sind, liegen sie in der (nicht ausnahmslosen) Regel in der Mittellamelle der Blattfläche parallel, mit ihrer Längsachse in Bezug auf die des Blattes theils longitudinal, theils quer und schräg gerichtet; beiderseits von der Mittellamelle, in dem von Faserbündeln durchzogenen Chlorophyllgewebe, stehen sie meist ohngefähr senkrecht zur Blattfläche, mit dem einen Ende die Mittellamelle, mit dem andern die Innenfläche der Epidermis erreichend, an dieser oft hakig umgebogen, oder selbst zwischen die Innentheile der Epidermiszellen eingekeilt. — Nicht minder reichlich als bei Ephedra und Welwitschia sind Sklerenchymfaserzellen in dem Parenchym der dritten Gnetaceen-Gattung, der untersuchten Arten wenigstens von Gnetum; bei Gn. Gnemon in dem ganzen Parenchym der Aussenrinde, hier longitudinal laufend, nicht oder selten verzweigt, im Marke der Knoten, in den Blättern nahe den Flächen, zumal der obern, und diesen annähernd parallel gestellt; bei Gn. Thoa ebenso in der Aussenrinde, besonders aber im Mark der Stengelknoten und in den Blättern, an letztgenannten Orten reichlich und mannichfaltig verzweigt, im Blatte von sehr ungleicher, zum Theil sehr beträchtlicher Grösse. Vgl. p. 138.

Die lederartigen Blätter aller dieser Gymnospermen werden sonach durch ein mannichfaltiges sklerenchymatisches Gerüst gefestigt. Von Dicotyledonen sind die Blätter von Camellia, Fagraea durch zahlreiche, reich und unregelmässig verästelte, in dem Parenchym zerstreute Fasern ausgezeichnet (Fig. 53, p. 137); desgleichen das Blatt von Olea-Arten. Bei O. europaea sind die Fasern in Verzweigung und Richtung sehr unregelmässig, nach allen Seiten, bis unter die Epidermis die Zweige sendend; bei O. fragrans »erstrecken sie sich meist unverzweigt senkrecht zur Fläche quer durch das ganze Blatt hindurch und verzweigen sich an der oberen wie an der unteren Oberhaut mehr weniger fussförmig, so dass sie säulenartig beide Oberhäute mit einander verbinden.« (Thomas). Bei den p. 137 erwähnten Proteaceen stehen zwischen den pallisadenförmigen Chlorophyllzellen stabförmige mehr oder minder verzweigte Sklerenchymfasern senkrecht auf der Innenfläche der Epi-

1) A. Gris, l. c. vgl. p. 419.
2) Comptes rendus LX, 1349.

dermis. Sie sind so hoch oder etwas höher als die chlorophyllführende (beiderseitige) Parenchymschicht, und mit ihren meist verzweigten Enden einerseits der Epidermis angewachsen, andererseits der bei den dickblättrigen Species chlorophyllfreien Mittelschicht des Blattes angesetzt oder eingekeilt. Noch derbere, kurzästige Faserzellen stehen in dem beiderseitigen Pallisadenparenchym der Blätter von Statice purpurea, ohngefähr senkrecht zur Oberfläche, ohne jedoch die Epidermis zu erreichen.

§ 127. Kurze Sklerenchymelemente treten in dem primären Aufbau der Phanerogamen selten den Fasern ähnlich zu hypodermen Strängen oder zu Scheiden vereinigt, oder als Theile dieser auf. So die p. 135 erwähnten, unter jeder Spaltöffnung durch dünnwandiges Parenchym unterbrochenen Hypodermlagen in Palmenstämmen (Cocos, Elais, Astrocaryum vulgare, Mauritia armata, Klopstockia, Chamaedorea Karwinskiana), die ebenfalls p. 135 genannten Ringlagen in Aroideen-Stämmen und -Wurzeln und die Stegmata. Einige besondere, hierher zu stellende Erscheinungen beschreibt Pfitzer[1]) für die Laubstengel von Restiaceen. Restio diffusus hat einschichtige hypoderme Doppellängsreihen stabförmiger, radialgestreckter Sklerenchymelemente, welche Doppelreihen mit Längsstreifen von Chlorophyllparenchym abwechseln.

Willdenowia spec. und Leucoplocus zeigen dieselbe Structur, mit dem Unterschied, dass die Hypodermstreifen breiter, 3—4 reihig sind. Bei Elegia nuda und Arten von Restio (R. tectorum, paniculatus, incurvatus etc.), Thamnochortus, Willdenowia, Hypolaena, Ceratocaryum, Leucoplocus werden die sehr grossen Lufthöhlen unter den oberflächlich liegenden Stomata begrenzt von einem Ring senkrecht zur Epidermis gestreckter und gestellter, nach innen zu bogig convergirender Sklerenchymelemente, welche miteinander in lückenloser seitlicher Verbindung sind, ausgenommen spaltenförmige Interstitien, durch welche die Communication zwischen der Spaltöffnungshöhle und den Intercellularräumen des benachbarten Parenchyms vermittelt wird.

In der Aussenrinde dicotyler Holzgewächse treten kurze Sklerenchymelemente, mit Fasern gemeinschaftlich, vielfach als ringförmige Scheiden auf, deren Bildung, wegen ihres Anschlusses an die secundären Wachsthumsprocesse, im XV. Capitel behandelt werden soll. Von ihrem Auftreten in saftigen Parenchymmassen und im Marke dicotyledoner Pflanzen wurde schon p. 134 geredet. Ein isolirter Fall ihres Vorkommens sind die kleinen Gruppen oder Nester, welche in den Stengelknoten mancher Potamogetonen (P. crispus, densus, gramineus, perfoliatus u. a.) neben den anastomosirenden und austretenden Gefässbündeln zerstreut liegen.

§ 128. Von Sklerenchymmassen, welche streng genommen unter die besprochene Kategorie der hypodermen gehören, sind noch besonders jene zu erwähnen, welchen die massigen harten Emergenzen ihre Festigkeit verdanken: die derben prominirenden Warzen, z. B. von Aloë verrucosa, dornige Blattzähne, wie bei Ilex aquifolium, Agave, Aloë, und Stacheln und Dornen der verschiedenen morphologischen Kategorien. Die Epidermis nimmt ihrerseits wohl immer an der Sklerose Antheil. Die Sklerenchymelemente sind in manchen Fällen kurz, z. B. Warzen von Aloë verrucosa, Rosa-Stacheln; meistens langgestreckt. Das Sklerenchym bildet mit der sklerotischen Epidermis ent-

1) Pringsheim's Jahrb. VII, 561.

weder die ganze Masse oder es umgibt andere, innere Gewebe. In das Dornblatt von Berberis vulgaris[1]) z. B. sendet der Sklerenchymcylinder des Stengels (p. 435) einen mächtigen Zweig, welcher in der breiten Basis des Dornes als dicke Platte die grössere untere Hälfte bildet; die schmälere obere Hälfte ist dünnwandiges Parenchym, in welchem die Gefässbündel liegen. Mit der Verschmälerung des Dornes nimmt das hypoderme Sklerenchym auf Kosten des übrigen Gewebes an relativer Ausdehnung derart zu, dass in dem drehrunden obern Theile in der Mitte nur schwache Gefässbündel innerhalb spärlichen Parenchyms von der Sklerenchymmasse rings umgeben sind, und die Spitze aus letzterer und der Epidermis allein besteht. Die Enden der Blattstiel-, Stipular- und Zweigdornen von Astragalus aristatus, Halimodendron, Robinia, Maclura, Crataegus und viele dornige Blattzähne zeigen ähnliche Structur. Weitere Details vergl. in den p. 61 citirten Arbeiten von Delbrouck, Uhlworm, Suckow u. A.; v. Mohl, Palm. Struct. p. 7. Lestiboudois, Comptes rend. Tom. 61, p. 1034, 1093.

§ 129. Die sklerotischen Elemente der Farne und Hydropteriden[2]) sind, wie § 26 und 28 dargestellt wurde, theils amylumführende Faserzellen, theils specifische Sklerenchymelemente, die Arbeitstheilung zwischen beiden Formen aber nicht streng durchgeführt und eine scharfe Sonderung beider nicht möglich. Ihre Anordnung entspricht im Ganzen den in vorstehenden Paragraphen für die Phanerogamen angegebenen Regeln; selbst die hervorzuhebenden Besonderheiten können diesen meist als Specialfälle subsumirt werden.

Sklerotische hypoderme Gewebemassen fehlen in den Stämmen resp. Rhizomen vieler Farnkräuter, die hypoderme Zone ist vielmehr nur durch dichteren Schluss, geringere Weite und wenig stärkere Wände ausgezeichnet von dem inneren Parenchym, in welches sie ganz allmählich übergeht, z. B. Polypodium vulgare, pustulatum, Davallia elegans, Acrostichum vexillare, Angiopteris; Marsiliaceen mit mehrschichtiger dichter hypodermer Parenchymzone, welche nach innen in die von einem Kreis weiter Luftgänge durchzogene innere übergeht. Viele, zumal stärkere Stämme haben dagegen eine — distincte — hypoderme sklerotische Zone, welche aus mehreren bis vielen Schichten lückenlos verbundener, bei den eigentlichen Farnen immer braunhäutiger Elemente besteht und in den meisten Fällen nicht direct an die Epidermis grenzt, sondern von dieser durch einige Lagen dünnwandigen Parenchyms getrennt ist. So z. B. bei den Cyatheaceen, Polypodium Lingua, Platycerium, Davallia pyxidata u. a. Der Sklerenchymring, welcher in der Rinde der dünnen Hymenophylleen-Stämmchen liegt, kann ebensogut hier wie bei der nachher anzuführenden Sklerenchymbegleitung der Gefässbündel genannt werden. Das Gleiche gilt von der dunkelbraunen Masse sklerotischer, Amylum führender



Fig. 188.

Fig. 188. Osmunda regalis. Querschnitt durch einen kräftigen Stamm, von oben, d. h. dem Scheitel des Stammes aus gesehen, etwa zweimal vergr. *i* unterstes Blattspurbündel, von ihm ein Wurzelbündel durch die Rinde abgehend.

1) Mettenius, Hymenophyllaceae, l. c. 439.

2) Vgl. die oben, § 73—87 angeführte Literatur über den Bau des Farnstammes.

Elemente, welche bei Osmunda regalis und Todea hymenophylloides den Haupttheil des Stammes bildet und überall scharf abgesetzt ist gegen die relativ kleinen, die Gefässbündel enthaltenden farblosen Parenchymzüge. Vgl. p. 360, 290 und Fig. 188. Direct an die Epidermis grenzende sklerotische Ringschichten finden sich seltener, z. B. im Rhizom von Pteris aquilina, Polybotrya Meyeriana. Der Sklerose, welche in der Wurzelrinde vieler Farne frühzeitig auftritt, wurde oben p. 429 gedacht.

In den Blattstielen und Rippen der Farne ist es allgemeine Regel, dass eine mehr oder minder starke sklerotische Hypodermschicht, oft unterbrochen von den p. 421 erwähnten, mit spaltöffnungführender Epidermis bedeckten Streifen und Inseln, direct unter der Epidermis liegt, welch letztere nicht selten an der Sklerose Theil nimmt. Tiefer gelegen, von der Epidermis durch mehrere dünnwandige Parenchymschichten getrennt, ist die Collenchymzone im Blattstiele der Marattiaceen (vgl. p. 128).

Von dem hypodermen Sklerenchym der Petioli und Rippen zweigen sich, nach Mettenius, in den meisten Fällen Stränge ab, welche die feineren Auszweigungen der Gefässbündel in der Blattlamina begleiten.

Von streng hypodermen Sklerenchymmassen der Blattlamina wurde die continuirliche Schicht von Acropteris australis schon p. 139 besprochen. In Form nervenartiger Streifen finden sich solche in manchen Marsilia- und Farnblättern.

In der Lamina der Luftblätter von Marsilia coromandeliana, trichopoda, muscoides, distorta[1]) laufen schmale farblose Sklerenchymstränge zwischen und in ähnlicher Richtung mit den Nerven; theils kleine, oder selbst vereinzelte Fasern, der Epidermis der Blattunterfläche aufliegend, theils stärkere, welche von einer Epidermisfläche zur andern, durch die ganze Dicke des Blattes reichen. Nervenähnlich verlaufende hypoderme Stränge beschreibt Mettenius für die Abschnitte der Blattlamina von Todea hymenophylloides, Polypodium solidum, Pteris pinnata, Davallia elata und elegans. Bei anderen Farnen wird der Rand des Blattes oder seiner Abschnitte ganz oder theilweise umsäumt von einem hypodermen (vielschichtigen) Sklerenchymstrang, welcher sich continuirlich in das Sklerenchym des Blattstiels fortsetzt. So bei Polypodium Lingua, sporadocarpum, Brownianum, Asplenium lucidum, Polybotrya cervina, Meyeriana, Aspidium falcatum, Adiantum denticulatum u. a.[2]) Auch die von Mettenius als Nervi spurii beschriebenen Stränge in den Blättern vieler Trichomanes-Arten mögen hier genannt sein, obgleich sie, weil in meist einschichtiger Lamina verlaufend, streng genommen nicht hierher gehören. Sie bestehen aus einer bis wenigen Reihen gestreckter Elemente, welche meist von Stegmata (p. 135) begleitet sind. —

Um die Gefässbündelstämme in Stamm, Wurzeln, Blattstielen und den stärkeren Blattrippen fehlt Sklerenchym oder sklerotisches Zellgewebe in manchen Fällen gänzlich, das Bündel resp. die Endodermis wird von zartwandigem Parenchym umgeben, welches von dem ihm ferner liegenden kaum oder nicht differirt und nirgends scharf geschieden ist. So wohl in den meisten Wurzeln; im Stamm und Blattstiel der Marattien, im Rhizom von Aspidium filix mas, Onoclea Struthiopteris, Polypodium vulgare, Davallia pyxidata etc., auch Pteris aquilina kann hier genannt werden. In manchen Wurzeln dagegen und in den meisten Stämmen und Blattstielen von Farnen findet Begleitung der

1) A. Braun, Monatsber. der Berlin. Acad. 1870, p. 693.
2) Mettenius, Hymenophyllaceae p. 438.

Bündel durch distincte sklerotische Scheiden oder Stränge statt. Bei den Wurzeln z. B. von vielen Polypodien, wie P. ireoides, vulgare etc., Blechnum occidentale, Scolopendrium vulgare[1]) in der Form, dass eine oder mehrere direct an die Endodermis grenzende Schichten stark und vorwiegend innenseitig verdickte braune Wände erhalten, und zwar entweder eine gleichmässig um das ganze axile Bündel gehende, oder über den Kanten der Gefässplatten unterbrochene oder hier wenigstens dünnere Scheide bilden.

In den Stämmen und Blattstielen hat die sklerotische Scheide bei einer ersten Reihe von Formen die gleiche Stellung zu der Endodermis wie in den Wurzeln. Und zwar betrifft die Sklerose erstlich sehr oft nur die inneren, der Endodermis angrenzenden und die seitlichen Wände der direct an diese stossenden Zellschicht, die Aussenwände letzterer sind, gleich dem umgebenden Parenchym, nicht sklerotisch; z. B. Stamm und Petiolus von Polypodium Lingua, pustulatum, Stamm von Davallia elegans. Selten findet das umgekehrte Verhalten in der Wandverdickung statt: Petiolus von Blechnum brasiliense; oder die sklerotische Wandverdickung ist ringsum vorhanden, wenn auch aussen am schwächsten: Polypodium Phyllitidis[2]). — In anderen Fällen wird die Endodermis von einer zwei- bis mehrschichtigen ununterbrochenen sklerotischen Scheide umringt (Rhizom von Polybotrya Meyeriana und Hymenophylleen) oder von einer unterbrochenen Scheide, d. h. von einem oder mehreren mehrschichtigen, ihr anliegenden Sklerenchymsträngen. So z. B. im Rhizom von Platycerium alcicorne, und in sehr vielen Blattstielen. In dem sehr häufigen Falle, dass die Bündel in diesen vorspringende Kanten und einspringende Buchten an ihrer Oberfläche haben, besteht eine bestimmte Stellung der Sklerenchymstränge zu letzteren; z. B. stehen sie an der concaven Seite der rinnenförmigen Bündel im Blattstiel von Balantium Culcita, Cyathea medullaris; in den Winkeln der X-Figur, welche das Bündel im Querschnitt zeigt, im Petiolus von Scolopendrium vulgare u. s. w. (vgl. Russow, l. c., und die pteridologischen Specialbeschreibungen.).

Bei einer zweiten Reihe von Formen liegt das die Bündel begleitende Sklerenchym der Endodermis nicht an, sondern wird von ihr durch eine meist vielschichtige Lage zarten Parenchyms getrennt. So im Stamme von Todea africana, vor allem in den Stämmen der Cyatheaceen. Bei den meisten dieser, z. B. Cyathea arborea, Imrayana (Fig. 189), Alsophila microphylla und vielen anderen geht um die bandförmigen Hauptbündel des Stammes zunächst eine vielschichtige zarte Parenchymlage; diese wird rings umgeben von einer ebenfalls vielschichtigen, bis über 1^{mm} starken derben Scheide, welche aus spitzspindelförmigen, eng verbundenen Faserzellen besteht. Von dieser Scheide zweigen sich ab Stränge von verschiedener Mächtigkeit, welche die mark- und rindenständigen Bündel (mit Ausnahme der dünnsten unbescheideten Zweige) und die ins Blatt austretenden begleiten; selten dieselben in der gleichen Weise wie die Hauptbündel rings umgebend; meist rinnenförmig offen und vor die innere, marksichtige Seite der Bündel gestellt, von diesen aber durch eine breite Parenchymschicht getrennt (vgl. § 85). Bei manchen Cyatheaceen, wie

1) van Tieghem, l. c. p. 66, Taf. 5.
2) Russow, l. c. p. 81.

Alsophila pruinata, blechnoides, Cibotium-Arten werden alle Bündel des Stammes nur von offenen Sklerenchymsträngen, resp. -Platten, welche vor ihrer Innenseite stehen, begleitet.

Hier schliessen sich an die beiden dicken braunen, öfters zu einer nur einseitig enggeöffneten Röhre verschmolzenen Sklerenchymplatten, welche im Rhizom von Pteris aquilina, mitten im Parenchym der Länge nach verlaufen zwischen der äusseren und der inneren Gefässbündelröhre (§ 87). Auch der axile, innerhalb des ringförmigen Gefässbündels verlaufende, manchmal allerdings direct an die Endodermis grenzende Sklerenchymfaserstrang im Rhizom von Pilularia- und Marsiliaarten gehört hierher. Bei den stärkeren Marsilia-Arten, wie M. Drummondii, salvatrix, wird auch die Aussenseite des axilen ringförmigen Bündels von einer derben braunen Sklerenchymfaserscheide umgeben, welche nach innen zu in dünnwandigere, stärkereiche Zellschichten übergeht. Bei M. quadrifolia ist statt dessen eine aus stärkereichen, mit brauner, aber dünner Wand versehenen Zellen bestehende, vielschichtige, der Endodermis angrenzende Ringzone vorhanden.

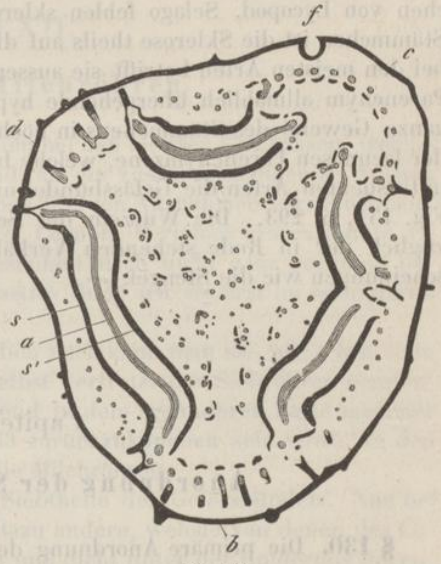


Fig. 189.

Isolirte braunhäutige Sklerenchymbündelchen oder selbst vereinzelte Fasern sind im Parenchym der Farne hie und da beobachtet. So die sehr harten Bündelchen im Mark vieler Cyatheaceen, wo sie allerdings oft mit den Begleitern der Gefässbündel als deren Auszweigungen zusammenhängen, aber auch für sich (z. B. Alsophila microphylla) verlaufen können. Sie fehlen übrigens bei manchen Arten gänzlich, z. B. bei Alsophila pruinata, blechnoides, Dicksonia-, Cibotium-Arten, nach Mettenius. Kleine nur wenige Fasern starke, oben und unten im Parenchym blind endigende Stränge, oder vereinzelte Fasern durchziehen der Länge nach das Parenchym im Rhizom von Pteris aquilina, Polypodium Lingua, Osmunda regalis u. a. In dem geflügelten Rande der Blattstielbasis von Osmunda und Todea sind solche braune Faserzüge und Fasern zu fiederigen Streifen angeordnet[1]).

Fig. 189. Cyathea Imrayana. Querschnitt durch den lebenden Stamm, natürl. Grösse. Von oben gesehen. Bei *b*, *c*, *d* Blattlücken. Alle ganz schwarzen Streifen und Punkte sind Sklerenchym-, alle blasseren Gefässbündelquerschnitte. In und an den Blattlücken, zumal *d* und *b*, Wurzelbündel in die Peripherie gehend. *f* Grübchen der Blattbasis. *a* Gefässbündel des Hauptrohres, *s* äussere, *s'* innere Platte seiner Sklerenchymscheide. Innen von *s'* das Mark mit seinen, aussen von *s* die Rinde mit ihren Bündelchen.

1) Vgl. Milde, Monogr. generis Osmundae. Vindob. 1868.

Für die Vertheilung sklerotischer Elemente im Stämmchen der Lycopodien und Selaginellen gilt im allgemeinen Aehnliches, auch ähnliche Variationen wie für die dünneren Farnstämmchen. In den stärkeren Lycopodien, wie L. clavatum, alpinum, Chamaecyparissus (Fig. 162, p. 363) umgibt ein mächtiger vielschichtiger Faserring den axilen Gefässstrang. Eine schmale Ringzone schwach sklerotischer Elemente liegt mitten in dem dünnwandigen Rindenparenchym des Laubstengels von Psilotum. In den Rhizomen dieser Pflanze, in den Stämmchen von Lycopod. Selago fehlen sklerotische Schichten. In den Selaginella-Stämmchen ist die Sklerose theils auf die Epidermis beschränkt (S. spinulosa), bei den meisten Arten betrifft sie ausserdem eine nach innen in dünnwandiges Parenchym allmählich übergehende hypoderme Zone; bei S. rupestris ist das ganze Gewebe des Stämmchens in höchstem Grade sklerotisch, mit Ausnahme der lacunösen Parenchymzone, welche bei dieser wie bei sämmtlichen anderen untersuchten Arten die Gefässbündel unmittelbar oder mittelbar umgibt. Vgl. Fig. 131, p. 293. Die Wurzeln der Selaginellen und Lycopodien zeigen bezüglich der in Rede stehenden Verhältnisse im Wesentlichen ähnliche Erscheinungen wie die Stengel. —

Capitel XI.

Anordnung der Secretbehälter.

§ 130. Die primäre Anordnung der Secretbehälter bietet wenig Interesse dar und musste in früheren Abschnitten mehrfach schon erwähnt werden. Das gegenwärtige, der Consequenz halber immerhin nothwendige Capitel hat sich daher kurz zu fassen und grösstentheils nur auf frühere Paragraphen zu verweisen.

Die Krystallschläuche stehen bei den § 31 angegebenen Pflanzen, welchen sie überhaupt eigen sind, in dem primären Parenchym theils »zerstreut« zwischen dessen Zellen, theils regelmässiger vertheilt oder an bestimmten Orten in bestimmter Gruppirung. Ihre Vertheilung im Marke dicotyledoner Holzgewächse s. p. 419; über ihre Anhäufung an der Wand der Luftgänge von Wasserpflanzen, Aroideen u. s. f. vgl. p. 230; die schleimführenden Rhaphidenreihen der Monocotyledonen s. p. 146. Bestimmter, als in § 31 schon geschehen, sei hier noch die keineswegs allgemein vorkommende Begleitung der Gefässbündel durch Reihen krystallführender Elemente hervorgehoben; z. B. Blattstiel von Cycas revoluta (p. 349); markständige Bündel von Melastomaceen wie Heterocentron, Centradenia spec. mit Längsreihen drusenführender Schläuche an der Aussenseite etc.

Die schleimführenden Schläuche liegen in dem primären Parenchym der p. 150 genannten Pflanzen, und zwar vorwiegend in Laub und Rinde, meist zerstreut, ohne allgemein bestimmte Ordnung; ihre regelmässigere Vertheilung in den Orchisknollen ist schon p. 151 erwähnt.

Dieselbe zerstreute Stellung im primären Parenchym des Laubes, Markes

und vorzugsweise der Rinde gilt für die kurzen Harz- und Gummiharzschläuche der p. 152 genannten Familien.

Die langen Schläuche dieser Kategorie, und die Gerbstoffschläuche sind schon p. 154 ff. besprochen. Vgl. ferner § 48, zumal p. 209, und Cap. XII.

Capitel XII.

Verlauf der Milchröhren.

§ 131. Die Milchröhren[1]) durchziehen bei den meisten Gewächsen, welche durch ihr Vorkommen ausgezeichnet sind, als ein zusammenhängendes System den ganzen Pflanzenkörper. Doch scheinen hiervon Ausnahmen vorzukommen: in den Wurzeln von Asclepias curassavica, Cornuti, Periploca graeca konnte ich sie nicht finden, will jedoch ihre Abwesenheit noch nicht ganz bestimmt behaupten; in den Wurzeln von Ficus elastica finde ich sie erst im secundären Baste.

Ihrer Stellung zu den übrigen Geweben nach kann man sie, wie schon oben angedeutet ist, Begleiter, stellenweise selbst Vertreter der Siebröhren nennen. Letzteres Verhältniss tritt zumal auffallend in dem secundären Baste mancher Pflanzen hervor, auf welche unten, § 163 zurückzukommen sein wird. In den primären Gewebecomplexen verlaufen die Milchröhren

a) in den Wurzeln innerhalb der Siebtheile des Gefässbündels. Nur bei den untersuchten Euphorbien kommen dazu andere, welche von denen des Cotyledonarknotens als Zweige entspringen und dicht unter der Epidermis liegen, von letzterer nur durch einige Zellschichten getrennt. (Vgl. p. 205.)

b) in den Stengeln, Blattstielen und Blattrippen stehen die Hauptzüge oder Hauptstämme der Röhren vorwiegend in der Umgebung der Siebtheile der Gefässbündel, dem Längsverlauf dieser folgend, im Querschnitte zwischen dem umgebenden Parenchym ohne strenge Regelmässigkeit zerstreut. Wird der Siebtheil von einem Sklerenchymstrang umscheidet, so stehen sie ausserhalb des letzteren. Zu diesen Röhren kommen in bestimmten Fällen, z. B. Cichoriaceen, Papaver, andere, kleinere, welche in dem Siebtheile selbst verlaufen. Bei den mit marksichtigen Siebtheilen oder markständigen gesonderten Siebröhrenbündeln versehenen milchenden Pflanzen werden auch diese von Milchröhren begleitet. (Vgl. p. 352.)

In den Laubausbreitungen folgen die Röhren theils auch den höheren Auszweigungsordnungen der Bündel, theils senden sie in der Mehrzahl der Fälle Zweige aus, welche die Gefässbündelbahnen verlassen, sich nach allen Richtungen zwischen die Zellen des Parenchyms einschieben und theils im Innern dieses, theils an der Innenfläche der Epidermis blind endigen. Für Siphocampylus manettiaeflorus gibt Trécul sogar an, dass die Zweigenden zwischen den Zellen der Epidermis hindurch bis in die Aussenfläche dieser gehen. Auch in der Rinde des Stengels verlaufen bei vielen milchenden Dicotyledonen Röhren-

1) Siehe Cap. VI und die dort angeführte Literatur.

zweige, theils im innern Parenchym, theils hypoderm. Bei den mit rudimentären oder sehr hinfälligen Blättern versehenen succulenten Euphorbien und Asclepiadeen gehen sie allenthalben von den Hauptstämmen ab und sind in schrägem und krummem Verlauf durch das massige Rindenparenchym nach allen Seiten bis zur Epidermis verbreitet. In nicht succulenten Stengeln mit entwickelten dauernden Laubblättern sind, nach Trécul's Angaben und den unten mitzutheilenden Erscheinungen bei Euphorbien, längsverlaufende, in den Knoten von den Hauptstämmen abgezweigte Röhren in der hypodermen Rindenschicht jedenfalls viel häufiger, als von den meisten bisherigen Beobachtern beschrieben wird.

Von den Hauptstämmen treten ferner in vielen Fällen auch Zweige, und zwar meist starke Röhren, in das Mark; bei markständigen Siebröhrenbündeln von den diese begleitenden Hauptstämmen abgezweigt (Hoya, Asclepias spec.). Bei Pflanzen ohne markständige Siebröhren, wie Ficus, Euphorbien, entspringen sie als Zweige von den Hauptstämmen vorzugsweise, jedoch, wie die succulenten Euphorbien zeigen, nicht ausschliesslich in den Knoten. Sie sind je nach dem Einzelfall durch die ganze Dicke des Markes dem Parenchym eingeschoben, z. B. Ficus, oder auf dessen Peripherie beschränkt, z. B. Euphorbien.

Nach den einzelnen Familien und selbst Species sind die in Vorstehendem angegebenen allgemeinen Regeln mannichfach variirt. Die wichtigsten Details sollen in Folgendem, mit Beziehung auf Cap. VI und die dort citirten Specialarbeiten, angegeben werden. Einige auf das secundäre Holz und den secundären Bast bezügliche, in das XIV. und XV. Capitel gehörige Daten mögen dabei hier anticipirt werden.

I. Gegliederte Milchröhren.

1. **Cichoriaceen.** In dem Stengel der untersuchten Arten mit gewöhnlichen collateralen Gefässbündeln innerhalb der Pleromgrenze umgeben die Röhren zunächst den Siebtheil jedes dieser Bündel. Ihre längsverlaufenden Hauptstämme bilden hier, an der Grenze gegen das Rindenparenchym, eine auf dem Querschnitt einfache und von Parenchymzellen vielfach unterbrochene Bogenreihe; ihre zahlreichen Queranastomosen verlaufen über die Aussenfläche des ohngefähr halbcylindrischen (der Sklerenchymstütze gewöhnlich entbehrenden) Siebtheils. Diese peripherischen Röhren sind die grössten. Wenige kleinere kommen im Innern des Bündels, zwischen den Siebröhren vor. Im Stengel von Chondrilla, Taraxacum, Apargia, Cichorium sind sonstige Milchröhren nicht vorhanden. Die Bündel im unteren Theile des Stengels von Sonchus tenerrimus, Picridium tingitanum und, in geringem Grade, Lactuca virosa haben auch auf der Innenseite des Gefässtheils Siebröhren und sind alsdann auch hier von Milchröhren begleitet, welche mit den aussen befindlichen durch rings um das Gefässbündel gehende Aeste in Verbindung stehen (Trécul). Wo endlich, wie bei den untersuchten Arten von Lactuca, Sonchus, Scorzonera, Tragopogon, Hieracium, markständige Siebröhrenbündelchen vorkommen, enthalten diese je einige Milchsaftröhren, welche den Siebröhren parallel laufen und zwischen diesen hindurch mit einander anastomosiren, ohne aber mit den Siebröhren in offener Verbindung zu stehen. Anastomosen finden nach Trécul zwischen den die verschiedenen Gefässbündel begleitenden Röhrennetzen längs der ganzen Internodien statt. Vorzugsweise zahlreich treten sie bei allen Pflanzen in Rede stehender Familie in den Knoten auf und zwar sowohl zwischen den peripherischen, die Gefässbündel begleitenden, wie zwischen diesen und den markständigen Röhren, letzteres zusammen mit den p. 241 besprochenen Anastomosen der den beiderlei Regionen angehörigen Siebröhrengruppen. In den Knoten setzen sich sodann die Milchröhrennetze des Stengels in die der Blattstiele und der Axillarzweige fort.

In den Blattstielen und Blattrippen begleiten die Röhrennetze die Gefässbündel in derselben Anordnung wie im Stengel, um endlich mit blind endigenden Aesten theils zusammen mit den letzten Gefässen im Blattparenchym aufzuhören, anderntheils solche Endäste unmittelbar unter die Epidermis zu senden.

Für den Verlauf der Röhren in Blüthenstiel und Receptaculum gilt wesentlich das Gleiche wie für den Stengel. Einige Zweige derselben begleiten die kleinen Gefässbündel, welche Fruchtknoten, Corolle und Staubgefässe durchziehen (Hanstein).

In den Wurzeln stehen die Röhren in den Siebgruppen des ursprünglichen Gefässbündels, also innerhalb der Pericambiumzone — so wenigstens bei Tragopogon und Scorzonera hispanica.

In die Gefässtheile treten sie nirgends, es sei denn in den letzten Verzweigungen der Bündel, wo sie den Tracheen dicht anliegen, und in den durch die Markstrahlen tretenden Knotenanastomosen zwischen den marksländigen und den peripherischen Bündeln, wo sie dicht an die Gefässe zu liegen kommen können.

2. Den Cichoraceen durchaus ähnlich gestaltet sind im allgemeinen die Milchröhrennetze der **Campanulaceen** und **Lobeliaceen.** In ihrer Vertheilung ist insofern eine Verschiedenheit bemerklich, als der Hauptort ihres Vorkommens die innere, gegen die Gefässtheile der Bündel gekehrte Siebregion ist. In der Peripherie der Siebtheile und dem Parenchym der Aussenrinde finden sie sich in vielen Fällen gar nicht oder sehr vereinzelt (Lobelia inflata, syphilitica, urens, Adenophora Lamarckii, Phyteuma Halleri, spicata, Campanula sibirica, medium, ranunculoides, grandis, lamiifolia), seltener reichlich (Tupa salicifolia, Isotoma, Centropogon, Piddingtonia spec.) und besonders Tupa Feuillei, Ghiesebrechtii, Musschia aurea, wo sie bis unter die Epidermis dringen. Für Siphocampylus manettiaeflorus gibt Trécul an, dass einzelne Zweigenden bis zur Oberfläche der Epidermis dringen und dort selbst als kleine Papillen vorspringen.

Zu den oben erwähnten Erscheinungen kommen bei den Campanulaceen mit Siebröhren auf der Innenseite des Holzringes oder in marksländigen Bündelchen, Milchsaftröhren, welche diese begleiten, wie bei den ähnlich gebauten Cichoriaceen. In den Gefässtheilen, dem secundären Holzring und im Parenchym des Markes fehlen sie bei allen untersuchten Campanulaceen und vielen Lobeliaceen. Bei anderen Pflanzen letzterer Familie dagegen, z. B. Centropogon surinamensis, Tupa salicifolia, Ghiesebrechtii, Feuillei, Siphocampylus manettiaeflorus, microstoma, Lobelia laxiflora, fand sie Trécul im Umkreis und mehr oder minder tief im Innern des Markes zerstreut und diese marksländigen mit den rindenständigen mittelst den Holzring durchsetzender Zweige in Communication.

3. Die Milchröhren der **Papayaceen,** untersucht bei Papaya vulgaris, Vasconcellea monoica, cauliflora, microcarpa, bilden in dem Stamme dieser Gewächse ein sowohl durch das parenchymreiche primäre und secundäre Holz als durch die Markstrahlen und die Bastregion verbreitetes reich verästeltes und anastomosirendes Röhrennetz. Seine Hauptstämme laufen ohngefähr senkrecht und sind in dem Umfang des Stammes annähernd concentrische unterbrochene Reihen gestellt, deren einzelne Stücke im Holze und Baste überall mannichfach mit Parenchym, Gefässen und Siebröhren abwechseln. Die benachbarten Röhren sind seitlich durch überaus zahlreiche weite Anastomosen mit einander verbunden. Ebensolche Anastomosen finden zwischen den verschiedenen Gruppen und Reihen, sowohl in radialer als in tangentialer Richtung in den mannichfaltigsten Einzelformen statt, die radialen Verbindungen öfters durch lange, annähernd horizontal laufende Queräste. Blind endende Aeste und Aestchen kommen daneben in wechselnder Häufigkeit vor. Von den Gefässen sind die Röhren meist durch wenigstens eine Parenchymschicht getrennt, einzelne jedoch mit ihnen in Berührung und, wie oben (Cap. VI) besprochen, eventuell in offener Verbindung. In das früh schwindende Mark der Internodien treten die Röhren nicht ein, wohl aber bilden sie ein reiches, allseits anastomosirendes Netz in der in jedem Knoten dauernd bleibenden Markscheibe. In dem primären Rindenparenchym fand nur Dippel einzelne Röhren, in der Regel in Gesellschaft krystallführender Parenchymzellen, nahe der Aussenseite des Bastfaserbündels, mit den innen befindlichen Röhren durch sehr verlängerte horizontale Queräste in Verbindung stehend.

In den Blattstielen und den Rippen der Lamina folgen sie den Gefässbündeln, Siebröhren und Gefässe vielfach begleitend und berührend. Im Blattparenchym enden sie mit zahlreichen anastomosirenden Aesten.

Die Wurzel hat nach Beginn der secundären Verdickung einen ähnlichen Bau und ähnliche Vertheilung der Milchröhren wie der Stengel.

4. Unter den milchenden **Papaveraceen** sind zwei Typen der Milchsaftröhren zu unterscheiden. Der eine wird durch die untersuchten Arten von Papaver, Roemeria, Argemone dargestellt und zeigt Röhren, welche aus gestreckten Gliedern entstehen, im fertigen Zustande aber von den ursprünglichen Querwänden nur selten Spuren erkennen lassen und welche durch mehr oder minder zahlreiche Anastomosen zum Netze verbunden sind. Sie stehen im Stengel und in den Blattstielen in unterbrochenen, tangentialen Bogenreihen in dem Siebtheil der Gefässbündel, in jedem einzelnen dieser quer anastomosirend, aber ohne Anastomosen zwischen denen der verschiedenen Bündel eines Internodiums; in der (secundär verdickten) Wurzel, in dem Rindenparenchym und vorzugsweise der Bastschicht, in dem Parenchym der Blätter, Pericarpien, u. s. w. endigen sie in ein reich verzweigtes Netz.

Der andere Typus wird dargestellt durch Chelidonium und ist ausgezeichnet dadurch, dass die Querwände der Glieder immer nur in ihrer Mitte mit einer oder mehreren grossen Perforationen versehen sind, ihr Rand dagegen erhalten bleibt, und dass netzförmige Verbindungen nicht vorkommen. Wegen der theilweisen Persistenz der Querwände erscheinen die Röhren auf den ersten Blick als Zellenreihen, deren Gliederung um so schärfer hervortritt, als sie an den Querwänden meist etwas eingeschnürt sind (vgl. Fig. 80, 81, p. 197). Wenn zuweilen zwei Röhren in directer seitlicher Berührung stehen, scheinen auch in der Seitenwand Perforationen vorzukommen. In der ältern Wurzel sind die Röhren vielfach verzweigt dadurch, dass eine Gliederreihe von einem Punkte aus sich in zwei (spitzwinkelig) divergirende fortsetzt; und die einzelnen Glieder sind kurz, durchschnittlich 2—4-mal so lang als breit, den angrenzenden Parenchymzellen und Siebröhrengliedern annähernd gleich lang. In den oberirdischen Theilen der Pflanze sind dagegen die Glieder sehr langgestreckt, so dass ihre Enden auf den Präparaten seltener zur Anschauung kommen. Die Röhren sind in der (ältern) Wurzel in der Bastschicht zu concentrischen unregelmässig unterbrochenen Reihen gruppenweise so vertheilt, dass jede Gruppe meist in der Nähe einer kleinen Siebröhrengruppe, umgeben von massigem stärkeführendem Parenchym steht. In Stengeln und Blattstielen stehen enge Milchröhren zerstreut in den Gefässbündeln innerhalb des Siebtheils und in dem Umkreis des Gefässtheils; weitere ausserhalb der Gefässbündel an der Aussenseite der die Siebtheile begrenzenden Faserbündel und vereinzelt in dem peripherischen (Rinden-)Parenchym. In der Blattlamina und den Blüthentheilen endigt das Röhrensystem in der für andere Fälle oben beschriebenen Netzform.

Bei anderen Papaveraceen, nämlich Macleya cordata, Glaucium-Arten (ich untersuchte Gl. luteum), Sanguinaria, wohl auch bei Eschscholtzia, welche übrigens mit Rücksicht auf die Angabe des Ungenannten in der botanischen Zeitung 1846 weiter zu untersuchen ist, und bei den Fumariaceen sind überhaupt keine Milchsaftgefässe bekannt. Der der Hauptsache nach klare, in Wasser wie in Alkohol klar sich vertheilende rothe Saft, welcher auf dem Durchschnitte des Rhizoms von Sanguinaria so auffallend erscheint, ist enthalten in grossen zartwandigen rundlichen bis kurz-cylindrischen Zellen oder Schläuchen, welche durch das ganze Parenchym reichlich vertheilt sind; theils vereinzelt zwischen (stärkehaltigen) Parenchymelementen, theils, besonders in der Rinde, zusammenhängende Längsreihen bildend (vgl. Hanstein, l. c. Taf. I). Im Stengel und Blattstiel, welche ich nicht untersucht habe, sind diese Schläuche langgestreckt cylindrisch oder prismatisch. Weder ihre Wand noch ihr Inhalt zeigt die für Milchsaftröhren charakteristischen Eigenschaften; sie wurden daher schon p. 154 genannt.

Dasselbe gilt für die mit klarem rothgelbem Safte erfüllten Schläuche, welche in der Wurzel von Glaucium luteum durch das Parenchym zerstreut und je nach der Form der angrenzenden Elemente mehr oder minder in die Länge gestreckt sind. Im Stengel und Laube der Glaucium-Arten (vgl. Trécul, l. c.) fehlen dieselben. — Im Rhizom und Stengel von Macleya cordata sind eben solche, zum Theil sehr langgestreckte Schläuche zahlreich im Umkreis des Gefässbündelrings und in den Markstrahlen zerstreut. Mit dem Alter der Theile verschwindet die rothgelbe Farbe des Saftes. Die an die Faserbündel des Bastes angrenzenden gestreckten Schläuche erhalten hierbei Sklerenchymfasern gleich verdickte Wände.

5. Ihrem Bau nach schliessen sich hier an die Milch- und Gerbstoffröhren vieler

Aroideen[1]. Ihre Hauptstämme stehen in der Peripherie des Siebtheils der Gefässbündel meist zu zwei oder mehreren, bei den collateralen Bündeln in der Regel symmetrisch zu beiden Seiten, bei den »zusammengesetzten« unregelmässiger vertheilt. In der ausgebildetsten Form — bei Caladium und Verwandten, Alocasia, Xanthosoma, Syngonium etc. — stellen dieselben zartwandige, den Siebröhren ohngefähr gleich weite, dem Längsverlauf der Bündel folgende Schläuche dar, welche zunächst an den Grenzflächen der umgebenden Parenchymzellen zahlreiche, zwischen diese eindringende spitze oder stumpfe blinde Aussackungen zeigen. Andere Aussackungen strecken sich zu längeren, zwischen die umgebenden Gewebeelemente dringenden röhrenförmigen Zweigen, welche theils ebenfalls blinde, oft etwas erweiterte Enden zeigen, theils mit gleichen Zweigen benachbarter Stämme zusammentreffen und in offene Communication treten. Das so gebildete Röhrennetz ist durch das Parenchym ausgebreitet nicht nur zwischen den Gefässbündeln, sondern nicht selten auch in der parenchymatischen Rinde bis unter die Epidermis.

Auch gegen die Tracheen verlaufen die Aeste des Röhrennetzes, um ihre Enden an dieselben anzulegen und, wie angegeben wird, mit ihnen öfters in offene Communication zu treten.

Der Inhalt dieser Röhren ist eine feinkörnige, nach Trécul bei Syngonium-, Xanthosoma-Arten milchige, in anderen Fällen nur wenig trübe Flüssigkeit und sehr reich an Gerbstoff, so dass nach Einwirkung von Eisensalzen oder Kalibichromat das Röhrennetz dunkel gefärbt hervortritt.

Andere Aroideen (Richardia africana, Arum vulgare, Dracunculus, Aglaonema simplex, Dieffenbachia Seguine, Philodendron-Arten) haben keine Milchsaftröhren, sondern in der Peripherie des Siebtheils, in derselben Anordnung wie die beschriebenen Stämme des Röhrennetzes, Längsreihen gestreckt cylindrischer oder prismatischer Schläuche, welche den gleichen (bei Dieffenbachia Seguine nach Trécul gerbstofffreien) trüben Inhalt wie die beschriebenen Röhren führen, aber durch Querwände getrennt und ohne seitliche Anastomosen sind, nur kurze blinde Aussackungen zwischen die Grenzflächen der benachbarten Parenchymzellen senden.

Eine dritte Kategorie — Heteropsis, Lasia, Scindapsus, Monstera, Anthurium, Acorus etc. — entbehrt vollständig sowohl der beschriebenen Röhren als Schläuche.

Dass jene Röhrennetze aus der Vereinigung ursprünglich getrennter ästiger Zellen entstehen, ergibt sowohl ihre Entwicklungsgeschichte als die Vergleichung mit den Schlauchröhren der zweiten Kategorie.

6. Bei den Arten der Gattung **Musa** werden die Gefässbündel im Stamme, dem Blattstiel, dem Mediannerv und der Lamina des Blattes (besonders auch in den Früchten) begleitet von weiten Milchröhren, welche zu je 2 bis 6 symmetrisch um das Bündel, und zwar sowohl um Sieb- als Gefässtheil geordnet, mit demselben jedoch meistens nicht in directer Berührung, sondern von ihm durch 1—2 Lagen Parenchymzellen getrennt sind. Die Röhren sind in Stengel und Blattstiel unverzweigt und bestehen je aus einer Reihe senkrecht übereinander stehender cylindrischer Schläuche, welche etwa 4mal so lang als breit und mittelst einer weiten runden Oeffnung in jeder Querwand zur continuirlichen Röhre vereinigt sind. Rings um jede Querwand ist die Röhre etwas eingeschnürt, wie bereits P. Moldenhawer schön dargestellt hat. Die Röhren enthalten grosse homogene, stark lichtbrechende (Harz?-)Kugeln suspendirt in einer Flüssigkeit, welche fast immer in höchstem Grade gerbstoffreich, nach Trécul nur bei M. zebrina manchmal frei von Gerbstoff ist. Nach Einwirkung von Alkohol oder Kalibichromat tritt ein sehr scharf umschriebener, einem geschrumpften Primordialschlauch gleichsehender Wandbeleg hervor, welcher ebenfalls Gerbstoffreaction zeigt (untersucht bei M. Cavendishii).

Ausser den Milchröhren findet sich Gerbstoff als vorwiegender Inhaltsbestandtheil in einzelnen zerstreuten kurzen Parenchymzellen und einzelnen Cambiformzellen in Stamm und Blattstiel.

Die übrigen untersuchten Musaceen haben, ungeachtet sie in ihrem sonstigen Bau mit Musa durchaus übereinstimmen, keine Milchsaftröhren. An Stelle dieser findet man bei

---

1) Karsten, Monatsber. d. Berliner Acad. 1857. Gesammelte Beiträge p. 253. — Trécul, van Tieghem, Hanstein l. c.

Urania speciosa und Strelitzia auf Querschnitten in der Nähe der stärkern Gefässbündel meist gerbstofferfüllte Räume, welche die Milchröhren zu sein scheinen; der Längsschnitt ergibt aber, dass es nur vereinzelte Parenchymzellen oder Schläuche sind, welche den bezeichneten Inhalt führen und mit einander nicht einmal ununterbrochene Längsreihen bilden. Vielmehr gehören die in verschiedener Höhe auf einander folgenden theils einer und derselben, theils wechselnd verschiedenen Parenchymreihen an. In dem übrigen Parenchym und den Siebtheilen der Gefässbündel finden sich zerstreute Gerbstoffschläuche, wie in den gleichnamigen Theilen von Musa. — Heliconia speciosa und H. Bihai zeigen nach Trécul nirgends gerbstofferfüllte Schläuche oder Zellen, mit Ausnahme einzelner in den Siebtheilen der Gefässbündel zerstreuter. Das Gleiche gilt für H. pulverulenta Lindl. Bei Ravenala madagascariensis endlich konnte Trécul nirgends Gerbstoff finden; nur die Wand einzelner Zellen der Blattscheide zeigte nach 20tägiger Einwirkung von Eisensulphat Andeutung von Blaufärbung. —

II. Ungegliederte Milchröhren.

7. **Euphorbiaceen.** Aus dieser Familie ist eine Anzahl Euphorbia-Arten genauer untersucht. Bei den strauchigen, mehr oder minder succulenten Formen heisser Länder, wie E. splendens, E. Caput Medusae, canariensis, rhipsaloides etc. zeigt der Stamm einen relativ dünnen Gefässbündel- resp. Holz- und Bastring, welcher ein massiges saftiges Mark einschliesst und von einer ebenfalls starken Rindenparenchymschicht umgeben wird. Dicht an der Aussenseite des Bündelrings laufen, im Rindenparenchym zerstreut, einzeln oder in kleinen Gruppen die stärkeren, dickwandigen Hauptstämme der Milchröhren. Ihr Verlauf ist im allgemeinen longitudinal, jedoch nicht geradlinig, sondern in radialer sowohl als tangentialer Richtung stark undulirt. Sie geben zahlreiche Zweige ab, welche sich durch mehrere Ordnungen weiter verästeln (vgl. Fig. 84, p. 200). Die der ersten Ordnung sind von Hauptstämmen nicht verschieden, auch ihre Richtung ist die gleiche. Die Zweige der höheren Ordnungen werden successive enger und zartwandiger, die der letzten haben stumpfe blinde Enden. Die Richtung der höheren Ordnungen ist mannichfaltig; theils laufen sie gleich den primären der Länge nach, theils drängen sie sich bogig und undulirt zwischen die Zellen des Rindenparenchyms, theils laufen einzelne Zweige in diesem gegen die Oberfläche, um die Innenseite der Epidermis zu erreichen und hier sogleich, oder nachdem sie eine Strecke weit unter der Epidermis verlaufen, blind zu endigen. Andere, wenig zahlreiche, treten durch die Markstrahlen in das Mark, um sich in der peripherischen Region desselben in zahlreiche starke, meist einzeln längsverlaufende Aeste zu theilen. Man findet daher auch an der Markseite des Holzes im Parenchym zerstreute Milchröhren. Netzanastomosen sind nicht vorhanden. Wo eine *H*-förmige Verbindung zweier Röhren gefunden wird, hat dieselbe nur in der Form und Richtung von blind endigenden Aesten ihren Grund. In die Blätter, wo diese vorhanden sind (E. splendens), treten die Milchröhren ein, zunächst den Gefässbündeln folgend, von diesen aus dann zahlreiche vielfach verästelte, nach den verschiedensten Richtungen laufende, zuletzt blind endende Zweige durch das Blattparenchym sendend.

Die Röhren hängen durch die ganze Pflanze ununterbrochen zusammen. Nirgends findet sich (mit Ausnahme der vereinzelten, p. 205 erwähnten Querwandbildungen) die Andeutung einer Gliederung. Es ist niemals gelungen, aus einem Stammstücke eine Röhre herauszupräpariren, von welcher auch nur einer ihrer Hauptäste oder -Stämme beiderseits blind geschlossen gewesen wäre. Trécul präparirte aus dem Stamme von E. globosa ein Röhrenstück frei, dessen gesammte Verzweigungen miteinander 93,5^{mm} lang waren, und 120 Verästelungsstellen hatten; dennoch waren 7 Hauptäste und viele kleinere abgerissen. Ich habe aus dem Stamme von E. splendens viele Hauptäste auf 50—70^{mm} Länge frei präparirt, ohne an ihnen selbst (d. h. abgesehen von kürzern Seitenzweigen) ein blindes Ende zu finden. In dem Vegetationspunkt von Stamm, Aesten und Wurzeln und in jungen Blattanlagen reichen die Milchröhren, noch vor Ausbildung der ersten Gefässbündelelemente bis dicht an die äusserste Spitze und sind immer deutlich als Zweige zu erkennen, welche sich von den Röhren in älteren Theilen aus zwischen das neubildende Meristem eindrängen. Schon in der Keimpflanze (an Embryonen der E. resinifera Berg untersucht) ist das be-

schriebene Verhalten der Milchröhren vorhanden, nur dass ihre Verzweigungen noch weniger reich als an der älteren Pflanze sind. Aus diesen Thatsachen ergibt sich, dass die sämmtlichen Röhren in Rede stehender Pflanzen Zweige weniger primärer sind, welche, im Embryo angelegt, mit dem Stocke fort und fort weiter wachsen und ihre Zweige in die neugebildeten Meristeme und Gewebe eindrängen. Vgl. Cap. VI.

Der Embryo und die Keimpflanze der einheimischen, krautigen Euphorbien (Tithymalus Klotzsch und Garcke) zeigt die gleichen Anfänge der Röhren wie bei den bisher besprochenen Arten und die erwachsene Pflanze den gleichen Zusammenhang aller als Zweige weniger primärer Stämme, welche im Cotyledonarknoten zuerst auftreten (vgl. p. 205). Der Verlauf sämmtlicher Zweige ist besonders im Stamme, dem gesammten Wuchse und Bau entsprechend, von dem bei den succulenten Strauchformen verschieden. In den Internodien von E. Lathyris (vgl. Fig. 190) stehen die stärkeren Hauptäste der Röhren in dem Parenchym der Rinde, aussen von den die Siebtheile der Gefässbündel stützenden Fasersträngen, zwischen den Parenchymzellen vereinzelt und in geringer Anzahl. Sie laufen hier durch das Internodium der Länge nach ziemlich gerade und wenig oder nicht verzweigt. Reichliche Verzweigungen von vielfach gekrümmtem und verschlungenem Verlaufe treten dagegen in den Knoten auf (Fig. 190), von hier aus weitere Aeste entsendend, welche theils in der beschriebenen Anordnung in die Rinde nächsthöherer Internodien steigen, theils den Gefässbündeln zunächst folgend in Blätter und Axillarknospen treten, theils endlich an diesen Orten auch zwischen den Gefässbündeln durch in das Mark des Stengels treten, um in dessen saftig bleibender Peripherie, einzeln zwischen Parenchymzellen zerstreut, abwärts zu steigen. Der frühzeitig vertrocknende innere Theil des Markes erhält keine Milchröhren. Von den Knoten gehen endlich aus zahlreiche dünne Aeste, welche nahe der Epidermis längs der Internodien laufen, und mit einander ein hypodermes Röhrensystem bilden. Sie steigen vom Knoten senkrecht in das darüber befindliche Internodium und laufen meist zwischen der ersten und zweiten hypodermen Parenchymschicht, selten direct unter der Epidermis gerade aufwärts, hie und da spitzwinkelig verzweigt. An der nächsten Blattinsertionsstelle, welche sie auf diesem Wege erreichen, biegen viele dieser Aeste, die gleiche Stellung zur Oberfläche behaltend, in den Blattstiel aus, laufen in diesem zur Lamina und verbreiten sich hier nahe der Unterflächen-Epidermis. Die überwiegende Mehrzahl der hier verlaufenden und endenden Zweige gehört jedenfalls dem in Rede stehenden hypodermen System an. Mit den bündelständigen Hauptstämmen steht dieses in keinem andern Zusammenhang, als dem von seinen Ursprungsstellen in den Knoten angegebenen; es ist von jenen in den Internodien durch vielschichtiges lacunöses Rindenparenchym getrennt. Sein Vorhandensein ist schon bei oberflächlichster Untersuchung daran zu erkennen, dass fast aus jedem leichten, bei weitem nicht das Rindenparenchym durchbohrenden Einstich in ein Internodium Milchtropfen austreten. — Wesentlich die gleiche Anordnung der Milchröhren kommt jedenfalls der grossen Mehrzahl der Tithymalus-Euphorbien zu; z. B. E. Cyparissias, silva-

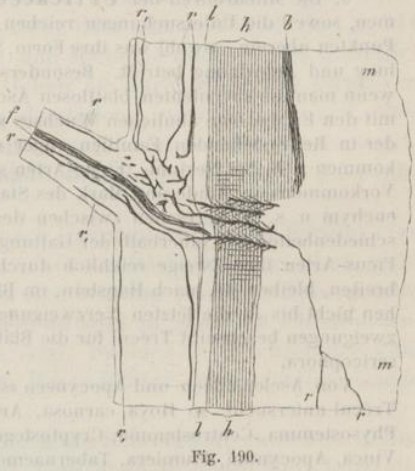


Fig. 190.

Fig. 190. Euphorbia Lathyris. Radialer Längsschnitt durch die Hälfte des Knotens und angrenzende Internodienstücke eines erwachsenen Stengels nebst Blattbasis, schwach vergr. *m* Mark. *b* Stück eines Blattspurstrangs. *h* secundäres Holz, *l* Bastschicht des Stengels. Die mit *r* bezeichneten dunklen Striche sind die Milchröhren; die kurzen schwarzen Striche und Punkte im Knoten Abschnitte des dortigen Milchröhren-Geflechts. Von diesem sieht man aufwärts zwei baststäudige Milchröhren und zwei hypoderme, markwärts vier Röhren abgehen. *r*, hypoderme Milchröhren.

tica, Characias, Peplus, Lagascae, auch der durch besonders grosse und zahlreiche Röhren ausgezeichneten E. Myrsinites; allerdings nach den einzelnen Arten mit mancherlei Differenzen, welche sich vorzugsweise auf die grössere oder geringere Häufigkeit der hypodermen Röhren, das Vorhandensein oder Fehlen der markständigen u. s. w. beziehen und hier übergangen werden können.

Ueber die Milchröhren anderer Euphorbiaceen liegen keine genauern Untersuchungen vor. Hanstein sagt: »Wo die Entwicklung des Milchsaftes selber unmerklich ist, wie etwa bei Ricinus, Mercurialis und anderen Gattungen, da finden wir auch die Gefässe desselben weniger stark verbreitet und in die Augen fallend. Sie besitzen nur sparsame Verästelungen und Anastomosen, dagegen stärker verdickte Wände.« Vogl erwähnt die Milchröhren in der äusseren und inneren Rinde von Hippomane Mancinella und hebt die grosse Aehnlichkeit derer von Hura crepitans mit denen der succulenten Euphorbien hervor.

8. Die Milchröhren der **Urticaceen, Apocyneen** und **Asclepiadeen** stimmen, soweit die Untersuchungen reichen, mit denen der Euphorbien in allen wesentlichen Punkten überein, sowohl was ihre Form, Structur und Verzweigung, als was ihre Entwicklung und Anordnung betrifft. Besonders auffallend tritt diese Uebereinstimmung hervor, wenn man die succulenten blattlosen Asclepiadeen aus den Gattungen Ceropegia, Stapelia mit den Euphorbien ähnlichen Wuchses vergleicht. Durchschnittlich sind die Milchröhren der in Rede stehenden Familien enger und zartwandiger als die der Euphorbien; doch kommen z. B. bei Nerium-, Ficus-Arten sehr starke vor. Bezüglich der Reichlichkeit ihres Vorkommens in Rinde und Mark des Stammes, der Ausbreitung ihrer Zweige im Blattparenchym u. s. w. herrschen zwischen den einzelnen Species jeder Familie dieselben Verschiedenheiten wie innerhalb der Gattung Euphorbia. Während sie z. B. bei dickblättrigen Ficus-Arten. ihre Zweige reichlich durch das Blattparenchym bis an die Epidermis ausbreiten, bleiben sie, nach Hanstein, im Blatte von Humulus an den Gefässbündeln und gehen nicht bis in die letzten Verzweigungen dieser. Besonders reiche subepidermale Verzweigungen beschreibt Trécul für die Blätter der Asclepiadeen, Echites peltata und Araujà sericophora.

Von Asclepiadeen und Apocyneen ist eine grössere Anzahl von Formen, zumal durch Trécul untersucht: so Hoya carnosa, Arten von Asclepias (A. Cornuti, curassavica etc.), Physostemma, Centrostemma, Cryptostegia, Stapelia, Ceropegia, Echites, Araujа; Nerium, Vinca, Apocynum, Plumiera, Tabernaemontana u. a. m.

Bei den Urticaceen beschränkt sich die genauere Untersuchung vorwiegend auf Ficus-Arten (F. Carica, elastica, repens). Eingehende vergleichende Untersuchungen über Verlauf und Entwicklung der Röhren sind jedoch nicht nur für die letztgenannten, sondern auch für die Asclepiadeen und Apocyneen noch zu wünschen. Vgl. p. 207.

Capitel XIII.

Primäre Anordnung der Intercellularräume.

§ 132. Die luftführenden und zuweilen wasserführenden Intercellularräume sind in dem 51. und den von den Spaltöffnungen, dem Parenchym, dem Bau des Gefässbündels handelnden Paragraphen beschrieben und ihre Anordnung damit zugleich angegeben worden. Hier sei daher nur die schon p. 220 erwähnte Thatsache nochmals hervorgehoben, dass sämmtliche in Rede stehenden Lufträume ein durch die ganze Pflanze hindurch zusammenhängendes System communicirender Röhren bilden, welches, wo Spaltöffnungen vorhanden, zunächst in die unter diesen liegenden »Athemhöhlen« und durch die Spalten selbst nach aussen mündet, bei den vorwiegend in Betracht kommen-

den Land- und Schwimmpflanzen also auch mit der umgebenden atmosphärischen Luft in directer Communication steht.[1])

§ 133. Von den intercellularen Sekretbehältern wurden die kurzen Lücken auch bezüglich ihrer Vertheilung schon p. 216 behandelt.

Hier erübrigt also noch, die Anordnung, den Verlauf der secretführenden Gänge und Canäle zu betrachten und zugleich auf manche Erscheinungen ihres Baues, welche oben (vgl. p. 216) übergangen wurden, Rücksicht zu nehmen; selbstverständlich mit steter Beziehung auf § 50. —

Die secretführenden Gänge durchziehen als anfangs prismatische, mit ihrer Erweiterung meist runden oder elliptischen Querschnitt erhaltende Röhren die Glieder der Pflanze der Länge nach: selten mehr oder minder gestreckte, aber an beiden Enden blind geschlossene Säcke darstellend, wie bei den p. 214 angeführten Ausnahmefällen von Tagetes und Mammea und bei vielen Coniferen. Bei weitem in den meisten Fällen stehen sie durch die ganze Pflanze in offener Communication, ein Röhrensystem darstellend, welches — zumal, aber nicht überall ausschliesslich in den Knoten — verzweigt ist und anastomosirt, und seine letzten, blinden oder ebenfalls anastomosirenden Zweige in die Laubausbreitungen senden kann.

Ihre Stellung in den Gliedern ist je nach Gruppen und selbst Species eine sehr verschiedene, innerhalb jedes dieser Verwandtschaftskreise aber nicht minder regelmässig und beständig. Neben den constant bei einer Species oder Gruppe verschiedenen Werthes vorkommenden sind in manchen Fällen accessorische vorhanden, die nach Individuen resp. Species in wechselnder Zahl vorkommen oder auch fehlen können, z. B. Pinus-Blätter, marksständige Gänge der Terebinthaceen, Coniferen etc.

Jede andere Gewebeart und jede Region kann Secretgänge enthalten, selbst der primäre Gefässtheil der Bündel. Doch sind auch in dieser Beziehung die Erscheinungen nach Arten und Gruppen constant, nach den Einzelfällen alle denkbaren Combinationen vorhanden, wie aus nachstehender Uebersicht der wesentlichsten bekannten Fälle und aus den dabei citirten Arbeiten, welche für weitere Details zu vergleichen sind, ersichtlich werden wird. Im Interesse der Anschaulichkeit, und um Wiederholungen zu vermeiden, wird auch in Nachstehendem öfters der ins Cap. XIV und XV gehörenden secundären Veränderungen Erwähnung geschehen.

Die Schleimcanäle der **Marattiaceen**[2]) durchziehen in grosser Zahl das Parenchym von Mark und Rinde des Stammes, vielfach verästelt und anastomosirend. Sie setzen sich von der Rinde aus fort in die Wurzeln, in welchen sie genau der Länge nach gegen die Spitze verlaufen, um hier in dem Meristem zu endigen; und in die Blattorgane, im Petiolus und der Rhachis ebenfalls geradlinig laufend, mit wenigen Aesten und Anastomosen. Ihre Endigungen in den Blattorganen sind nicht genauer untersucht; auch fehlen genaue Angaben über den Verlauf in den Abschnitten der Lamina.

Das Blatt von **Lycopodium** inundatum (auch L. alopecuroides)[3]) ist an seiner Rückenseite von einem Schleimcanal durchzogen, welcher von der Spitze bis zum Grunde läuft und hier ein kurzes Stück weit in die Stengelrinde eintritt, um in dieser blind zu en-

1) Vgl. Sachs, Experimentalphysiologie p. 254.
2) Harting et de Vriese, Monogr. des Maratt. — Frank, l. c.
3) Hegelmaier, Bot. Ztg. 1872, p. 844.

digen. Der fertige Canal wird wie bei Marattia begrenzt von dicht verbundenen Zellen des angrenzenden Parenchyms, diesem aber sitzen unregelmässig keulenförmige Zellen an, welche in das Lumen des Kanals wie Härchen hineinragen. In dem jungen Blatte bilden diese Zellchen an Stelle des späteren Canals einen 4—5 reihigen dichten Strang und sind von der Form eckiger Meristemzellen; mit Entfaltung des Blatts weichen sie unter entsprechender Dehnung der umgebenden Gewebe auseinander und strecken sich zu der Keulenform, während der Schleim zwischen ihnen auftritt. Sie sind demnach das in noch höherem Grade wie bei Marattia dissociirte Epithel des Ganges. — Einen ähnlichen, kleinen Gang enthalten bei L. annotinum die Randverbreiterungen an den dorsalen Flügelleisten der Aehrenblätter.

Im Stamme der **Cycadeen** finden sich die Schleimgänge ebenfalls durch das Parenchym verbreitet, vorzugsweise reichlich und mit Verästelungen und Anastomosen in der Rinde. In die Wurzeln treten sie nicht ein. Aeste von denen des Stammes gehen dagegen stets in die Blätter, um in diesen zu endigen. Sie durchziehen Petiolus und Rhachis der Fiederblätter der Länge nach, je nach Species und Individuum in verschiedener Zahl — bei einem kleinen Blatte einer Keimpflanze von Zamia longifolia fand ich z. B. im Petiolus nur 2, in den grossen Blättern kräftiger Stöcke sind sie zahlreich; ihre Vertheilung im Parenchym überall wenig regelmässig. In die Blattfiedern treten sie nur ein bei den Formen von Dioon, Encephalartos, Stangeria[1]), bei ersterer Gattung jeweils über den Gefässbündeln verlaufend, bei Encephalartos zwischen denselben, und zwar mit den parallelen Gefässbündeln in derselben Fläche und in gleichen Abständen regelmässig alternirend; in der Pinna von Stangeria über und unter den Gefässbündeln der Rippe liegend, ohne seitwärts in die Lamina auszutreten. In dem untersuchten Exemplar liefen in der Rippe ein mittleres und jederseits neben diesem ein seitliches Gefässbündel. Ein Schleimgang steht zwischen dem mittleren Bündel und der oberen Epidermis, je einer zwischen der unteren und der das mittlere von den seitlichen Bündeln trennenden Lücke.

Unter den **Coniferen** haben alle untersuchten Arten, mit alleiniger strenger Ausnahme von Taxus, Harzgänge oder Harzbehälter, je nach Species in verschiedener Vertheilung und Häufigkeit.

Geht man aus von den Blättern[2]), so liegt in den mit einem medianen Gefässbündel resp. Gefässbündelpaare versehenen bei den untersuchten Arten der Cupressineen, Sequoieen, Taxineen, der Gattungen Saxegothea, Dacrydium, Podocarpus (mit Ausschluss der Section Nageia) und Tsuga mit Ausschluss der Ts. Douglasii Carr. ein constanter Harzgang zwischen dem Bündel und der Epidermis der Blattunterfläche, entweder dicht bei dieser, oft als Kiel oder Wulst nach aussen vorspringend wie bei Juniperus-, Thuja-, Biota-Arten, oder in der Tiefe, nahe dem Bündel, z. B. Cunninghamia (Fig. 191). Dazu kommen bei manchen Arten (z. B. Cryptomeria) accessorische, in ihrer Stellung den constanten der Abietineen entsprechende. Diese liegen (mit der erwähnten Ausnahme von Tsuga) je einer in jedem Seitenrande des Blattes nahe der Oberfläche, sie sind allein vorhanden, z. B. immer bei Larix, Cedrus, oder mit ebenfalls hypoderm verlaufenden accessorischen, deren Zahl und Stellung wechselt nach Species sowohl wie Individuum; in den Nadeln von Pinus silvestris z. B. in dem Grade, dass ihrer 1 bis 22 beobachtet sind.

In den Blättern von Sciadopitys liegen 4—10 Gänge unter der Epidermis, je nach den einfachen oder Doppelblättern in verschiedener Symmetrie über Rand, Ober- und Unterseite vertheilt.

In den Blättern von Araucaria, Dammara, Ginkgo mit mehreren Gefässbündeln verlaufen wenigstens ebenso viele Gänge als Bündel, mit diesen in ohngefähr derselben Ebene alternirend.

Die Gänge durchziehen in den meisten Fällen die gestreckten Blätter continuirlich von der Basis an, um oben in theils individuell, theils nach Arten verschiedener Entfernung von der Spitze blind zu endigen; der mediane Gang der Podocarpus-Arten z. B. hört weit unter der Mitte des Blattes auf. In der Blattlamina von Ginkgo liegen statt der ununterbrochenen Kanäle zwischen den Gefässbündeln kurze, 1mm und darüber lange, beiderseits blind geschlossene cylindrische Säckchen in einer unterbrochenen Reihe. In den schuppenförmigen

1) Kraus, Cycadeenfiedern l. c. 328.
2) Thomas, Coniferenblätter, l. c.

Blättern vieler Cupressineen, wie Thuja u. s. w., sind die Gänge selbstverständlich kurz, relativ breit, besser Lücken oder Höhlen zu nennen.

Die Gänge und Lücken der Blätter setzen sich von der Insertion dieser in die primäre Stammrinde fort und verlaufen in derselben senkrecht abwärts. Auf dem Querschnitt bilden sie einen in dem Rindenparenchym liegenden Ring und sind in diesem im allgemeinen der Anordnung der Blätter entsprechend gruppirt. Bei einer jedenfalls grossen Reihe von Formen endigen sie über der Insertion tiefer stehender Blätter blind, ohne mit andern Gängen in offene Communication zu treten. So bei den untersuchten Cupressineen mit wirtelständigen Blättern, wie Thuja, Biota, Juniperus. Bei J. communis z. B. tritt von jedem Blatte ein starker Gang in den Stamm und läuft hier, eine der drei Kanten einnehmend, abwärts bis dicht über die Insertionsebene des nächstuntern Wirtels, um hier aufzuhören.

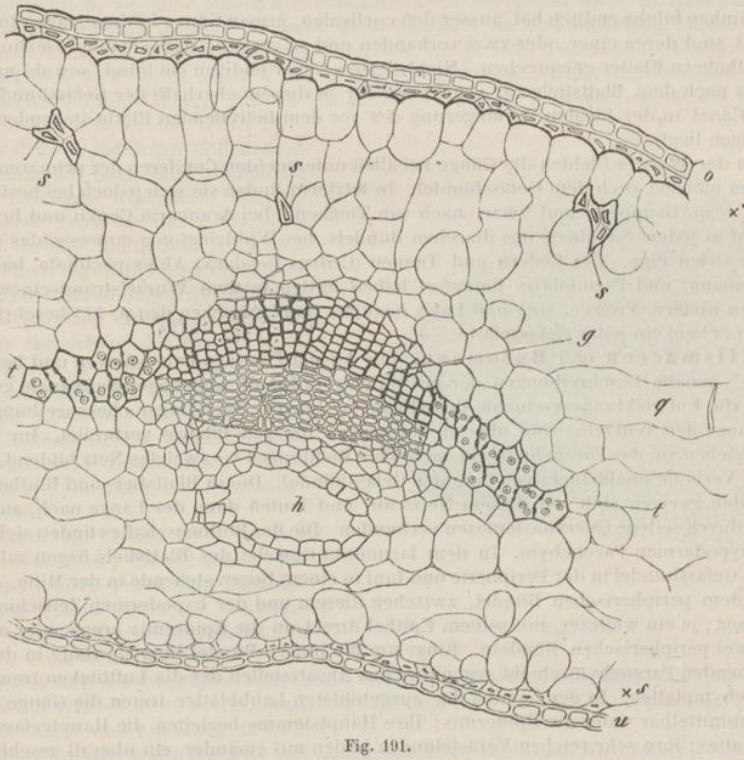


Fig. 191.

Andererseits münden bei Pinus silvestris, Abies excelsa und nach Mohl's Angaben [1]) wohl bei den Abietineen überhaupt, die vom Blatte kommenden Gänge, nachdem sie durch zahlreiche Internodien abwärts gestiegen sind, in andere, tieferstehenden Blättern zugehörige ein; der Einmündungsstelle entspricht eine Erweiterung des aufnehmenden Ganges. Die

Fig. 191. Cunninghamia sinensis, Querschnitt durch das Blatt (220). *u* untere, *o* obere Fläche; *h* Harzgang, $_+s$ hypoderme, *s* im Parenchym zerstreute Sklerenchymfasern. *g* Gefässtheil des medianen Bündels, *t* dessen Tracheidensaum. Unten, gegen den Harzgang zu, der zartwandige Siebtheil; der weisse Streif an seiner Grenze gegen das den Harzgang umgebende Parenchym ist das zusammengedrückte Primordialgewebe des Siebtheils. *q* quergestreckte Parenchymzelle der Blattmitte.

1) Bot. Ztg. 1859, p. 333.

Gänge der primären Rinde sind daher zu einem System communicirender Canäle verbunden. Der Aufbau dieses sowohl wie seine Verbreitung unter den einzelnen Formen bleibt noch genauer zu untersuchen.

Bei weitem die meisten Coniferen besitzen ausser den soeben besprochenen corticalen Gängen in den primären Gewebecomplexen des Stammes keine anderen. So alle untersuchten Taxineen ausser Ginkgo; die meisten Cupressineen, Podocarpus, Cedrus, Abies, Tsuga, Pseudolarix. — Araucaria Cookii und brasiliensis und Widdringtonia cupressoides haben ausserdem, nach van Tieghem, in dem Siebtheil der primären Gefässbündel einen Gang, welcher jedoch vor dem Austritt des Bündels in das Blatt aufhört. —

Bei den Arten von Pinus s. str., Larix, Picea, Pseudotsuga liegt nicht im Siebtheil, sondern in dem Gefässtheil der primären Bündel ein ebenfalls nicht in das Blatt fortgesetzter Gang. —

Ginkgo biloba endlich hat, ausser den corticalen, grosse Gänge in dem Mark. Im Querschnitt sind deren einer oder zwei vorhanden und so gestellt, dass sie den Insertionen der nächsthöhern Blätter entsprechen. Nichtsdestoweniger endigen sie blind, sowohl nach unten als nach dem Blattstiele zu, wenn auch der in diesem oberhalb der Gefässbündel gelegene Canal in der idealen Verlängerung des vor dem betreffenden Blatte stehenden markständigen liegt.

In der Wurzel fehlen die Gänge bei allen untersuchten Coniferen der primären Rinde, bei den meisten auch dem Gefässbündel. In letzterm finden sie sich jedoch bei bestimmten Arten, resp. Gruppen; und zwar, nach van Tieghem, bei Araucaria Cookii und brasiliensis fünf in jedem Siebtheile des diarchen Bündels, bei Widdringtonia cupressoides an denselben Orten eins. Die Cedern und Tannen (Cedrus Deodara, Abies pectinata, balsamea, Brunoniana) und Pseudolarix Kämpferi haben mitten in dem Wurzelstrang einen Canal. Bei den Kiefern (Pinus s. str.) und Larix liegt ein Gang zwischen den p. 371 beschriebenen beiden Schenkeln jeder Gefässplatte.

Alismaceen und **Butomeen.** Für Alisma Plantago haben Meyen und besonders Unger[1]) genaue Beschreibungen der mit milchigem Inhalt versehenen Saftkanäle gegeben, Frank die Entwicklungsgeschichte derselben klar gelegt. Nach Unger's Beschreibung fehlen die Gänge den Wurzeln, sind aber in der ganzen übrigen Pflanze verbreitet. Im Rhizom durchziehen sie das Parenchym, ein nach allen Richtungen verzweigtes Netz bildend, und in ihrem Verlaufe unabhängig von dem der Gefässbündel. Die in Blattstiel- und Blüthenschaft tretenden zweigen sich von diesem Netze ab, und laufen dann der Länge nach, auf ihrem Wege durch seltene Queranastomosen verbunden. Die des Blüthenschaftes finden sich nur in dem hypodermen Parenchym. In dem lacunösen Gewebe des Blattstiels liegen zahlreiche kleine Gefässbündel in der Peripherie und fünf in einem Bogen stehende in der Mitte. Aussen von jedem peripherischen Bündel, zwischen diesem und der hypodermen Zellschicht liegt ein Gang; je ein weiterer, mit seinem Epithel direct an die Epidermis grenzender alternirt mit zwei peripherischen Bündeln. Rings um die innern Bündel liegt ein Gang in der diese umgebenden Parenchymschicht gegenüber den Ansatzstellen der die Luftlücken trennenden Parenchymplatten. In der Lamina der ausgebildeten Laubblätter treten die Gänge beiderseits unmittelbar unter die Epidermis; ihre Hauptstämme begleiten die Hauptgefässbündel des Blattes; ihre sehr reichen Verästelungen bilden mit einander ein überall geschlossenes Netz, dessen Maschen sich mit denen des Gefässbündelnetzes nicht decken. Die linearen Primordialblätter der jungen Pflanze haben nur drei, die drei Gefässbündel begleitende und nur an der Spitze des Blattes zusammen mündende Saftgänge. Die in Bracteen und Sepala eintretenden sind nur am Grunde dieser durch Anastomosen miteinander verbunden und laufen dann parallel gegen die Spitze, um vor dieser blind zu endigen.

Bei Sagittaria sagittifolia stehen in den Stolonen die Gänge in der Rinde in zwei Kreisen, einem peripherischen und einem innern, dem Gefässbündelcylinder genäherten; in dem ähnlich wie bei Alisma gebauten Blattstiele finden sich Gänge zwischen der Epidermis und denjenigen Gefässbündeln, welche nicht direct an diese anstossen; sodann zwischen den Bündeln stehende, und einzelne weiter innen an den Vereinigungsstellen der die Luftlücken trennenden Parenchymplatten (van Tieghem).

---

1) Meyen, Phytotomie, Taf. XIV. — Unger, Das System der Milchsaftgänge in Alisma Plantago. Denkschr. d. Wiener Acad. Bd. XIII. 1857. — van Tieghem, l. c.

Aehnliche, bei Schleiden[1]) und van Tieghem im Detail nachzusehende Verhältnisse wie bei den beschriebenen Alismaceen finden sich bei Hydrocleis Humboldtii. Auch hier fehlen die Gänge in den Wurzeln.

Unter den **Aroideen** kommen nach den Beobachtungen von Trécul[2]) und van Tieghem[3]) den Genera Philodendron, Homalonema, Schismatoglottis Harz- und ätherisches Oel führende Gänge zu, manchen Aglaonema-Arten Gummigänge. Den übrigen Genera der in Rede stehenden Familie, soweit sie darauf untersucht sind, fehlen die Gänge; und zwar einerseits allen denjenigen, welche ächte Milchröhren besitzen, andererseits auch solchen, deren Gefässbündel weder von Milchröhren noch von gerbstofführenden Schlauchreihen begleitet sind. Vgl. p. 451. Die Harzgänge der zahlreichen untersuchten Arten von Philodendron durchziehen in Form enger Canäle der Länge nach alle Glieder der Pflanze; wahrscheinlich, worüber jedoch nichts ausdrücklich angegeben wird, so, dass alle in den Knoten und übrigen Ansatzorten auch unter einander im Zusammenhang stehen. In den Seitenwurzeln, dem Stengel und Blattstiel sind sie in dem Parenchym zerstreut, in der Wurzelrinde 3, 4—5 bis selbst 8 (Ph. Melinoni) mehr oder minder regelmässige concentrische Reihen bildend (Fig. 192); in Stengeln und Blattstiel entweder nur in der peripherischen Parenchymzone, selbst zwischen dem hypodermen Collenchym vorkommend, oder auch (Philodendron hastatum, tripartitum, micans) im Innern zwischen den Gefässbündeln. In der Blattlamina verlaufen sie in dem Parenchym zwischen den tertiären Gefässbündelzweigen und diesen parallel; entweder ohngefähr in der Mittelebene des Blattes (z. B. Ph. micans, lacerum, crinipes, Imbe etc.); oder nahe der Blattunterfläche, von der Epidermis dieser nur durch 1—2 Zellenschichten getrennt (z. B. Ph. eximium, Rudgeanum, Sellowianum, pinnatifidum, cannaefolium etc.)

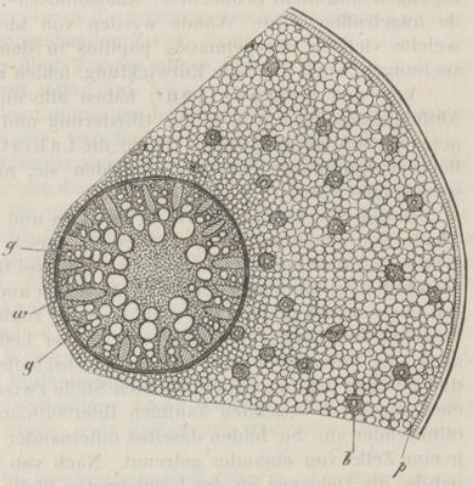


Fig. 192.

Form und Verlauf der Gänge von Schismatoglottis, Homalonema rubescens und H. Porteanum sind denen von Philodendron im Wesentlichen gleich, mit der Einschränkung jedoch, dass sich im Stengel von H. rubescens statt der langgestreckten Canäle elliptische Höhlungen befinden von 0,25—0,50mm Länge auf 0,20—0,38mm Breite. Auffallend ist, dass nach Trécul's Angabe bei H. Wendlandii die Canäle und Lücken ganz fehlen.

Das Parenchym des Stengels von Aglaonema marantaefolium wird seiner ganzen Länge nach von etwa 0,24mm weiten Gummi-(Schleim?-)gängen durchzogen, welche sich jedoch weder in die Blätter noch die Blüthenstengel fortsetzen. Bei A. simplex fehlen dieselben. —

Aehnliche Gummigänge fand van Tieghem im Stiel und der Mittelrippe der Blätter von Monstera surinamensis, in der Stengelrinde und dem Blattstiel von Rhaphidophora pinnata

Fig. 192. Philodendron Imbe Hort. Halens. Querschnitt durch eine starke Nebenwurzel, schwach vergr. Axiler Gefässstrang, rechts die ganze Rinde. *g* Aussenrand der Gefässreihen. Die schräg schraffirten Radialstreifen, *w* die Siebgruppen. *p* Periderma, *b* Faserbündel, einen milchsaftführenden Intercellulargang umschliessend.

1) Grundzüge, 3. Aufl. I, 267.
2) Comptes rendus T. LXII, p. 29 (1866)
3) Structure des Aroidées, l. c.

und im unteren Theile des Blattstiels von Anthurium crassinervium, während dieselben bei M. Adansonii und Rh. angustifolia, Anth. violaceum fehlen.

Der Bau der besprochenen Harzgänge ist, wie schon oben angedeutet wurde, der typische; in den Wurzeln der Philodendren wird ihr durchschnittlich 2—3 schichtiges Epithel durch 2—3 fest verbundene Lagen enger gestreckter Sklerenchymfasern umscheidet (vgl. p. 213). Die Harzlücken im Stengel von Homalonema werden von mehreren Schichten zartwandiger in radiale (augenscheinlich aus der Theilung ebenso vieler primärer Zellen entstandene) Reihen geordneter Zellen eingeschlossen; die innersten springen gleichmässig convex in die Lücke vor. — Die erwähnten Gummigänge werden von einer Schicht kleiner, öfters ähnlich wie bei Marattien in den Gang vorspringender Zellen umgeben, welche im übrigen von denen des angrenzenden Parenchyms wenig verschieden sind.

In den Rhizomen der untersuchten **Canna**-Arten, auch im unteren Theile des blühenden Stengels, finden sich zahlreiche Gänge, welche von einem klaren durchsichtigen Schleim erfüllt sind, der nach dem Durchschneiden in glänzenden Tropfen hervorquillt. Die Gänge fehlen der Rinde und sind in dem Gefässbündel-Cylinder in der Peripherie sehr zahlreich, in der Mitte spärlicher. Sie durchziehen das Rhizom der Länge nach, ihre Endigungen sind nicht beobachtet; Anastomosen- oder Verzweigungsstellen wurden hie und da angetroffen. Ihre Wände werden von kleinen protoplasmareichen Zellen gebildet, welche vielfach unregelmässig papillös in den Gang hineinragen. Eingehendere Untersuchungen, auch über die Entwicklung, fehlen noch.

Von den **Compositen**[1]) haben alle untersuchten Formen aus den tubifloren Abtheilungen ein durch reiche Gliederung und Beständigkeit der Anordnung ausgezeichnetes System von Oelgängen. Ueber die Labiatifloren liegen keine Untersuchungen vor. Bei den liguliflören Cichoraceen fehlen sie, mit Ausnahme vereinzelter, zuletzt zu besprechender Fälle.

In den Wurzeln der Corymbiferen und Cynareen liegen die Gänge im innersten Theile der primären Rinde und zwar typisch eine einfache Bogenreihe vor jeder Siebgruppe des axilen Gefässstranges, also mit zwei Gefässplatten dieses alternirend. Nach dem gewöhnlichen Bauplane der Wurzeln liegen auch bei diesen Pflanzen die Zellen der inneren Parenchymschichten in regelmässigen, zugleich radialen und concentrischen Reihen; zwischen der Berührungskante von je vier befindet sich ein 4—3 kantiger Intercellulargang; die innerste Schicht hat die Eigenschaften der Endodermis. Im einfachsten Falle nun nehmen die an der bezeichneten Stelle zwischen Endodermis und nächstäusserer Parenchymschicht liegenden kantigen Intercellulargänge die Eigenschaften, d. h. den Inhalt ölführender an. Sie bilden daselbst miteinander die Bogenreihe und sind seitlich nur durch je eine Zelle von einander getrennt. Nach van Tieghem kommen oft, speciell bei Tagetes patula, die Oelgänge an der bezeichneten Stelle zu Stande zwischen zwei aus tangentialer Theilung der ursprünglich einfachen und vor den Gefässplatten einfach bleibenden Endodermisschicht hervorgehenden concentrischen Zelllagen, von denen dann die innere die Eigenschaften der Endodermis behält. An der Keimpflanze von Helianthus annuus können sich beide Fälle nebeneinander bei derselben Hauptwurzel finden. Zu diesen normalen Gängen kommen nicht selten andere, peripherische, welche in derselben Weise zwischen der die Endodermis umringenden und der nächstäusseren Schicht entstehen. Sämmtliche Gänge sind zunächst eng, die beiden seitlich äussersten jeder normalen Bogenreihe drei-, die übrigen vierkantig. Wo eine peripherische Reihe vorhanden ist, können die dieser angehörenden mit solchen der inneren Reihe durch Spaltung der trennenden Zellwand zusammenfliessen. Die Zahl der Gänge einer jeden normalen Bogenreihe oder Gruppe zeigt selbst innerhalb einer und derselben Wurzel individuelle Schwankungen, jedoch ergeben sich bei reichlicher Vergleichung verschiedene, für Gruppen, Genera und Arten characteristische Durchschnittsziffern.

Am höchsten sind diese — nachstehend immer für eine einzelne, vor einem Siebtheil stehende Gruppe anzugeben — bei den untersuchten Cynareen. 10 und mehr für die diarchen Hauptwurzeln von Carduus pycnocephalus, Silybum marianum, Xeranthemum cylindraceum, die di- oder triarchen von Centaurea atropurpurea, Echinops exaltatus; 15—20 für die diarche Hauptwurzel von Cirsium arvense; 12—15 für die tetrarche Nebenwurzel

1) van Tieghem, Canaux sécréteurs, l. c.

von Serratula centauroides. Calendula officinalis hat 8—10, Venidium calendulaceum 3—5. —

Bei den Senecioneen nimmt die Zahl ab: z. B. Helianthus annuus, tetrarche Hauptwurzel, 5—8.[1]) Gnaphalium citrinum, diarche Wurzel, 5—8; Tagetes patula, diarche Hauptwurzel, 5—7. Arnica Chamissonis, Tanacetum vulgare tetrarch, 4—6, Cotula matricarioides, triarch, 2, Achillea Millefolium ebenso, 1—3, Senecio vulgaris, tetrarch, 2, zuweilen in 1 vereinigt, Pyrethrum Parthenium, triarch, 1, selten 3 u. s. w. —

Unter den Astereen fand van Tieghem 6—8 in einer triarchen Wurzel von Inula montana, nur 1 dagegen bei Bellis perennis, Erigeron glabellus, Aster, Conyza, Solidago-Arten. In letzteren Fällen, zumal bei Solidago limoniifolia, kann der Canal stark erweitert werden, indem die ihn ursprünglich aussen begrenzenden Zellen auseinanderreichen, so dass er sich bis zur nächstäusseren Schicht erstreckt, oder selbst durch weiteres Auseinanderweichen noch in mehrere weiter aussen befindliche hineinzuragen kommt.

Von Eupatorieen zeigte eine triarche Wurzel von Tussilago Farfara je 5—7 Gänge; eine ebensolche von Ageratum conyzoides 2—3; Petasites niveus und Eupatorium aromaticum nur je einen, wie bei Solidago erweiterten.

Mit der Ausdehnung der primären Rinde durch secundäre Holz- und Bastbildung bleiben wenigstens bei den untersuchten Senecioneen die primären Gänge der Wurzel an ihrer Stelle, indem sie an Weite und die sie umgebenden Zellen durch Theilung an Zahl verschiedentlich zunehmen. Vgl. die Details über Tagetes patula bei van Tieghem, l. c. und die Abbildung von Radix Artemisiae in Berg, Atlas, Taf. XV.

In dem Stengel der in Rede stehenden Compositen fehlen die Oelgänge nur in relativ seltenen Ausnahmsfällen: Echinops exaltatus, Gnaphalium citrinum nach van Tieghem. In den bei weitem zahlreichsten Fällen setzen sie sich, unter der aus Folgendem sich ergebenden Verzweigung, resp. Vermehrung, von der Wurzel aus durch den Stengel sammt dessen Auszweigungen und Blättern fort. Sie stehen im primären Gewebe des Stengels zunächst immer dicht an der Aussenseite der Pleromscheide, welche sich (p. 431) bei den Compositen über die Aussenseite des Gefässbündelrings von dem hypocotylen Glied aus durch den ganzen Stengel verfolgen lässt. In dem hypocotylen Gliede sind die Gänge zunächst von demselben Bau und derselben Anordnung, wie in der Wurzel; weiter nach oben, zumal von dem Cotyledonarknoten an ändern sie ihre Anordnung, entsprechend der der Gefässbündel, in sogleich anzuführender Weise; von der Pleromscheide werden sie durch eine besondere, oft klein- und vielzellige Epithelschicht abgetrennt. Zu diesen in der primären Rinde verlaufenden kommen bei bestimmten, nicht bei allen Arten andere, in der Peripherie des Markes stehende Gänge hinzu, aber immer erst über dem Cotyledonarknoten.

Bezüglich der speciellen Vertheilung im Stengelquerschnitt führt van Tieghem folgende Specialfälle auf.

1. Nur rindenständige, an die Pleromscheide angelehnte Gänge vorhanden.

a. Nur je ein Gang in der Mitte des Aussenrandes eines jeden Hauptblattspurbündels: Senecio vulgaris, Kleinia ficoides, Cineraria maritima, Flaveria Contrajerva, Bellis perennis, Petasites niveus, Baccharis halimifolia etc.

b. Ebenso, dazu aber vor dem Aussenrande jeder vereintläufigen Blattspur (faisceau réparateur) soviel Gänge, als Einzelspurstränge zu den vereintläufigen weiter oben zusammentreten: Aster.

c. Jederseits neben dem Siebtheile jedes Hauptblattspurstranges ein Gang: Tagetes patula, Arnica Chamissonis, Tanacetum vulgare, Cotula matricarioides, Anacyclus Pyrethrum, Pyrethrum Parthenium, Santolina Chamaecyparissus, Achillea millefolium, Zinnia elegans, Inula montana, Cirsium arvense etc.

d. Eine unpaare Zahl, z. B. 3—5 Gänge vor dem Aussenrande jedes Hauptbündels: Centaurea atropurpurea.

e. Eine Gruppe von Gängen vor jedem Seitenrande des Siebtheils jedes Hauptbündels: Silybum marianum.

2. Rinden- und markständige Gänge vorhanden. Letztere vor den Gefässtheilen der Bündel.

---

1) Vgl. Sachs, Bot. Ztg. 1859, Taf. VIII, Fig. 7.

a. Markständige Gänge nur vor einzelnen Bündeln, z. B. zweien: Ageratum conyzoides.

b. Vor jedem Blattspurbündel aussen ein Rinden-, innen ein Markgang: Solidago limonifolia.

c. Vor jedem Blattspurbündel ein Mark- und mehrere Rindengänge: Serratula centauroides, Dahlia variabilis.

d. An jedem Bündel eine Gruppe markständiger und eine rindenständiger Gänge: Carduus pycnocephalus, Spilanthes fusca.

e. Eine mark- und eine rindenständige Bogenreihe vor jedem Bündel: Helianthus tuberosus. —

Die Blattstiele und Blätter ermangeln der Oelgänge, wenn diese in dem sie tragenden Stengeltheile fehlen, selten auch wenn letzterer Gänge enthält: Xeranthemum cylindraceum, Cirsium arvense, Wurzelblätter von Lappa grandiflora. In den meisten Fällen sind in den Blättern Oelgänge vorhanden und zwar vorwiegend als directe Fortsetzungen resp. Verzweigungen stengelständiger; ausserdem manchmal noch andere, welche accessorische genannt werden können. Erstere können hingegen bündelständige heissen, weil sie die Bündel begleiten, und zwar gleich den rindenständigen direct oder nahe der parenchymatischen oder Endodermisscheide stehend, welche jedes einzelne Bündel aus dem Stamm ins Blatt mitnimmt. Bei einzelnen Pflanzen, wie Tussilago Farfara, Cineraria maritima sind sie in die Scheide selbst eingeschaltet. Ihre Zahl und Anordnung an jedem Bündel auf dem Querschnitt ist in ähnlicher Weise, aber noch mannichfaltiger nach Species variirt wie in dem Stengel, wie aus den von van Tieghem, l. c. p. 118 und 133 ff. aufgeführten Beispielen ersehen werden kann. Sie begleiten die Gefässbündelzweige entweder durch die Lamina (worüber noch genauere Untersuchungen anzustellen sind) oder sind auf Mittelrippe oder Rhachis beschränkt, wie im Blatte von Tagetes patula, wo sie in die seitlichen Blattabschnitte nicht eintreten. Ihre Gestalt, durchschnittliche Grösse und Begrenzung ist ursprünglich wenigstens dieselbe wie in der Wurzel.

Zu diesen bündelständigen Gängen kommen in einzelnen Fällen, bei solchen Arten, welche im secundären Baste des Stengels solche bilden, andere, in dem letztgebildeten Theile der Siebregion der Blattstielbündel gelegene, z. B. Helianthus annuus.

Accessorische Gänge fand van Tieghem im Blatte von Solidago limoniifolia: unter der Epidermis der Unterfläche, von dieser durch 1—2 Lagen Collenchymzellen getrennt, beiderseits von der Mittelrippe eine Reihe von 3—5 engen Canälen. Sodann bei Tagetes patula: Weder die Cotyledonen noch die seitlichen Abschnitte der Lamina erhalten bei dieser Pflanze bündelständige Gänge. Dafür liegt jederseits längs des Randes, in dem Parenchym der Blattunterseite, eine unterbrochene Reihe beiderseits blind geschlossener ölführender — (schizogener) Säckchen (vgl. p. 211).

Bei den Cichoriaceen endlich fehlen die Oelgänge den meisten untersuchten Arten in allen Theilen und sämmtlichen in Stengeln und Blattorganen. In der Wurzel von Scolymus grandiflorus aber fand van Tieghem fünfzählige Gruppen derselben, genau von der gleichen Stellung, Entstehung und Structur wie die primären der Senecioneenwurzeln. Und in der diarchen Hauptwurzel von Cichorium Intybus und Lampsana communis finden sich gleichsam Rudimente der Gänge, indem es an den Stellen der Endodermis, wo sie bei anderen Compositen entstehen, zu den charakteristischen Zelltheilungen, nicht aber zur Oeffnung des Ganges kommt. Scolymus ist daher die einzige bekannte Cichoriacee, welche neben den Milchsaftröhren Oelgänge wirklich hat.

Anders scheint es sich zu verhalten mit den Beziehungen zwischen dem Vorkommen der Oelgänge und der die Gefässbündel begleitenden Schläuche mit milchigem Inhalt (p. 157). Wenigstens fand van Tieghem beide Organe nebeneinander in dem oberen Theile des Stengels und seinen Blättern bei Cirsium arvense und Lappa; in den Blättern allerdings die Gänge bald aufhörend, die Schläuche dafür zahlreicher werdend. Aehnlich scheint es sich bei anderen Arten, z. B. nach Trécul's und van Tieghem's Angaben bei Cynara Scolymus zu verhalten; doch sind hier noch weitere Untersuchungen nöthig.

Alle untersuchten **Umbelliferen**[1]) besitzen ohne Ausnahme ein sehr reiches System

1) Jochmann, De Umbelliferarum structura, Berlin 1854. — Trécul, Comptes rendus Tom. LXIII, 154, 201 (1866). — N. J. C. Müller, in Pringsheim's Jahrb. V, l. c. — van Tieghem, Ann. sc. nat. 5. Sér. XVI. Vgl. oben, § 50.

longitudinaler, meist anastomosirender Saftgänge, deren Inhalt ätherische Oele mit Harz oder milchige Gemenge dieser Körper mit Schleim und Gummilösungen sind.

In den primären Geweben der Wurzel liegen die Gänge ausschliesslich in der Peripherie des Gefässstranges, unmittelbar innerhalb der Endodermis. Ihre Bildung geht aus von einem in jedem Querschnitt vor der Kante jeder Gefässplatte gelegenen Abschnitt des einschichtigen Pericambiumrings. Die Zahl der Zellen dieses Abschnitts ist immer eine gerade, z. B. 6, 10, 12; die radiale Wand, welche die beiden mittleren trennt (sie mag die mittlere heissen), steht vor dem äussersten Gefäss der Platte, in der Verlängerung der Mittelebene dieser. Beiderseits von ihr liegt dann die gleiche Zahl (z. B. 3, 5 . . .) gangbildender Zellen. Diese sind zunächst im Querschnitt rechteckig und etwas radial gestreckt. Jede theilt sich dann durch eine ihrer Aussenfläche mitten angesetzte, gegen die der Verlängerung der Gefässplatte zugekehrte Radialwand unter etwa 45° geneigte, diese aussen von ihrer Mitte treffende Wand in je eine grosse, auf dem Querschnitt unregelmässig fünfeckige und eine kleine dreieckige Zelle. Die dreieckigen Zellen liegen an der Aussengrenze der Pericambiumschicht, die fünfeckigen gehen durch die ganze Dicke dieser; die mittlere Radialwand des Ringabschnitts wird von zwei, alle übrigen von einer der geneigten Wände getroffen. An den Kanten zwischen jeder dreieckigen und ihrer fünfeckigen Schwesterzelle entsteht nun durch Auseinanderweichen der Wände ein Oelgang; und zwar an der mittleren Radialwand ein vierkantiger, welcher aussen von den zwei klein bleibenden ursprünglich dreieckigen, innen von 2 fünfkantigen begrenzt wird; an allen übrigen Radialwänden aber entsteht ein dreikantiger, aussen von einer dreieckigen, innen von 2 fünfeckigen Zellen begrenzter. Vor jeder Gefässplatte sowohl zwei- als mehrstrahliger Bündel kommt so eine Bogenreihe von Gängen zu Stande, deren Zahl immer eine ungerade sein muss: ein mittlerer und jederseits von ihm die gleiche Anzahl seitlicher. Die absolute Zahl wechselt nach Species und Individuum etwa zwischen 5 und 13 vor jeder Gefässplatte. Von den Gängen einer jeden Gruppe ist der mittlere vierkantige der grösste, mit der Entfernung von ihm nimmt die Weite der übrigen ab.

Zu diesen den Gefässplatten entsprechenden Gängen kommt etwas später ein kleiner in der Mitte einer jeden Siebgruppe. Er ist im Querschnitt fünfeckig und wird aussen von zwei Zellen des Pericambiumrings, innen von drei der Siebgruppe begrenzt. — Die Gesammtzahl der Gänge in einem Wurzelstrange kann hiernach eine sehr grosse werden, z. B. 2×11 gefässständige plus 2 siebständige in der diarchen Hauptwurzel von Pastinaca; 4×5 gefässständige plus 4 siebständige in tetrarchen Adventivwurzeln von Oenanthe pimpinelloides u. s. w. Adventivwurzeln wie die der letztgenannten Pflanze können diese primäre Structur lange, selbst zeitlebens, beibehalten. Meistens, und bei allen untersuchten Hauptwurzeln dagegen ändert sich diese frühzeitig. Das im Gefässbündel entstehende Cambium (§ 139) schiebt nach aussen eine mächtige, zunächst parenchymatische secundäre Rinde; die primäre Rinde, einschliesslich der Endodermis wird gleichzeitig abgestossen unter ausgiebiger, von den ausserhalb der Gänge liegenden Pericambiumzellen ausgehender Peridermbildung (§ 176) und starker Vergrösserung und Theilung der innerhalb der Gänge liegenden Pericambiumzellen. Die Gänge kommen daher nahe an die Innenseite des Periderms zu liegen, anfangs in ihrer ursprünglichen Anordnung, später, in Folge des zunehmenden Dickenwachsthums der Rinde, mehr und mehr verschoben. So stellen sie die von Trécul beschriebenen, unter dem Peridermüberzug der Umbelliferenwurzeln liegenden Canäle dar.

Das hypocotyle Glied der Keimpflanze behält die Gefässbündelstructur und Anordnung der Gänge der Wurzel annähernd bis dicht unter die Cotyledonen. Zu jedem der (je drei) in diese eintretenden Gefässbündel zweigt sich ein Gang aus dem hypocotylen Gliede ab, um im Cotyledon dicht vor dem Siebtheil des Bündels zu stehen.

Es ist, wohl auch ohne bestimmte Angaben darüber, nicht zu bezweifeln, dass in dem Cotyledonarknoten eine Verbindung besteht zwischen den bisher beschriebenen Gängen und den weiter oben im Stengel befindlichen.

Die Anordnung dieser wird nun aber in den meisten Fällen eine von der bisher betrachteten verschiedene.

In der Aussenrinde der Internodien steht in der Regel je ein Gang vor jedem oder vor jedem der stärkeren Gefässbündel (Fig. 193). Da den letzteren, zumal den stärkeren, gewöhnlich je eine Stengelkante oder ein hypodermer Collenchymstrang entspricht, so stehen

die Gänge alsdann auch, wie es Trécul angibt, vor den Collenchymsträngen. Statt eines können nach Trécul auch 2, 3 und selbst 4 Gänge vor einem breiten Collenchymstrange stehen. Je nach den Species liegen diese Gänge entweder nahe der Peripherie, dicht an oder selbst in dem Collenchymstrang; oder mehr nach innen, in dem zwischen letzterem und dem Gefässbündel befindlichen Parenchym. In dem kriechenden Stengel von Hydrocotyle vulgaris liegt, an der Innengrenze der collenchymfreien Rinde, ein Gang dicht vor jedem Gefässbündel, mit seinem Epithel direct an die Innenfläche der Endodermis (p. 129) grenzend; ähnlich scheint es sich nach Trécul's Angabe in den Zweigen von Bupleurum fruticosum zu verhalten.

Zu den oben erwähnten Gängen, welche man bündelständige nennen kann, kommen bei manchen Arten mehr oder minder zahlreiche an anderen Orten der Aussenrinde gelegene; so z. B. nach Trécul in allen Regionen dieser, von der Epidermis ab bis zur Grenze des Bündelrings bei Smyrnium Olusatrum, Aegopodium Podagraria, Sison Amomum. Trécul unterscheidet nach den angedeuteten Stellungsverhältnissen zehn Typen, die sich nöthigenfalls noch vermehren liessen.

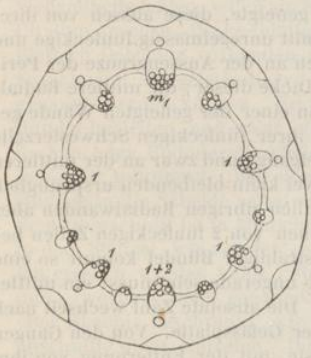


Fig. 193.

Fast alle Umbelliferen haben Oelgänge im Marke der Stengelinternodien; doch führt Trécul Bupleurum Gerardi und ranunculoides als Ausnahmen hiervon an. Auch bei Hydrocotyle vulgaris und Xanthosia rotundifolia finde ich keine marksständigen Gänge. Die blühenden Zweige von Bupleurum fruticosum zeigen nach demselben Autor in den obern Internodien zahlreiche, mit den innern Rändern der Gefässbündel alternirende marksständige Gänge; in den unteren Internodien nimmt die Zahl dieser successive ab, doch scheinen sie, nach der mir nicht ganz verständlichen Beschreibung, auch am Grunde des Zweiges ursprünglich vorhanden zu sein und durch nachträgliche Dehnung der umgebenden Markzellen verdrängt zu werden. An der Keimpflanze von Foeniculum officinale fehlen die marksständigen Gänge den ersten Internodien oft vollständig (vgl. Fig. 193), in höheren treten erst ganz einzelne, an der erstarkten Pflanze zahlreiche auf.

Bei dauerndem Marke, z. B. im Stengel von Ferula-Arten, dem Rhizom von Imperatoria Ostruthium [1]) können die Gänge durch das ganze Mark zerstreut sein. Bei den zahlreichen Arten mit hohl werdenden Internodien sind sie auf die persistente Markperipherie beschränkt (Anthriscus vulgaris, Myrrhis, Carum Carvi, Heracleum spec.). Sind sie, was nicht entschieden, in der Mitte ursprünglich angelegt, so schwinden sie mit den sie umgebenden Markzellen. In einigen Fällen jedoch persistiren die Gänge in der Mitte hohlwerdender Stengel; entweder einzeln, von einigen Lagen Markzellen umscheidet, frei in der Höhlung stehend (Smyrnium Olusatrum) oder in bleibende, von der Peripherie in die Höhle ragende Marklamellen eingebettet (Heracleum Sphondylium). —

Durch die Internodien verlaufen die beschriebenen Gänge im wesentlichen gerade, longitudinal, kaum verzweigt und anastomosirend. Dagegen finden sich in und nahe bei den Knoten zahlreiche Verzweigungen, mittelst deren alle untereinander anastomosiren und sich in die der Blätter und Axillarsprosse fortsetzen. Blinde Enden sind nicht beobachtet. Auch die in dem älteren Rhizom von Imperatoria beschriebenen Säcke sind nur gewaltige Erweiterungen der Gänge.

Fig. 193. Querschnitt durch ein Internodium einer jungen Pflanze von Foeniculum officinale (40). Mark von dem zum Theil bezifferten Gefässbündelring umgeben. Zwischen den Bündeln ist die sie verbindende Cambiumzone angedeutet; der kleine Kreis aussen von den stärkern ist der Querschnitt je eines Oelgangs; in jeder der stumpfen Stengelkanten ist der Querschnitt eines Faserbündels in Form eines Kreisabschnittes angedeutet. Vgl. p. 252.

1) Vgl. Berg, Atlas z. Pharm. Waarenkunde Taf. 22. — Wigand, Pharmacognosie.

In den Blattstielen verlaufen die Gänge in ähnlicher Vertheilung wie im Stengel. Anastomosen, selbst netzförmige, finden sich an den Insertionsstellen der Abschnitte getheilter oder zusammengesetzter Blätter. Die Verzweigungen treten endlich in die Blattlamina ein. Sie begleiten hier, nach Trécul's Beobachtungen an Angelica silvestris, Opoponax, Imperatoria, Smyrnium, Ferula tingitana, Lagoecia etc., auch bei Eryngium, die Gefässbündel bis zu ihren Auszweigungen dritter und selbst vierter Ordnung, derart, dass sie sowohl an der obern, als (durchschnittlich grösser und zahlreicher) an der unteren Seite dieser durch den Nerv verlaufen; in den kleineren Nerven je einer, in stärkeren oft je mehrere; und sie sind mit ihren letzten Verzweigungen zu einem dem Bündelnetz ähnlichen Netz verbunden und in offener Communication. —

Die Saftgänge der **Araliaceen** enthalten bei den meisten untersuchten Arten Harz; Gummi, nach Trécul, bei Aralia chinensis, spinosa, Panax Lessonii, P. crassifolium u. a. m. Sie sind in dieser Familie, nach Trécul's Untersuchungen zahlreicher Arten aus den Genera Hedera, Paratropia, Cussonia und den schon genannten, ebenso allgemein verbreitet, wie bei den Umbelliferen, und der allgemeine Plan ihrer Anordnung und ihres Verlaufes in Wurzel, Stamm und Blättern sowohl, als seine mannichfachen Modificationen nach den einzelnen Arten stimmen mit denen der Umbelliferen so sehr überein, dass hier nicht ausführlich darauf einzugehen, für viele Details aber auf Trécul[1]) und N. Müller (l. c.) zu verweisen ist. In den Wurzeln von Hedera Helix und Aralia Sieboldtii fand van Tieghem die Zahl und Anordnnng der primären gefässständigen Gruppen nicht immer so streng regelmässig wie bei den Umbelliferen, und die im Siebtheil stehenden entweder an das Pericambium stossend, oder ganz in jenem eingeschlossen. Hervorgehoben seien hier noch die von Trécul beobachteten zahlreichen Anastomosen zwischen den in radialer Richtung undulirten Gängen der primären (sowohl wie der secundären) Zweigrinde von Paratropia macrophylla, und die Angabe desselben Autors, dass in der Blattlamina von Panax Lessonii und crassifolium die Gänge nur in dem Mittelnerv zu sein und den seitlichen Auszweigungen der Gefässbündel nicht zu folgen scheinen.

An gummiharzführenden Gängen besonders reich ist die Familie der **Clusiaceen**[2]) und zwar alle ihre Angehörigen mit Ausnahme der als besondere Gruppe abgetrennten Gattung Quiina.

Nach Trécul's und van Tieghem's Untersuchungen finden sich in Stamm und Wurzeln der ächten Clusiaceen drei Hauptformen der Vertheilung der Gänge. Bei der Gattung Clusia stehen sie nur im primären Parenchym, in dem Stengel auch im Marke, fehlen dagegen in den Gefässbündeln und der secundären Rinde.

Eine zweite Kategorie hat die Gänge ausser den eben bezeichneten Orten in den Siebtheilen der Gefässbündel; und zwar einen in jeder primären Siebgruppe des Wurzelstranges, in jedem primären Stengelbündel, sodann fernere im secundären Baste: Mammea americana; dieselbe Vertheilung mit Ausschluss der in den primären Bündeln des Stengels: Calophyllum Calaba.

Drittens: die Gänge fehlen im Rindenparenchym der Wurzel, sind dagegen vorhanden in dem des Stammes, in den primären Siebgruppen und dem Secundärbaste sowohl der Wurzel als des Stammes: Rheedia lateriflora, Xanthochymus pictorius. Im Marke des Stammes sind sie bei Rheedia vorhanden, bei Xanthochymus nicht.

Die Gänge verlaufen longitudinal und anastomosiren durch die ganze Pflanze mit einander: seltener in den Internodien, immer und in mannichfaltigen bei Trécul beschriebenen Einzelformen in den Knoten. Aus diesen treten Abzweigungen der Gänge in den Blattstiel und durch diesen weiter in die Lamina. Sie sind in diesen Gliedern bei den meisten Arten nur in dem Parenchym und dem wasserführenden Hypoderma gefunden. Nur bei Mammea americana nimmt eine Anzahl der in den Blattstiel tretenden Gefässbündel den im Siebtheil stehenden Gang aus dem Stamme mit; das mediane Bündel bis gegen die Blattspitze. Die Zahl der in den Blattstiel tretenden ist eine im allgemeinen hohe, nach Arten verschiedene. Trécul gibt z. B. an für Rheedia lateriflora 30, Xanthochymus pictorius etwa 40, Calophyllum

1) Des vaisseaux propres dans les Araliacées. Comptes rendus Tom. LXI, 1163 (1865).

2) Meyen, Physiol. II, 384. — Ungenannter in Bot. Ztg. 1846. — Trécul in Comptes rendus LXIII, 537 u. 613 (1866.) — van Tieghem, l. c.

Calaba 14—20, Clusia rosea über 200. — Ihre Vertheilung in dem Parenchym ist hier nach den Arten verschieden. In der Lamina endlich laufen sie ebenfalls ohne Beziehung zu den Gefässbündeln, mit diesen sogar in bestimmten Fällen sich kreuzend, hie und da verzweigt, aber ohne dass Anastomosen gefunden wären. Nach der Stellung in der mächtigen Blattsubstanz lässt sich ein System innerer, mit den Gefässbündeln in dem inneren Chlorophyllparenchym, und ein System hypodermer, wohl immer engerer Gänge unterscheiden. Details über diese Verhältnisse siehe bei Trécul, l. c. Von den untersuchten Formen hat Mammea americana allein ausser dem im Mittelnerv laufenden keinen Gang in der Lamina, dafür aber in jeder Masche des Gefässbündelnetzes eine runde, innerhalb des Parenchyms liegende harzführende Lücke.

Pittosporeen.[1] Die Wurzel von Pittosporum Tobira zeigt ursprünglich vor jeder Gefässplatte eine Gruppe von Oel- und Harzgängen gleicher Entstehung und Anordnung wie bei den Umbelliferen. Die Zahl der Gänge in jeder Gruppe ist allerdings kleiner und ihre Anordnung oft minder regelmässig als bei diesen: ein mittlerer vierkantiger und meist jederseits von ihm ein kleinerer dreikantiger. — Die in den Siebtheilen stehenden Gänge fehlen bei Pittosporum. — Durch den gleichen secundären Bildungsprocess wie bei den Umbelliferen werden später die Gänge nach aussen, unter das Periderm geschoben, unter bedeutender Erweiterung derselben und Vermehrung der sie begrenzenden Zellen. In dem primären Stengelgewebe liegt nur ein Gang in dem äusseren Theile der Siebportion jedes Gefässbündels, und zwar stehen diese Gänge des Stengels mit denen der Wurzel an der Grenze beider Glieder in Continuität. Die ins Blatt austretenden Bündel werden von je einem Gange begleitet, welcher dieselbe Stellung, die er im Stengel hatte, beibehält und sich in der Lamina in Zweige theilt, die den Gefässbündelzweigen verschiedener Ordnungen ebenso folgen.

Dieselben hierher gehörigen Verhältnisse wie bei Pittosporum finden sich in den primären Gefässbündeln der Aeste und Blätter von Sollya heterophylla und Citriobatus multiflorus. Bursera spinosa hat dagegen, nach van Tieghem, nirgends Saftgänge.

Cacteen. Die milchsaftführenden Gänge mancher Mamillarien (vgl. p. 211, 216) durchziehen den ganzen Stamm und stehen zerstreut im Parenchym. Sie sind selten in dem inneren Marke, zahlreich dagegen in der zwischen dem Holzring und dem inneren Kreis stammeigener Bündelchen (vgl. p. 264) gelegenen Parenchymzone, in der ganzen Rinde und den Mamillen. Sie sind nach allen Richtungen verzweigt und alle Zweige untereinander in offener Communication; die in die Mamillen eintretenden laufen im Innern dieser nahe den axilen Gefässsträngen und geben zahlreiche Aeste ab, welche abermals verzweigt durch das Chlorophyllparenchym gerade gegen die Oberfläche verlaufen, viele bis zu der hypodermen einfachen Collenchymschicht.

Bei anderen Cacteen sind diese Gänge nicht gefunden. Wesentlich verschieden von ihnen sind die von Schleiden[2] in Opuntia peruviana gefundenen. Ich habe sie bei O. robusta untersucht. Sie liegen hier dicht an der Aussengrenze des Siebtheils (nicht, wie Schleiden sagt, in diesem) der zu einem Netze verbundenen Blattspurstränge und folgen diesen in ihrem Längsverlaufe. Sie sind augenscheinlich lysigenen Ursprungs, Lücken in dem Parenchym, welche bis $^1/_2$mm weit sind und von verquollenen, theilweise noch erkennbaren Zellen und zahlreichen, dem Schleim eingebetteten Drusen von Kalkoxalat erfüllt werden.

Die untersuchten **Anacardiaceen** — Schinus Molle, Spondias cytherea, Pistacia vera, Lentiscus, Rhus aromatica, suaveolens, Cotinus, Coriaria, virens, Toxicodendron, typhina, glauca, elegans, semialata[3], villosa sind bezüglich der Disposition ihrer Gummiharzgemenge führenden Gänge ausgezeichnet dadurch, dass diese im Stamm und in den Blättern in dem Siebtheil der primären Gefässbündel stehen. Hierzu kommen ferner solche in dem secundären Baste des Stammes, von welchen aus bei Rhus viminalis blind endende Zweige hie und da horizontal in die Markstrahlen des Holzkörpers eindringen; endlich bei manchen Arten (Rhus Toxicodendron, typhina, glauca, elegans, viminalis, semialata, Spondias cytherea) markständige.

---

1) Müller, l. c. — van Tieghem, l. c.

2) Anatomie d. Cacteen (Mém. présentés Acad. S. Petersbg. T. IV) p. 358, Taf. VII, 4. —

3) Trécul, Des vaisseaux propres dans les Térébinthinées. Cpt. rend. Tom. LXV, 17 (1867). — van Tieghem, l. c.

In der Wurzel liegt ein relativ grosser Gang mitten in jeder Siebportion des primären — meist drei- oder vierstrahligen Gefässbündels. In der secundären Bastschicht kommen später successive neue hinzu.

Der Siebtheil der primären Bündel des Stammes wird gegen die parenchymatische Aussenrinde abgegrenzt durch ein starkes Sklerenchymfaserbündel von halbringförmigem Querschnitt und die Faserbündel stehen mit ihren Rändern fast in Berührung, bilden daher einen die Aussenrinde begrenzenden Ring miteinander. Ausserhalb dieses liegt kein Harzgang, ein starker dagegen dicht innerhalb desselben im Siebtheile jedes Bündels. In der später nach innen auftretenden Secundärrinde werden dann successive neue, in den Baststrängen liegende gebildet. Die markständigen sind nach den Species verschieden zahlreich; Trécul gibt z. B. für einen Zweigquerschnitt von R. semialata 58, typhina 25, viminalis 5—12 an; die zahlreicheren vorwiegend in der Markperipherie stehend, die minder zahlreichen unregelmässig zerstreut. Von den markständigen scheint, nach successiven Querschnitten, wenigstens ein Theil im Marke blind zu endigen. Die rindenständigen Gänge sind, soweit sie dem secundären Baste angehören, auch in den Internodien durch mehr oder minder zahlreiche tangentiale Anastomosen verbunden. In den Knoten anastomosiren die corticalen sowohl untereinander, als auch durch Zweige, welche den ins Blatt austretenden Gefässbündeln folgen, mit den markständigen, von dem Anastomosenplexus gehen die Gänge in das nächste Internodium und das Blatt ab.

Die bei Rhus viminalis von Trécul beobachteten, ins Holz tretenden Zweige gehen ziemlich rechtwinklig von den rindenständigen ab und in die Markstrahlen, ohne die markständigen zu erreichen.

Die in den Blattstiel tretenden, auf dem Querschnitt dieses in Bögen geordneten, in ihrem weiteren Verlaufe sich verzweigenden Gefässbündel nehmen aus dem Stengel je einen Gang mit, welcher dieselbe Stellung hat wie in den primären Bündeln dieses. Ebenso verhalten sich die stärkeren Verzweigungen der Bündel, während den schwächeren der Gang oft fehlt. Zu diesen Gängen kommen im Blattstiel von Rhus semialata noch markständige, welche zu 1—3 an der Innenseite der stärksten Bündel liegen, im Blattstiel von Spondias cytherea ein vor dem Innenrande des Medianbündels gelegener. Aehnliche, im Detail bei Trécul nachzulesende Anordnung findet sich in den Mittelrippen der Blätter und Foliola; dieselben enthalten mehrere Gefässbündel, welche ihren Siebtheil und damit auch die Harzgänge theils der oberen, theils der unteren Blattfläche zukehren. Alle Seitenrippen enthalten nur einen, der Blattunterfläche zugekehrten Gang, den letzten Bündelverzweigungen fehlt dieser. Bei Rh. semialata und glauca sah Trécul die Gänge der Blattlamina gleich den von ihnen begleiteten Gefässbündeln netzförmig anastomosiren. —

Nach van Tieghem's Untersuchungen an Bursera gummifera und den von Marchand[1] abgebildeten Astquerschnitten von Balsamodendron- und Protium-Arten findet sich bei diesen der **Burseraceen**-Familie angehörigen Balsambäumen ein den beschriebenen Anacardiaceen durchaus ähnlicher Bau der Rinde und dieselbe Vertheilung der Gummiharzgänge in den Wurzeln, den Stämmen und ihren Verzweigungen und den Blattstielen.

Bei den jetzt den **Simarubeen** zugezählten Genera Ailantus und Brucea[2] stehen ähnlich wie bei manchen Rhus-Arten, longitudinal verlaufende Saftgänge in der Peripherie des Markes der Stengel; bei Ailantus glandulosa bis zu 60; in den übrigen Regionen der Stengel fehlen sie. Sie scheinen nach den vorhandenen Angaben durch die successiven Internodien zu verlaufen und in den Knoten Zweige in die Blätter abzugeben, was jedoch nicht direct gesagt ist. Jedenfalls finden sich die Gänge wieder in den Blattstielen und der Mittelrippe der Foliola, und zwar in dem markähnlich von den zu Bögen oder Ringen geordneten Gefässbündeln umgebenen oder zwischen diesen liegenden Parenchym. In den von den medianen abgehenden Seitenrippen der Foliola sind sie nicht mehr vorhanden.

1) L. Marchand, Recherches pour servir à l'histoire des Burseracées; in Baillon, Adansonia, T. VII, p. 258 pl. VIII u. T. VIII, p. 17, 74, pl. II, III.

2) Trécul, Vaisseaux propres des Térébinthacées, l. c.

Zweite Abtheilung.

Secundäre Veränderungen.

Capitel XIV.

Secundärer Dickenzuwachs der normalen dicotyledonen Stämme und Wurzeln.

I. Cambium. Allgemeine Anordnung des secundären Zuwachses.

§ 134. Bei den mit axilem Strang versehenen Dicotyledonen, bei den p. 261, sub. 2 aufgeführten anomalen, den p. 259 genannten Berberideen, Ranunculaceen, den Peperomien (p. 260) erfährt die primäre Anordnung der Gefässbündel und ihrer Umgebung des Stammes nach vollendeter Streckung keine Veränderung.

Das Gleiche gilt für eine relativ kleine Anzahl von Formen, deren Stamm einen normalen, aus normal orientirten collateralen Blattspursträngen bestehenden Bündelring besitzt: Saurureen, Ranunculus-Arten.

Bei der weitaus überwiegenden Anzahl der Dicotyledonen-Stämme dagegen folgt auf die Ausbildung der primären Gewebecomplexe die Bildung neu hinzukommender Elemente und treten in Folge hiervon secundäre Veränderungen in den erstvorhandenen, primären auf. (§ 54, p. 235.)

Dieselben gehen aus von dem Bündelring, und zwar sowohl in den typischen Fällen, wo dieser allein vorhanden ist, als auch in anderen, wo ausser ihm mark- und rindenständige Stränge vorkommen. Sie bestehen hier hauptsächlich darin, dass von einer durch den Bündelring gehenden Meristemzone, welche Cambium, Cambiumring heisst, neue Elemente in der Richtung der Stammquerdurchmesser jenem hinzugefügt werden, der Stamm also durch Hinzufügung neuer Elemente einen (secundären) Dickenzuwachs erhält, welcher bei kurzlebigen Stämmen früh erlöschen kann, bei langlebenden, zumal den »Gehölzen«, zeitlebens fortdauert.

Die Zahl und Anordnung der primären Blattspurstränge und der sie trennenden primären Markstrahlen bleibt bei diesen Veränderungen entweder die ursprüngliche, oder es treten, theils in unmittelbarem Anschluss an die primäre Gewebedifferenzirung, theils später neue, durch Markstrahlen getrennte Stränge, Zwischenstränge, zwischen den ursprünglichen auf.

Abgesehen von den schon hierdurch möglichen zahlreichen Einzelmodificationen ist die Entstehung und Stellung des Cambiums und die Anordnung der von ihm producirten, den secundären Dickenzuwachs bildenden Elemente bei den weitaus meisten Stämmen von Dicotylen und Gymnospermen in den Hauptzügen die gleiche. Die darauf bezüglichen, in diesem Capitel zu behandelnden

Erscheinungen können daher als die des normalen Dickenzuwachses, die betreffenden Stämme als die normalen bezeichnet und den anderes Verhalten zeigenden anomalen (Cap. XVI) entgegengestellt werden.

Die Entstehung des Cambiums kommt

1) in den Fällen ohne gleichzeitige oder vorherige Zwischenstrangbildung folgendermassen zu Stande. Die radial gereihten zarten Zellen an der Innengrenze des Siebtheils (p. 338) der Blattspurstränge bleiben meristematisch, die Theilungen durch Tangentialwände dauern in ihnen in später zu besprechender Succession fort, das Gefässbündel wächst hierdurch in radialer Richtung.

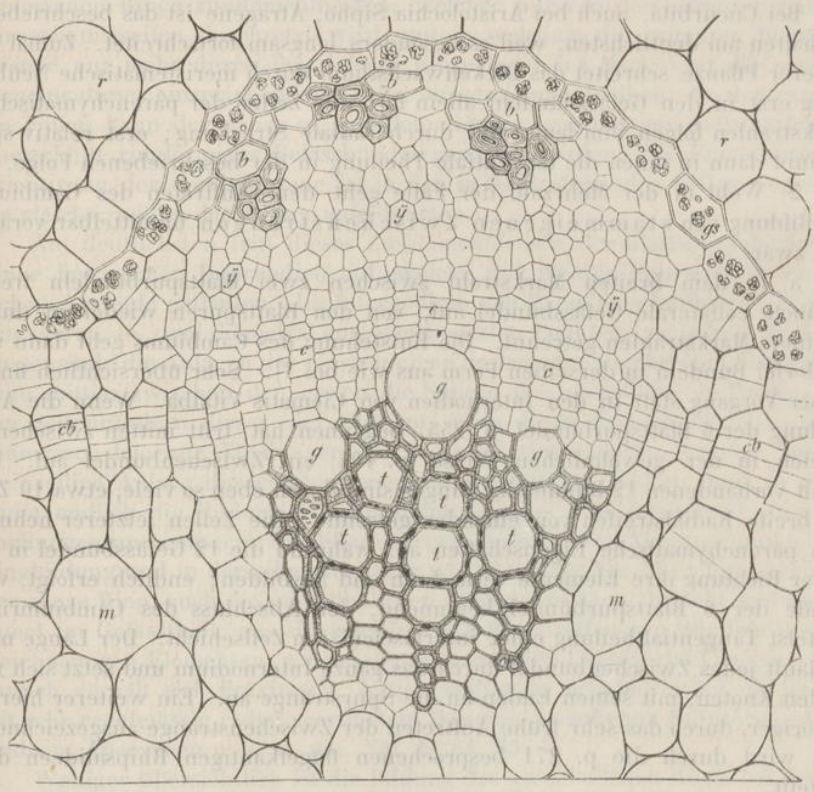


Fig. 194.

Früher oder später setzen sich die tangentialen Theilungen von den Seitenrändern der Siebtheile aus über einen diese miteinander verbindenden Streifen jedes Markstrahls fort, um in diesem Streifen eine gleichfalls meristematische Zone herzustellen. Vgl. Fig. 194. Die meristematische Ringzone, welche derart gebildet wird aus den Bündeln und den Markstrahlen angehörigen Abschnitten,

Fig. 194. Querschnitt durch das fertig gestreckte hypocotyle Glied von Ricinus communis. *t g y* Blattspurstrang. *c, cb* Cambiumzone, *cb* durch Tangentialtheilung des Markstrahlenparenchyms entstandene, interfasciculare Abschnitte derselben. Weitere Erklärung vgl. p. 344. — Aus Sachs, Lehrb. —

ist das Cambium. Sind die Blattspurbündel in einem Querschnitt ungleich stark, so beginnt die interfasciculare Ergänzung des Cambiums an den Rändern der stärksten und geht dann an die der successive schwächern über. Der beschriebene Vorgang tritt auf, ausser dem in Fig. 194 dargestellsten Beispiel, bei den untersuchten Menispermeen, Casuarinen, Begonien, bei Berberis, Mahonia[1]), bei Aristolochia Sipho und Verwandten, Atragene, den holzigen Piperaceen. Auch Cucurbita ist hier zu nennen, insofern sich die beiden concentrischen Bündelringe ihres Stengels (p. 259) in der in Rede stehenden Beziehung wie ein einziger wechselnd ein- und ausgebuchteter Ring verhalten.

Bei Cucurbita, auch bei Aristolochia Sipho, Atragene ist das beschriebene Verhalten am deutlichsten, weil es besonders langsam fortschreitet. Zumal bei ersterer Pflanze schreitet das Dickenwachsthum durch meristematische Neubildung erst in den Gefässbündeln allein fort, die Zellen der parenchymatischen Markstrahlen folgen ihm lange nur durch radiale Streckung; erst relativ spät beginnt dann in ihnen die tangentiale Theilung in der beschriebenen Folge.

2) Wohl in der Mehrzahl der Fälle geht dem Auftreten des Cambiums die Bildung von stammeigenen Zwischensträngen unmittelbar voraus, und zwar

a) in dem breiten Markstrahl zwischen zwei Blattspurbündeln treten distincte collaterale Gefässbündel auf, von den Blattspuren wiederum durch distincte Markstrahlen getrennt. Die Entstehung des Cambiums geht dann von beiderlei Bündeln in derselben Form aus wie bei 1). Sehr übersichtlich findet dieser Vorgang statt in den Internodien von Clematis Vitalba. Wenn die Ausbildung der 6 Blattspurbündel (p. 255) begonnen hat, tritt mitten zwischen je zweien in der gewöhnlichen Weise (p. 404) ein Zwischenbündel auf. Die somit vorhandenen 12 Bündel des Ringes sind durch eben so viele, etwa 10 Zellen breite Radialstreifen von einander getrennt. Die Zellen letzterer nehmen nun parenchymatische Eigenschaften an, während die 12 Gefässbündel in radialer Richtung ihre Elemente vermehren und ausbilden; endlich erfolgt, vom Rande der 6 Blattspurbündel beginnend, der Abschluss des Cambiumrings mittelst Tangentialtheilung einer interfascicularen Zellschicht. Der Länge nach verläuft jedes Zwischenbündel durch das ganze Internodium und setzt sich nur in den Knoten, mit seinen Enden an die Spurstränge an. Ein weiterer hierher gehöriger, durch das sehr frühe Auftreten der Zwischenstränge ausgezeichneter Fall wird durch die p. 271 besprochenen flügelkantigen Rhipsalideen dargestellt.

In wieweit derselbe Vorgang anderwärts in Internodien stattfindet, ist zur Zeit nicht sicher bekannt; die oben, p. 258 angeführten »Ergänzungsbündel« von Ephedra campylopoda dürften zu demselben gehören. In sehr weiter Verbreitung, auch unter den der Kategorie 1) angehörigen Formen, tritt er jedenfalls in den Knoten auf, zur Bildung der hier überall frühzeitig erscheinenden schrägen oder netzförmigen Verbindungen der Spurstränge. (Vgl. § 61.)

b) Zwischen je zwei Blattspursträngen treten sehr schmale, nur aus einer oder wenigen Radialreihen von Elementen gebildete, und von jenen wie von einander durch ebenso schmale ungleichnamige Radialstreifen (Parenchym) ge-

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863, 373.

trennte collaterale und normal orientirte Zwischenbündelchen auf. Ihr Längsverlauf ist derart undulirt, dass sie innerhalb des Internodiums in kurzen Höhenabständen abwechselnd seitliche Vereinigung und Trennung zeigen, sowohl mit einander als mit den Blattspursträngen, daher ein Netz bilden mit senkrecht gestreckten, schmalen Maschen, welche von den Parenchymstreifen ausgefüllt werden. Der ganze Process beginnt an den seitlichen Rändern der Blattspurstränge und setzt sich von diesen aus über die interfascicularen Abschnitte des ursprünglichen Ringes fort. Man kann daher sagen, dass die Blattspurstränge durch successive Verbreiterung an ihren Seitenrändern zum geschlossenen Ringe zusammenfliessen, welcher nur von den schmalen radialen Parenchymstreifen durchsetzt wird und in welchem die primären Blattspurstränge nur mehr durch ihr tieferes Einspringen ins Mark (und die specielle Structur dieses einspringenden Theils) ausgezeichnet bleiben. In den exquisiten Fällen kann der ganze so gebildete Körper geradezu ein collaterales, im Querschnitt ringförmiges Gefässbündel genannt werden. Die Entstehung und Orientirung der Cambiumzone ist in den in Rede stehenden Fällen wesentlich die gleiche, wie in den früher aufgeführten.

Am deutlichsten tritt dieses Zusammenfliessen der Blattspuranlagen zum Ringe bei solchen Internodien auf, welche nur wenige Spurstränge von einfachem Verlaufe enthalten. Im Internodium von Evonymus latifolius[1]) erscheinen zuerst, an zwei diametral entgegengesetzten Punkten, zwischen Mark und Aussenrinde die Anlagen der einsträngigen Spuren des zugehörigen Blattpaares; dann mitten zwischen den ersten die Spuren des nächsthöheren Paares. Von den Seitenrändern dieser vier Stränge, nach deren Entstehungsfolge, gehen dann rasch folgende Theilungen durch die interfascicularen Streifen, um die kleinzellige Anlage des geschlossenen Bündelrings zu bilden; und in dieser findet endlich die Bildung der definitiven Gewebe statt, beginnend mit neuen Theilungen und consecutiver Differenzirung in den ersten Ausgangspunkten der Ringbildung und in derselben Richtung wie diese zum Abschluss fortschreitend. Der ganze Ring, auch die ursprünglichen Blattspuranlagen, besteht schliesslich, zumal im Gefässtheil, aus abwechselnden Radialstreifen von Bündeln und ungleichnamigen Elementen, welche den angegebenen Längsverlauf zeigen. Ganz ähnlich verhält sich Fraxinus[2]), ferner schliessen sich hier wohl die meisten mit sehr regelmässig radial geordnetem Holzring versehenen Rubiaceen, Asclepiadeen, Apocyneen u. s. w. an. Vgl. §§ 61, 63.

Weniger übersichtlich ist die Bildung des geschlossenen Rings bei den mit zahlreichen und von Anfang an durch sehr schmale Interfascicularstreifen getrennten Blattspurbündeln versehenen Internodien, z. B. Acer, Sambucus[3]) u. s. f.; jedoch ist das Resultat wesentlich das gleiche. In wie weit der Schluss des Ringes von den zusammenfliessenden Rändern der Blattspurbündel allein ausgeht oder auch von kleinen, nach Art von Clematis entstehenden Zwischenbündeln, bleibt für die Einzelfälle zu untersuchen.

c) Die Verschmelzung der Gefässbündel zum zusammenhängenden Ring kann noch weiter gehen, indem nicht wechselnd ungleiche Radialstreifen

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863, 360.
2) Vgl. Nägeli, Beitr. 1, p. 95.
3) Vgl. Nägeli, l. c. —

zwischen den ursprünglichen Bündeln auftreten, sondern das ganze diese Zonen bildende Gewebe Gefässbündelbau erhält — wenn dieser Ausdruck der Kürze wegen erlaubt ist; d. h. aus Gefässbündelelementen ähnlicher Structur und Anordnung, wie der später entwickelte Theil und der secundäre Zuwachs der Spurstränge besteht. Die unten folgenden Beschreibungen werden dies näher erläutern. Bildung und Orientirung der Cambiumzone sind wiederum die gleichen wie in den anderen Fällen. Hartig[1]) und Sanio geben dieses Verhalten an für Ephedra monostachya, Cheiranthus Cheiri und Mühlenbeckia complexa, Hieracium, Pyrethrum, Galium, Plantagineen und andere sogleich zu nennende Pflanzen. Ich finde es bei Cobaea, Crassulaceen[2]) (Sedum spec., Sempervivum arboreum, Echeveria pubescens), Caryophylleen[2]) (Dianthus plumarius, Silene italica), Rumex lunaria, Campanula Vidalii, Lobelia syphilitica, Xanthosia rotundifolia, Centradenia grandifolia. Viele andere Melastomaceen, nach Chatin's[3]) Darstellung auch Rhinanthaceen, scheinen sich ebenso zu verhalten, jedoch ist hier nach einer und der anderen Species ein sicherer Schluss selbst auf nächstverwandte nicht zulässig, da z. B. Rumex alismifolius im Gegensatz zu dem erwähnten R. lunaria den unter b) genannten Bau besitzt. Vgl. auch unten, § 147.

§ 135. Nach der herkömmlichen Terminologie wird in dem Stamme des Dicotylentypus der auf der Innenseite der Cambiumzone gelegene, die gesammten Gefässtheile in sich begreifende Theil des Rings Holz, Holzkörper (Xylem, Nägeli) genannt, alles, was ausserhalb der Cambiumzone liegt, die Rinde (Cortex). Letztere theilt sich ein in die nach innen vom Cambium begrenzte, sämmtliche Siebtheile des Rings enthaltende und durch sie charakterisirte innere oder Bastzone, Bast, Liber[4]) (Phloem) und die ausserhalb dieser befindliche Aussenrinde,[5]) Duhamel's[6]) Enveloppe cellulaire. In dem Holzkörper bilden die Gefässbündelelemente Stränge von der beschriebenen Anordnung, Holzstränge; der Bastkörper zeigt ebensolche, in ihrer Anordnung den Holzsträngen entsprechende Baststränge; oder, wenn man will, Xylem-, Phloem-Stränge. Die aus ungleichnamigem Gewebe — in weitaus den meisten Fällen aus Parenchym — gebildeten, im Querschnitt radialen Streifen zwischen den Strängen heissen Markstrahlen. Jeder derselben besteht aus einem dem Holzkörper angehörigen Abschnitt, Holzmarkstrahl (Markstrahl katexochen, Nägeli), und einem in der Bastzone liegenden (Rindenmarkstrahl, Rindenstrahl Nägeli). Die bei der Anlegung des Holzrings gebildeten Markstrahlen gehen vom Marke zur Aussenrinde durch. Sie sind hiernach grosse Markstrahlen genannt worden im Gegensatz zu später entstehenden, das Mark nicht erreichenden, also in dieser Beziehung kleineren. Nach ihrer Entstehung im ersten Anfang des Holzrings haben sie auch den Namen der ursprünglichen, primären, erhalten.

Die genetischen Beziehungen, auf welche letztere Bezeichnung hinweist,

---

1) Bot. Ztg. 1859, p. 94.

2) Regnault, Ann. sc. nat. 4. Sér. T. XIV, p. 87. — Hartig, l. c.

3) Anat. comparée, p. 221.

4) »Liber, seu interior corticis amictus, ligno contiguus«, fibris reticulatis .... compositus. Malpighi, Anat. Plant. Cap. I.

5) Vgl. oben, p. 246.

6) Physique des arbres I, p. 15.

sind jedoch für die anatomisch gleichen grossen Markstrahlen nicht überall gleich, wie aus dem Obigen hervorgeht. In dem sub 1) bezeichneten Falle sind sie mit den ursprünglichen identisch, also der Ausdruck primäre Markstrahlen dem strengen Wortsinne nach zutreffend. Bei dem unter 2) a) und b) beschriebenen Verhalten sind dagegen die grossen Markstrahlen aus den ursprünglichen secundär entstanden, primäre Strahlen im Sinne des ersten Falles nach Schluss des Holzrings überhaupt nicht mehr vorhanden. Die unter 2, c) erwähnten Pflanzen haben nach dem oben Gesagten weder grosse noch primäre Markstrahlen, die im Holze von Ephedra später auftretenden sind sämmtlich kleine, das Mark nicht erreichende.

Die Cambiumzone endlich gliedert sich, je nachdem sie an Markstrahl oder Holz- resp. Baststrang grenzt, in Strang- und Markstrahl-, fasciculare und interfasciculare Abschnitte.

Sanio's von der vorstehenden abweichende Terminologie, deren Anwendbarkeit schwer überwindbare Schwierigkeiten entgegenstehen dürften, vgl. Bot. Ztg. 1863, p. 372.

In der Cambiumzone dauert — mit winterlichen Pausen — das Wachsthum nach den Richtungen des Stammquerschnittes an; dem Wachsthum folgen entsprechende Zelltheilungen; von den Theilungsproducten werden die an Holz und Bast angrenzenden diesen jeweils als definitive Gewebe hinzugefügt, eine zwischen beiden liegende Zone aber bleibt meristematisch und von ihr aus wiederholt sich der Neubildungsprocess.

Die durch denselben dem Holze und Baste zutretenden Gewebemassen sind das secundäre Holz und der secundäre Bast.

Die Gliederung beider bleibt bei dem normalen Dicotylentypus in dem ganzen Zuwachs wesentlich die gleiche, oder doch eine durchaus ähnliche wie die des Bündelrings unmittelbar nach der ersten Bildung der Cambiumzone und der Zwischenstränge. Auf der Holzseite werden den vorhandenen Markstrahlen in ihrer ursprünglichen Richtung fortwährend neue, den ersten gleichnamige Elemente hinzugefügt, derart dass dieselben, nach absolutem Maass und Zellenzahl, entweder überall die gleiche Höhe und Breite behalten, oder mit ihrer Vergrösserung in radialer Richtung allmählich und meist relativ wenig an Breite zunehmen; letzteres zumal bei breiten vielschichtigen Markstrahlen, wie im Stamme von Quercus, Casuarina, Clematis, Atragene u. s. f. Der gesammte Holzkörper bleibt hierdurch eingetheilt in eben so viele Hauptstränge oder Hauptabschnitte, als bei Abschluss des Ringes Stränge zwischen den grossen Markstrahlen vorhanden waren, und diese Stränge werden nach aussen successive breiter, im Querschnitt keilförmig. Sie bestehen einestheils wiederum aus ihren ursprünglichen gleichnamigen Elementen, deren specielle successive eintretende Verschiedenheiten unten dargestellt werden sollen; anderntheils treten in ihnen radial gestellte, den grossen Markstrahlen in Bau und Richtung im wesentlichen gleiche Platten ungleichnamigen Gewebes auf: nicht bis zum Marke reichende kleine, kurze, secundäre Markstrahlen, welche den Hauptabschnitt oder -Strang in Theilabschnitte zerlegen. In jeder successiven Zuwachszone treten neue kleine Markstrahlen auf, jeder von diesen aber wächst, einmal angelegt, in radialer Richtung fort gleich den ersten Markstrahlen. Jeder Hauptholzabschnitt wird daher durch Markstrahlen

zerklüftet, welche nach aussen zu successive zahlreicher werden und successive weniger tief markwärts einspringen.

Auf der Rindenseite finden durchaus ähnliche Verhältnisse wie im Holze statt: die Bastzone bleibt durch die an der Cambiumgrenze gleichnamig fortgebildeten und hier jeweils dieselbe Breite wie im Holze zeigenden grossen Markstrahlen in Hauptabschnitte getheilt, jeder dieser durch secundäre, successive kleinere Markstrahlen, welche die Verlängerung solcher des Holzes sind, in Theilabschnitte. Die gleichnamigen Strahlen und Abschnitte des Holzes und Bastes passen an der Cambiumgrenze aufeinander, die successive jüngeren, im Holze weniger tief markwärts eindringenden Strahlen dringen im Baste weniger weit nach aussen vor; die keilförmige Verbreiterung der Strangabschnitte im Querschnitt ist selbstverständlich beim Baste in umgekehrtem Sinne gerichtet wie beim Holze.

Kleine, noch innerhalb des normalen Typus zu stellende Abweichungen von dieser Gliederung kommen hie und da vor. Als solche sind zu bezeichnen

a) Hartig's[1]) aussetzende Markstrahlen. Bei Fagus und bei exotischen Gehölzen laufen im Holze einzelne Markstrahlen nicht bis zur Cambiumgrenze, sondern endigen aussen innerhalb des Holzstranges. Es ist jedoch noch zu untersuchen, ob diese in Querschnitten durch wenig hohe Markstrahlen hervortretende Erscheinung immer in einem wirklichen Aufhören des Strahls und einer Bildung von Strangelementen an seiner Aussengrenze ihren Grund hat, und nicht vielleicht in einer verticalen Auf- oder Abwärtskrümmung desselben, in Folge welcher seine radiale Fortsetzung nach aussen in eine andere Querschnittsfläche zu liegen kommt, als die durch das Messer getroffene, in welcher der innere Abschnitt liegt.

b) die unten zu beschreibenden, manchen Hölzern eigenen Markflecke.

c) das Auftreten aus dem Cambium entstehender nachträglicher Zwischenbündel innerhalb älterer Markstrahlen. In den Internodien von Atragene alpina kommt diese Erscheinung in einer Form vor, welche sich ganz an die normalen Vorgänge, zumal bei den verwandten Clematis-Arten anschliesst. Die jährigen Internodien der untersuchten Exemplare zeigten sämmtlich nur die 6 wie bei Clematis (p. 255) verlaufenden Blattspurstränge, durch 6 grosse Markstrahlen getrennt und gleich diesen durch eine ringsumgehende Cambiumzone mit secundärem Zuwachs versehen. Aelteren, mindestens zweijährigen Internodien verbleibt dieser Bau (unter fortdauerndem Secundärzuwachs) dauernd, sie entsprechen also dem oben sub 1) angegebenen Typus. Bei anderen dagegen treten in oder nach dem zweiten Jahre Zwischenbündel auf, und zwar in dem regelmässigsten Falle eines jederseits von jedem medianen Spurstrang, so dass die Gesammtzahl der Stränge jetzt 10 beträgt. In manchen Fällen fehlen von den 4 Zwischenbündeln 1, 2, oder 3, die Gesammtstrangzahl ist also 9, 8, 7. Der Längsverlauf der Zwischenbündel ist der für Clematis angegebene; nur einmal fanden sich in einem kurzen Internodium zwischen zwei Spursträngen deren 2, kleine, welche in ihrem undulirten Längsverlauf unregelmässig mit einander anastomosirten. Bau und späterer Dickenzuwachs der Zwischenbündel ist dem der 6 Spurbündel gleich.

---

1) Bot. Ztg. 1859, p. 94.

Clematis Vitalba zeigt manchmal eine ähnliche Erscheinung, indem in den 12 grossen Markstrahlen oder in einzelnen derselben nachträglich undulirt verlaufende Zwischenbündelchen auftreten[1]). Doch scheint der Vorgang hier selten zu sein, ich konnte ihn an meinem Material, selbst zolldicken Stämmen, nicht finden. Constant, wie es scheint, und daher die betreffenden Stämme streng genommen schon vom normalen Dicotylentypus entfernend, tritt die Bildung nachträglicher Zwischenstränge, in den breiten Markstrahlen des Holzes der Casuarinen auf.[2]) Der innere, älteste Theil derselben geht ohne Unterbrechung senkrecht durch das ganze Internodium. Weiter nach aussen treten nach einigen Jahren erst sehr kleine, mit fortschreitendem Zuwachs aber immer stärker werdende Zwischenstränge auf, welche in unregelmässig undulirtem Verlauf vielfach miteinander und den angrenzenden Hauptsträngen anastomosiren. Im älteren Holze, schon an zolldicken Aesten, wird der dem ursprünglichen Markstrahl entsprechende Raum durch ein spitzmaschiges unregelmässiges Netz kleiner Stränge getheilt. Menispermum canadense zeigt die gleiche Erscheinung in minder auffallendem Grade. In wie weit den nachträglichen Holzsträngen auch eben solche Baststränge entsprechen, bleibt noch zu untersuchen.

§ 136. Der einmal angelegte Cambiumring nimmt, unter successiver reciproker Holz- und Bastdifferenzirung fortwährend an Dicke und Umfang zu. Das Wachsthum der Querdurchmesser seiner einzelnen Zellen erfolgt, wenn dieselben auch in vielen Fällen innerhalb bestimmter Grenzen Zunahme zeigen, doch in weit geringerem Verhältniss als das Gesammtwachsthum; vielmehr findet eine stete Vermehrung der Zellenzahl durch Theilung der vorhandenen statt. Gesammtwachsthum, Theilungen, holz- und bastwärts gehende Differenzirung der Theilungsproducte erfolgen während der Perioden lebhafter Vegetation; sie stehen still während der (winterlichen) Ruheperioden. Der Gang der successiven Theilungen und Differenzirungen lässt sich selbstverständlich zunächst nur durch Untersuchung während der Vegetationsperiode, zumal am Anfang derselben feststellen. Zur Prüfung und Bestätigung des dabei gewonnenen Resultats ist eine Vergleichung des winterlichen Ruhezustandes nützlich.

Um den allgemeinen Gang der Theilungen darzustellen, sei zunächst der Querschnitt allein betrachtet und angenommen, dass die Cambiumschicht sammt den nächstangrenzenden jüngsten Holz- und Bastlagen aus durchweg gleichartigen in radiale Reihen geordneten Zellen besteht, was für die Holzstränge ziemlich genau zutrifft.

Sanio[3]) hat zuerst an Pinus silvestris folgende Regel festgestellt, s. Fig. 195. Alle Zellentheilung geht aus von einer einzigen auf dem Querschnitt einreihigen, ringförmigen, meristematischen Zellschicht, welche die Initialschicht heissen möge. Jede (Initial-) Zelle dieser theilt sich durch eine tangentiale Längswand in zwei Tochterzellen, von welchen die eine wiederum Initiale wird, die andere Gewebemutterzelle; und zwar gilt letzteres entweder von der inneren der zwei Tochterzellen, sie geht zum Holze, oder von der äusseren, sie

1) Vgl. Sanio, Bot. Ztg. 1863, p. 127.
2) Göppert, Linnaea XV (1841), p. 747, Taf. IV, Fig. 7. — Sanio, l. c.
3) Pringsheim's Jahrb. Bd. IX.

geht zum Baste über. In dem ganz regulären Falle von Pinus silvestris theilt sich dann jede Gewebemutterzelle einmal durch eine tangentiale Wand und ihre beiden Theilungsproducte werden direct zu Gewebeelementen. Von letzterer Regel lassen sich aber schon hier bei P. silvestris Abweichungen nachweisen: von den ersten Theilungsproducten der Gewebemutterzelle theilt sich vor dem Uebergang in definitive Gewebeelemente eine noch einmal — beim Holze stets die äussere, beim Baste meist die innere, seltener die äussere; oder jede theilt sich noch einmal. Im ersteren Falle gehen also aus einer Gewebemutterzelle 3, im letzteren 4 Gewebeelemente hervor.

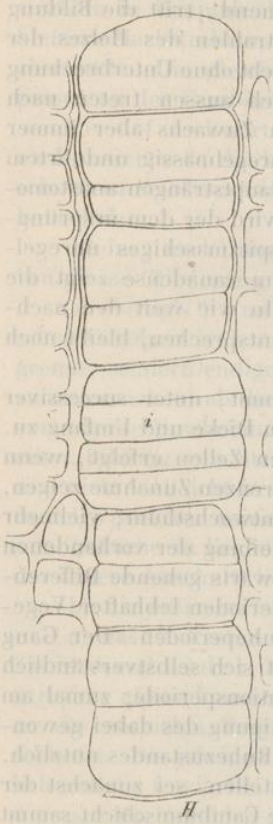


Fig. 195.

Die Untersuchung guter Querschnitte durch die active und die ruhende Cambiumzone der verschiedensten Laub- und Nadelhölzer bestätigt das von Sanio bei Pinus silvestris erhaltene Hauptresultat für die Holzstränge (vgl. Fig. 196, 197). In jeder Radialreihe eine sich tangential theilende Initiale, aus deren Theilung jedesmal eine neue Initiale und eine Gewebemutterzelle hervorgehen; aus weiterer 1—2maliger Theilung dieser dann die definitiven Gewebeelemente. Schon nach der Erfahrung an Pinus silvestris sind bezüglich der Theilungen, durch welche letztere erzeugt werden, mannichfache Einzeldifferenzen zu erwarten, wenn über diesen schwierigen Gegenstand einmal ausgedehntere Detailuntersuchungen angestellt werden.

In den meisten untersuchten Fällen finden in den Gewebemutterzellen die Längstheilungen in keiner anderen als der tangentialen Richtung statt, die Gewebeelemente sind daher ursprünglich immer in radiale Reihen geordnet und Abweichungen hiervon Folge späterer Verschiebung. Ausnahmen hiervon kommen jedoch vor in dem Baste mancher Pflanzen, bei Anlegung der Siebröhren, indem die Mutterzelle eines Gliedes dieser durch eine oder mehr als eine excentrische, weder radial noch tangential gerichtete Wand in ein Siebröhrenglied und Cambiformzellen getheilt wird; vgl. p. 337. So wohl bei allen den zahlreichen Fällen unregelmässiger Gruppirung der Siebröhren; es ist jedoch unentschieden, in wie weit hier Verschiebungen in Folge nachträglichen Längenwachsthums der Elemente vorkommen, wodurch dasselbe Resultat in der Anordnung dieser erreicht werden könnte.

Schon die angegebenen Variationen in der Abgliederung und Theilung der

Fig. 195. Pinus silvestris. Cambiumzone, Querschnitt durch eine Radialreihe, nach Sanio (650). *H* Holzseite. *i* (vermuthliche) Cambium-Initiale. Von *i* gegen *H* Holzzwillinge, von *i* bastwärts Bastzwillinge; die an *i* bastwärts grenzende Zelle ist noch ungetheilte Gewebemutterzelle für den Bast, wenn die vorangestellte Deutung von *i* richtig; anderenfalls ist sie die Initiale und *i* noch ungetheilte Gewebemutterzelle für das Holz.

Gewebemutterzellen zeigen, dass die Initialen eines Cambiumrings mit ihren radialen Seitenflächen nicht immer genau auf einander passen, und dass auch die gleichwerthigen Producte ihrer Theilungen in sämmtlichen Radialreihen miteinander nicht glatte, sondern vielfach gebrochene Ringzonen bilden. Vgl. Fig. 196 und Sanio, l. c. Taf. 5—8. Hierzu kommt, dass, wie schon flüchtige Betrachtung lehrt, der Zuwachs auf der Holzseite fast immer bei weitem ausgiebiger als auf der Bastseite ist.

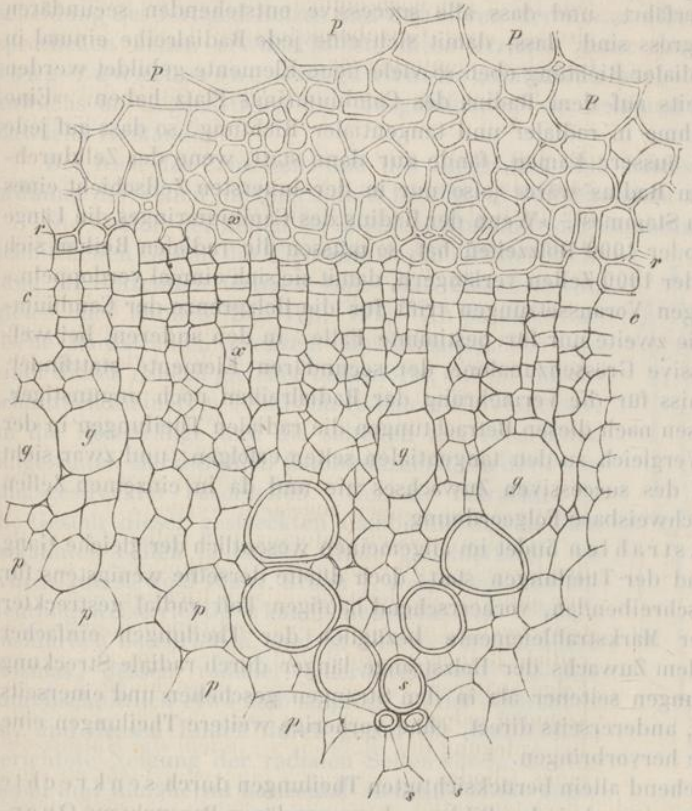


Fig. 196.

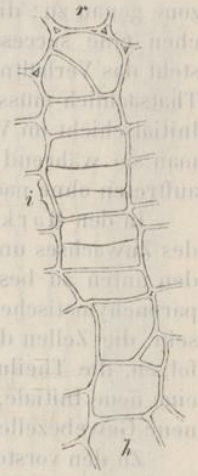


Fig. 197.

Die successive entstehenden Holz- und Bastelemente sowohl wie die Zellen der Initialschicht nehmen zwar mit fortschreitendem Dickenwachsthum in bestimmten Fällen eine Zeit lang an Grösse zu, wie unten näher besprochen werden wird; doch tritt von einem bestimmten Zeitpunkt an eine constante Durch-

Fig. 196. Sambucus nigra. Junges Internodium. Querschnitt. (220). *P*, *P* Grenze des Parenchyms der Aussenrinde. Zwischen *P*—*P* und *r*—*r* primäre Bastzone (Siebtheil), *c* Cambialzone. *g*, *g* in Bildung begriffene (Tüpfel-)Gefässe. *p*—*p* Markparenchym. Die doppelt contourirten Querschnitte bei und nach oben von *s* Spiralgefässe eines Blattspurbündels.

Fig. 197. Die Radialreihe *x*—*x* aus der Cambiumschicht von Fig. 196, (600) *i* scheint die eben getheilte Cambiuminitiale zu sein. *h* Holzseite, *r* Rindenseite.

schnittsgrösse für alle später hinzukommenden Elemente ein und in anderen Fällen bleibt die durchschnittliche Grösse von Anfang an nahezu gleich.

Es muss daher mit dem fortschreitenden Dickenwachsthum die Zahl der Elemente in den tangentialen Zonen, also die Zahl der Radialreihen, fortdauernd vermehrt werden und dieses geschieht durch radiale Theilung der Initialzellen in zwei gleichwerthige Tochterzellen, welche dann in der beschriebenen Weise als Initialen fungiren. Eine einfache theoretische Betrachtung[1]) zeigt, unter der Voraussetzung, dass der Holzcylinder innerhalb des Cambiums keine Erweiterung mehr erfährt, und dass alle successive entstehenden secundären Elemente gleich gross sind, dass, damit sich eine jede Radialreihe einmal in zwei spalte, in radialer Richtung eben so viele neue Elemente gebildet werden müssen, als bereits auf dem Radius des Cambiumrings Platz haben. »Eine gleichgrosse Zunahme in radialer und tangentialer Richtung, so dass auf jede innere Zelle zwei äussere kämen, fände nur dann statt, wenn der Zelldurchmesser gleich dem Radius wäre« (also nur in der innersten Zellschicht eines marklos gedachten Stammes). »Wenn der Radius des Cambiumringes die Länge von 50 oder 100 oder 1000 Holzzellen hat, so müssen die radialen Reihen sich um 50 oder 100 oder 1000 Zellen verlängern, damit sie sich einmal verdoppeln.« Die erste der obigen Voraussetzungen trifft für die Holzgrenze der Cambiumzone genau zu; die zweite nur für bestimmte Fälle. In den anderen, bei welchen eine successive Grössenzunahme der secundären Elemente stattfindet, steht das Verhältniss für die Vermehrung der Radialreihen noch ungünstiger. Thatsächlich müssen nach diesen Betrachtungen die radialen Theilungen in der Initialschicht im Vergleich zu den tangentialen selten erfolgen; und zwar sieht man sie während des successiven Zuwachses hie und da in einzelnen Zellen auftreten ohne nachweisbare Folgeordnung.

In den Markstrahlen findet im allgemeinen wesentlich der gleiche Gang des Zuwachses und der Theilungen statt; doch dürfte derselbe wenigstens für den unten zu beschreibenden, vorherrschend häufigen Fall radial gestreckter parenchymatischer Markstrahlelemente bezüglich der Theilungen einfacher sein, die Zellen dem Zuwachs der Holzstränge länger durch radiale Streckung folgen, die Theilungen seltener als in den Strängen geschehen und einerseits eine neue Initiale, andererseits direct, ohne vorherige weitere Theilungen eine neue Gewebezelle hervorbringen.

Zu den vorstehend allein berücksichtigten Theilungen durch senkrechte Längswände kommen bei der Bildung des secundären Parenchyms Quertheilungen, bei der Anlegung kleiner Markstrahlen wohl auch schräge hinzu. Von diesen kann erst unten, nach Darstellung der Gestaltverhältnisse der Cambiumzellen die Rede sein.

Will man mit dem Namen Cambium eine von Holz und Bast streng unterschiedene Zone bezeichnen, so besteht diese, dem Gesagten zufolge, aus zwei resp. drei differenten Zellschichten, nämlich 1) der einfachen Initialschicht und 2) den Gewebemutterzellen, und zwar a) denen der Holzseite, b) denen der Bastseite. Die eventuellen Modificationen an den Markstrahlen brauchen hier nicht wiederholt zu werden. An die beiden Mutterzellschichten grenzen

1) Nägeli, Dickenwachsthum des Stengels etc. bei den Sapindaceen, p. 15.

dann die Theilungsproducte dieser an, welche schon zum Holze resp. zum Baste gehören. Da die definitive Gestaltung dieser einige Zeit erfordert, und sie im ersten Anfang ihren Mutterzellen gleich sein müssen, so ist ihre scharfe Unterscheidung von der Cambiumzone, selbst im Zustand der Winterruhe, practisch meist sehr schwierig, sie werden daher in den Beschreibungen gewöhnlich unter der Bezeichnung Cambium mitbegriffen. Man kann sie als Jungholz und Jungbast von dem eigentlichen Cambium unterscheiden, für den Fall aber, wo diese Unterscheidung nicht getroffen oder gleichgültig, dagegen eine Unterscheidung des fertigen Holzes und Bastes von der Gesammtheit der soeben besprochenen Zonen erwünscht ist, diese letzteren unter dem Collectivnamen Jung-Zuwachszone, Jungzuwachs zusammenfassen, — das Wort Jungzuwachs im Gegensatz zu dem ausgebildeten, aus Holz und Bast bestehenden Zuwachs verstanden.

Der Bau des Cambiums und des Jungholzes und -Bastes ist, was die Anordnung der Zellen im Querschnitt betrifft, in Vorstehendem angegeben.

Die Gestalt der Zellen ist in jedem Abschnitt der Cambiumzone der durchschnittlichen Gestalt der Elemente des in radialer Richtung angrenzenden fertigen Holz- und Bastabschnitts gleich oder ähnlich (Fig. 198, 199). An parenchymatische Markstrahlen grenzen Cambiumabschnitte von einer diesen nahezu gleichen Zellenform, nur mit durchschnittlich kleinerem relativem radialem Durchmesser, an die Holzstränge und die seltenen aus Faserzellen aufgebauten Markstrahlen Cambiumzellen von der Form längsgestreckter Faserzellen. Genauer betrachtet ist die Gestalt dieser gestreckten Cambiumzellen in allen bekannten Fällen in hohem Grade gleichförmig. Sie wurde zuerst wohl von A. Braun [1]), wenn auch nur andeutungsweise richtig erkannt, neuestens von Velten [2]) ausführlich beschrieben, und ist die eines rechteckigen Prismas, dessen radialer Querdurchmesser kleiner (durchschnittlich etwa halb so gross) als der tangentiale ist, und dessen Enden durch gegen die Radialfläche gerichtete Neigung der radialen Seitenwände in eine radial und annähernd horizontal stehende Kante zugeschärft sind. Die Neigung der Seitenwände ist meist nur einseitig und alsdann abwechselnd nach rechts und links gerichtet, seltener (z. B. Caragena arborescens, Cytisus Laburnum) beide Radialflächen dachartig gegeneinander geneigt. Die Steilheit der Neigung wechselt theils individuell,

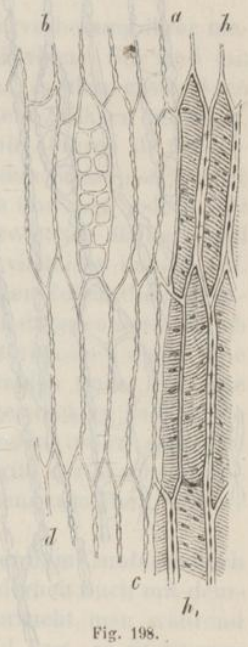


Fig. 198.

Fig. 198. Cytisus Laburnum, dreijähriger Ast, während der Winterruhe (März). Tangentialschnitt (145). *a c b d* die an das Herbstholz *h* des vorigen Jahres grenzende Zuwachs- und Cambiumzone, oben einen Markstrahl enthaltend.

1) Monatsber. d. Berliner Acad. 7. Aug. 1854, p. 50 d. Sep. Abdr. Anmerkg.

2) Bot. Ztg. 1875, p. 841. — Vgl. auch Sanio, Bot. Ztg. 1863, p. 108. — N. Müller, Bot. Unters. Heft IV.

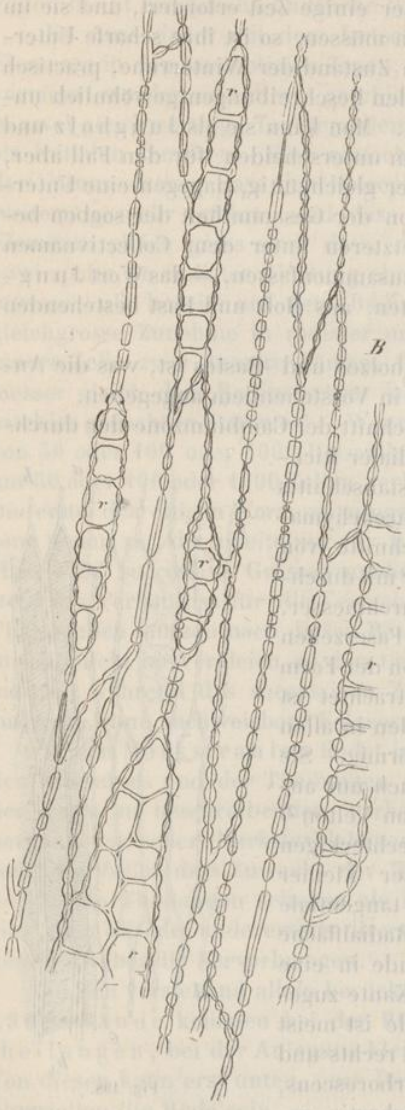


Fig. 199.

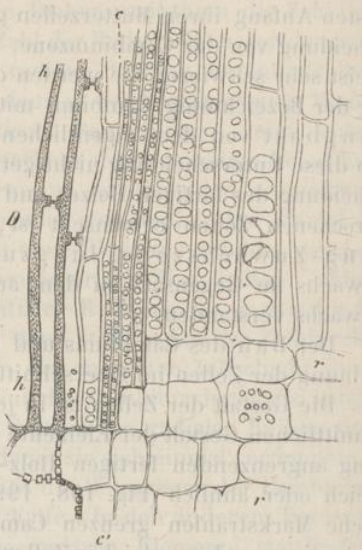


Fig. 200.

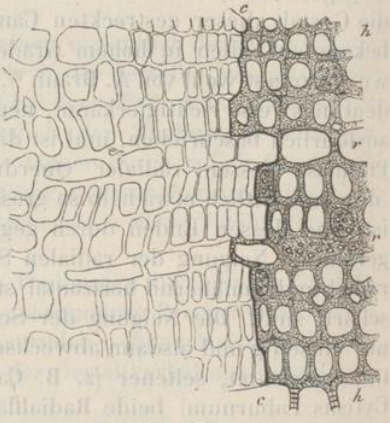


Fig. 201.

Fig. 199—201. Fraxinus excelsior. Zweijähriges Stamm-Internodium während der Winterruhe, Anfang März (375). Fig. 199. Tangentialer Längsschnitt durch die direct an das fertige Holz grenzende Schicht der Jungzuwachszone. *r* Markstrahlen. — Fig. 200. Radialer Längsschnitt; *D*, *h* fertiges Holz; *c c'* Grenzschicht zwischen diesem und dem Jungzuwachs; letzterer mit Reihen runder (zu dunkel contourirter) Tüpfel auf den radialen Zellwänden, und nach rechts in die inneren Bastzonen übergehend. *r* Markstrahl. Fig. 201. Querschnitt. *c c* *h h* fertiges vorjähriges Holz, schattirt. *c—c* Grenze zwischen diesem und dem nach links folgenden Jungzuwachs. *A* Bast, *r* Markstrahlen.

theils durchschnittlich nach Species und ist im Ganzen um so grösser, je mehr die Zellen gestreckt sind; die relativ kurzen Cambiumzellen von Tilia parvifolia haben z. B. unter etwa 45° geneigte Endflächen, die relativ sehr langen von Hamamelis virginiana sind in der Tangentialansicht ganz allmählich verjüngt und zugeschärft. Sehr schwach geneigte oder horizontale Endflächen kommen nur vereinzelt, zumal über und neben Markstrahlen vor (Fig. 199). Aus den beschriebenen Gestaltverhältnissen folgt, dass die gestreckten Cambiumzellen, da sie als Meristem in lückenlosem Schlusse stehen, in der Regel auch der Länge nach ununterbrochne Reihen bilden, und nur im Falle gleichförmiger zweiseitiger Zuschärfung alternirende Horizontalreihen.

Die absolute Durchschnittsgrösse der Cambiumzellen wechselt nach den Arten, wie unten (§ 153) anzugeben sein wird. Sie bleibt in bestimmten Fällen durchschnittlich die gleiche während des ganzen Dickenwachsthums, oder nimmt eine Reihe von Jahren hindurch stetig zu, bis eine annähernd constant bleibende Grösse erreicht wird. Und zwar erstreckt sich die Zunahme auf alle Durchmesser, so dass die Gesammtform, wenn auch nicht genau, doch annähernd die gleiche bleibt.

Die Structur der Cambiumzellen ist durch die Hervorhebung ihrer meristematischen Eigenschaften der Hauptsache nach angegeben. Sie sind mit dichtkörnigem Protoplasma und scharf hervortretendem, in den gestreckten gleichfalls der Zelle gleichsinnig spindelförmig gestrecktem Zellkern versehen, in den Markstrahlen mancher Holzgewächse (Vitis, Begonia) führen sie Chlorophyll und im Winter kleine Stärkekörner (Vitis, Aristolochia Sipho u. a.). Ihre Cellulosewände sind zur Zeit lebhaften Wachsthums dünn und zart, jedoch tritt selbst hier die sogleich anzugebende Verschiedenheit zwischen Radial- und Tangentialflächen wenigstens andeutungsweise häufig, vielleicht immer auf. Beim Eintritt in die Winterruhe bleiben an den gestreckten Zellen die tangentialen Wände glatt und relativ dünn; die radialen werden dagegen beträchtlich verdickt, die stark lichtbrechende Verdickungsmasse unterbrochen durch eine einfache Längsreihe rundlicher Tüpfel. In den Markstrahlen findet ähnliche Verdickung statt, und an den Grenzflächen gegen die gestreckten Zellen eine diesen entsprechende Tüpfelung; an den übrigen Wänden treten spärliche Tüpfel auf. (Fig. 198, 199—201.) Mit dem Wiedereintritt der Wachsthumsperiode wird die Verdickungsmasse anscheinend (wenigstens zum Theil) wieder aufgelöst.

An diesen Structureigenthümlichkeiten nehmen ausser dem Cambium auch die Jungholz- und Jungbastzellen Theil. Sie können insonderheit auch mit demselben in den Zustand der Winterruhe eintreten. Untersucht man während dieser die Jungzuwachszone zwischen fertigem Holz und Bast, so findet man concentrisch und radial geordnete Lagen von Zellen mit der beschriebenen Verdickung der Radialwände; einerseits scharf gegen das jüngste, durch seine derben verholzten Wände ausgezeichnete fertige Holz abgegrenzt; andrerseits gegen den Bast, hier jedoch mit wenig scharfer Abgrenzung an allen den Orten, wo die fertigen Elemente schwach verdickte und nicht verholzte Wände haben. Die Zahl der concentrischen cambiumähnlichen Lagen ist verschieden gross, und zwar oft in unmittelbar aneinander grenzenden Radialreihen, was in dem oben hervorgehobenen ungleichmässigen Gang der Zelltheilungen in denselben seine

Erklärung findet. Im einfachsten Falle liegt zwischen fertigen Bast- und Holzelementen nur die einfache Initialschicht; in exquisiter Form habe ich dies nur bei Juniperus communis beobachtet (vgl. unten, Fig. 207). Meistens zeigt der Querschnitt 2—4 oder noch mehr concentrische Lagen anscheinend gleicher, tangential abgeplatteter Zellen und erst sehr genaue Untersuchung lehrt, dass diese ungleichwerthig sind, indem eine immer die initiale, andere theils Gewebemutterzellen, theils Jungholz oder Jungbast sind. Letzteres ist zumal an der Holzseite oft deutlich bei Wiederbeginn des Wachsthums nach der Winterruhe, indem dann einzelne der Zellen direct, ohne weitere Theilungen, zu Gefässgliedern sich erweiternd gefunden werden (z. B. Vitis vinifera). Es sind also auch während der Winterruhe die Schichten des eigentlichen Cambium weder unter einander noch vom Jungbast und -Holz durch eine charakteristische Structur verschieden; vielmehr kann die ganze Zuwachszone, mag sie aus allen ihren möglichen Theilen oder dem Cambium oder der Initialschicht allein bestehen, in Winterruhe eintreten und nimmt alsdann überall die gleiche Structur an.

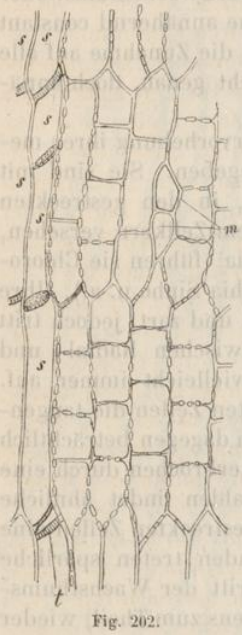


Fig. 202.

Nach beendeter Beschreibung der Zuwachszone ist noch auf die in derselben stattfindenden, oben unerledigt gelassenen queren und schrägen Zelltheilungen zurückzukommen. In den Markstrahlen finden solche nicht statt oder sind eventuell irrelevant. In den gestreckten Elementen dagegen treten sie als constante und wesentliche Erscheinung auf:

a) in den Gewebemutterzellen allgemein da, wo innerhalb des secundären Holzes und Bastes kurze parenchymatische Zellen, welche nicht zu den Markstrahlen gehören, und gefächerte Faserzellen gebildet werden: Holzparenchym, Bastparenchym etc. Fig. 202. Die Quertheilung ist eine einmalige oder mehrmalige, die Höhe der Theilungsproducte demnach von Anfang an verschieden; nach dem verschiedenen Ansatze der Querwände an die Seitenwände und dem Verhältniss der Stärke beider im fertigen Gewebe ist zu vermuthen, dass die Quertheilungen einerseits schon in dem frühen Zustande der Gewebemutterzellen auftreten (Holz- und Bastparenchym), andrerseits in der schon dem Jungholz oder -Bast zugehörigen Zelle (gefächerte Faserzellen); doch liegen hierfür noch keine genauern Untersuchungen vor. Vgl. unten § 144.

Quertheilungen der Gewebemutterzellen oder Jungholzzellen kommen ferner zuweilen vor bei der Bildung kurzgliedriger Gefässe. Die Glieder weiter Gefässe mit horizontalen Grenzflächen können kürzer sein als die Cambium-

Fig. 202. Cytisus Laburnum, tangentialer Längsschnitt durch die innerste Bastschicht desselben Zweiges wie Fig. 198, gleiche Vergrösserung wie diese. *s* Siebröhrenglieder. *t* eine tiefer als die Schnittfläche liegende Siebplatte. *m* kleiner, zwei Zellen hoher Markstrahl. Die übrigen Elemente sind Bastparenchymzellen, deren Entstehung aus der Quertheilung von Cambiumzellen durch die Vergleichung mit Fig. 198 deutlich wird.

zellen, aus welchen sie entstehen, der Längenunterschied aber dadurch zu Stande kommen, dass mit der Erweiterung die Höhe verringert wird durch Verschiebung der schrägen Endflächen in horizontale Lage.[1]) In anderen, z. B. bei Vitis von Cohn[2]), bei Acacia longifolia von Sanio[3]) beobachteten Fällen ist dagegen die Verkürzung der Gefässglieder so bedeutend, dass sie in jener Verschiebung keine ausreichende Erklärung findet, vielmehr die Annahme einer Quertheilung nothwendig macht.

b) In der Initialschicht müssen jene queren und schrägen Theilungen der gestreckten Zellen stattfinden, durch welche innerhalb der Holzstränge neue, aus kurzen Parenchymzellen bestehende kleine Markstrahlen angelegt werden. Dies folgt fast mit Sicherheit aus der Thatsache, dass der Markstrahl von seinem ersten Auftreten an durch die Initialschicht sich holz- und bastwärts erstreckt. Höchstens könnte noch angenommen werden, dass die erste Anlage durch Theilungen geschieht, welche sich gleichsinnig durch Cambium, Jungholz und Jungbast erstrecken. Die erste Bildung eines kleinen Markstrahls aus gestreckten Cambiumzellen ist schwer zu beobachten und zur Zeit noch wenig klar bekannt.[4]) Nach der Lage sehr kleiner, nur eine Zelle breiter und eine bis wenige Zellen hoher Markstrahlen in Tangentialschnitten durch die Cambium- und Zuwachszone lässt sich für dieselben aussagen, dass sie angelegt werden, entweder durch ein- bis mehrmalige quere Theilung eines Endes einer gestreckten Cambiumzelle, oder durch Abschneidung eines Stückes der radialen Seitenwand dieser mittelst einer gegen dieses (muschelförmig) concaven Theilungswand (vgl. Fig. 202, *m*). In der so angelegten ersten Zelle können dann weitere Quertheilungen eintreten. Für den häufigen Fall, dass ein so angelegter Markstrahl in den successiven Zuwachszonen nach Maass und Zellenzahl an Höhe zunimmt, lassen sich die verschiedenen Möglichkeiten für die Hinzufügung neuer Zellen leicht einsehen, der wirkliche Vorgang ist nicht sicher gestellt. Ferner ist nicht klar, ob nicht ein kleiner Markstrahl angelegt werden kann durch wiederholte Quertheilung einer ganzen gestreckten Cambiumzelle, oder selbst mehrerer übereinander stehender.

§ 137. Die secundären Holz- und Bastelemente sind, ihrer Entstehung entsprechend, etwa mit Ausnahme mancher Siebröhrengruppen, zu Anfang immer in radiale Reihen geordnet. Ein Dickenwachsthum der nach innen von der jeweiligen Zuwachszone gelegenen Gewebemassen, welches eine Verschiebung der Radialreihen zur Folge haben könnte, findet beim Holze höchstens während der Ausbildung der innersten Lagen statt, welche davon in Form von Verschiebung oder tangentialer Dehnung in der That beeinflusst werden können, später nicht mehr; für den Bast verhält sich dieses allerdings anders wegen der stetigen Erweiterung der secundären Zuwachszone, doch werden von den hieraus folgenden, später zu beschreibenden Verschiebungen erst die alten, äusseren Zonen in erheblichem Grade betroffen.

Die secundären Elemente müssen daher ihre ursprüngliche radiale Anordnung beibehalten

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863, 122.
2) Bericht über d. Verhandl. d. Schles. Gesellsch., Bot. Section, 1857, p. 44.
3) Pringsheim's Jahrb. IX, p. 56.
4) Siehe N. Müller, Bot. Untersuchungen, IV, p. 181. — Velten, Bot. Ztg. 1875, 842.

1) wenn sie bei ihrer definitiven Ausbildung die Gestalt und Länge, welche sie in dem cambialen Stadium hatten, wenig oder nicht verändern.

2) wenn sie zwar grösser werden als die Cambiumzellen, aber eine diesen ähnliche Gestalt, bei der Verlängerung speciell nur gegen die Radialebenen geneigte Endflächen behalten und sich mit diesen an und zwischen einander schieben.

Der erste Fall findet sich fast ausnahmslos bei den normal gebauten Markstrahlen (die Ausnahmen bei Atragene, Casuarina u. a. s. unten), bei den meisten Holzparenchymmassen, kurzen Tracheiden, z. B. von Cytisus Laburnum u. s. f. Höhe und Breite nehmen zwar hier, auch in Markstrahlen[1]) beim Uebergang aus dem Cambium in den definitiven Zustand öfters etwas zu, jedoch in geringem, die Gesammtgruppirung nicht änderndem Maasse.

Der zweite Fall betrifft die längsgestreckten Elemente (Faserzellen, Holzfasern, Tracheiden) des Holzes vieler und des Bastes der allermeisten holzbildenden Pflanzen. Das Längenwachsthum der aus dem Cambialzustand tretenden Theile ist übrigens auch in den hierher gehörigen Fällen ein geringes, wie die folgenden Paragraphen zeigen werden.

Das in Rede stehende Verhalten findet sich wohl ausnahmslos in allen Theilen von Holz und Bast der Coniferen; bei den Dicotylen im Weichbaste ziemlich allgemein, jedoch mit specieller Ausnahme der durch unregelmässige Siebröhrengruppen ausgezeichneten.

Die sklerenchymatischen Fasern des Bastes erhalten sich in der radialen Ordnung z. B. bei Carpinus, Corylus, Ostrya, Liriodendron, Magnolia acuminata, tripetala[2]). Die oben bezeichneten längsgestreckten Elemente des Dicotylen-Holzes behalten die radiale Ordnung z. B.[3]) bei Cunonia capensis, Viburnum Opulus, Staphylea, Hamamelis, Nerium, vielen Asclepiadeen, Rhus typhinum, Jatropha Manihot, Laurus nobilis, Camphora, Aesculus, Verbena maritima, Broussonetia, Catalpa, Paulownia, Hydrangea hortensis, Justicia carnea, Fuchsia, Melastomaceen[4]) u. s. w., vorwiegend, jedoch nicht ausschliesslich Pflanzen mit wirtelständigen Blättern, und ohne dass bei gleicher Blattstellung nicht auch andere Anordnung der Elemente vorkäme, wie das sogleich Anzuführende zeigen wird. —

Die ursprüngliche radiale Anordnung wird dagegen gestört oder aufgehoben

1) in Gruppen längsgestreckter Elemente, welche beim Uebergang aus dem cambialen in den Gewebezustand starke Verlängerung zeigen, dabei ihre vorzugsweise wachsenden und sich zuspitzenden Enden zwischen einander schieben und nicht nur gegen die Radialreihen, sondern auch in anderen Richtungen geneigte Endflächen, selbst Krümmung, Drehung der Enden erhalten.

2) wenn einzelne der ursprünglich gleichen Elemente bei der definitiven Ausbildung erhebliches Wachsthum in Richtung der Querdurchmesser erfahren.

Der erste Fall tritt vielleicht ein bei Bildung mancher unregelmässiger Siebröhrengruppen, doch ist dies nicht näher untersucht und zweifelhaft.

---

1) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle p. 164.
2) Hartig, Forstl. Culturpfl. p. 256. — Sanio, Bot. Ztg. 1863, 107.
3) Vgl. Sanio, l. c. 107, 115. 4) Vöchting, l. c.

Sicher dagegen findet er statt bei den im fertigen Zustande keinerlei regelmässige Reihenordnung zeigenden Faserelementen, welche auf ein vielfaches der ursprünglichen Cambiallänge heranwachsen: den Sklerenchymfasergruppen im Baste vieler Dicotylen, z. B. Tilia (Fig. 211), den Faserzellen, Fasern und gestreckten Tracheiden im Holze von Leguminosen (Cytisus Laburnum, Caragana etc.; am schönsten, wegen des Contrastes gegen die übrigen, die cambiale Form und Länge beibehaltenden Elemente des Holzes, bei Herminiera Elaphroxylon, vgl. § 150); von Ulmus suberosa, Morus alba, Celtis australis, Tamarix gallica, Ilex aquifolium, Cornus sanguinea, Pirus u. s. f.

Der zweite Fall findet allgemein statt bei der Ausbildung weiter Gefässe. Ursprünglich den übrigen Elementen gleich, erweitern sich die Gefässglieder oft auf ein vielfaches der anfänglichen Grösse; die angrenzenden Elemente werden hierdurch nicht nur verschoben, sondern vielfach in der Richtung der Gefässoberfläche quergezerrt, zusammengedrückt oder selbst völlig verdrängt, so dass nur Rudimente übrig bleiben.[1]) Je nach dem Grade der Erweiterung und der Zahl der weiten Gefässe in einem Stück des Querschnitts wird durch sie die Gesammtordnung der Elemente beeinflusst.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass alle die angegebenen Erscheinungen in verschiedenem Maasse eintreten und somit zwischen den extremen Fällen intermediäre vorkommen können.

§ 138. Die in Vorstehendem zunächst für den einzelnen Querabschnitt von Stamm und Wurzel betrachteten gesammten Zuwachszonen, Cambium, junges und fertiges Holz, Bast u. s. w. setzen sich, der Länge nach verfolgt, als ununterbrochene Schichten, sowohl über die successiven Abschnitte derselben Achse, als von der Hauptachse auf die Seitensprosse fort; und zwar jede der unterschiedenen Schichten eines Querabschnitts in die gleichnamigen und gleichzeitig entstandenen der successive folgenden Abschnitte; die Cambiumschicht eines Jahrestriebs, oder eine Jahresholzproduction desselben in die gleiche des nächstfolgenden Jahrestriebs u. s. w.

Der Längsverlauf der einzelnen, zumal der longitudinal gestreckten Elemente, wie derselbe in der Richtung der »Längsfaserung« von Holz und Bast hervortritt, zeigt eine Reihe bemerkenswerther, in gewissem, wenn auch nicht rigorosem Sinne, von den bisher besprochenen unabhängiger Erscheinungen. Bei der Betrachtung dieser soll hier abgesehen werden von der Torsion der ganzen Holz- und Bastmassen windender Stämme, insoweit sie in unmittelbarer Beziehung steht zu der Torsion der gesammten windenden Theile, deren Darstellung gegenwärtiger Arbeit fern liegt[2]).

In gerade und senkrecht gewachsenen Stämmen haben die in Rede stehenden Elemente meist eine von der Senkrechten abweichende schiefe Stellung ihrer Längsachse, und zwar sowohl im Baste als im Holze, für welch letzteres nähere, hier vorwiegend zu berücksichtigende Untersuchungen vorliegen[3]).

---

1) Eingehende Darstellung s. bei Velten, Bot. Ztg. 1875, p. 809 ff.

2) Für diese sei verwiesen auf H. de Vries, in Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg, Heft III, und die daselbst citirte frühere Literatur über diesen Gegenstand.

3) Siehe A. Braun, Ueber den schiefen Verlauf der Holzfaser, Monatsber. d. Berliner Acad. 7. August 1854. — Bot. Ztg. 1869, 747; 1870, 158.

Die Abweichung von der Senkrechten tritt meist weniger hervor in der Richtung der Radialebene, obgleich sie in dieser stattfinden muss bei den vorhin erwähnten Strängen mit unregelmässig zwischen einander geschobenen Elementen, z. B. im Holze von Fraxinus, Cytisus Laburnum. Deutlich ist sie schon für die makroskopische Betrachtung bei dem Guajakholz, bei welchem die Fasern successiver concentrischer Schichten in radialer Richtung (wenn auch weniger als in tangentialer) mit ihren Enden schräg zwischen einander greifen.

Deutlicher tritt bei vielen Hölzern die Schrägstellung in der Tangentialebene hervor. Sie ist in der Regel für die Gesammtheit der Elemente einer jeden concentrischen Schicht gleichsinnig und bei Betrachtung der Oberfläche dieser durch eine schräge, um den ganzen Stamm laufende »Faserung« oder Streifung kenntlich. Der Winkel, unter welchem die Streifen die Verticale schneiden, ist theils nach Arten, theils individuell sehr verschieden gross. Am grössten — bis 45° — gibt ihn Braun für Punica Granatum an; dann folgen Sorbus aucuparia (bis 40°), Syringa vulgaris (bis 30°), Aesculus Hippocastanum (10—20°), häufiger sind geringere Grössen, z. B. meist 4°—5°, selten bis 10° bei Pinus silvestris, 3°—4° bei Populus pyramidalis, Betula alba u. s. w. »In manchen Fällen«, sagt Braun, »besonders bei Pinus, habe ich mich überzeugt, dass Exemplare mit kürzeren Internodien gewöhnlich stärkere Drehungsgrade zeigen, als solche mit längeren.« Auch mit dem Alter der Bäume soll sich die Neigung ändern, nämlich in den späteren Zuwachsschichten grösser werden (Punica) oder kleiner (Pinus silvestris).

Die Richtung der Neigung ist bei manchen Bäumen ausnahmslos die gleiche gefunden worden: rechts (im Sinne der Mechanik) bei Aesculus Hippocastanum, links bei Populus pyramidalis. Andere Bäume zeigen vorherrschend eine, ausnahmsweise die andere Richtung, z. B. Pirus communis, Carpinus vorherrschend rechts, Salix alba vorherrschend links. Sie ist ferner in den successiven Zuwachsschichten desselben Stammes entweder die gleiche, oder, bei manchen Baumarten, wie Kiefer und Fichte, ungleichsinnig, nach einer Anzahl gleich geneigter Schichten in entgegengesetzte Neigung umschlagend.

Unter 167 Arten von dicotylen Holzgewächsen und Coniferen, über welche sich Braun's Untersuchungen erstrecken, ist die schräge Faserung bei 111 vorhanden; bei den übrigen, z. B. Pinus Cembra, Populus monilifera, Ulmus campestris und effusa, Fraxinus excelsior, Clematis Vitalba, ist sie nicht beobachtet.

Abweichend von der um den ganzen Stamm gleichmässigen Schrägstellung der Fasern bei den bisher erwähnten Bäumen verhält sich die Anordnung letzterer bei dem Guajakholze. Hier ist die Faserung in jeder Holzschicht kurz wellig hin und her gebogen, die Senkrechte oft unter 45° schneidend, in successiven schmalen Schichten, nicht den breiten Jahres(?)-Ringen, verschiedene Richtungen einschlagend. Diese in jedem kleinen Abschnitt des Holzes andere Richtung zeigende Anordnung und Ineinanderschiebung der Elemente, zu welcher noch die oben erwähnte radial schiefe Stellung und Verflechtung hinzukömmt, ist die Ursache der in radialer Richtung nicht, in tangentialer kaum vorhandenen Spaltbarkeit des Pockholzes.

Schon die angegebenen Thatsachen, insonderheit das Umsetzen in successiven Holzschichten zeigen, und jede genauere Untersuchung bestätigt, dass die schräge Faserung eine rein anatomische, von der äusseren Gliederung der

Pflanze unabhängige Erscheinung ist. Sie ist auch äusserlich nur wahrnehmbar bei Verletzungen, welche eine der Faserung folgende Spaltung des Baumes zur Folge haben — Frostrisse, Spaltung der Rinde in Richtung der Bastfaserung, z. B. bei Tilia, Syringa, Juniperus, Thuja, oder bei localer, von Aesten oder Wurzeln ausgehender excessiver Anschwellung der Holzschichten, indem diese bei manchen Bäumen (Punica, Carpinus, Populus pyramidalis) zur Bildung von Wülsten führt, die in der Richtung der Faserung schräg um den Stamm laufen.

Eine anatomische Erklärung für die Schiefstellung der gestreckten Holzelemente wird im allgemeinen plausibel durch die Längenverhältnisse dieser gegeben. Wie unten (§ 153) gezeigt werden wird, nehmen bei einer Anzahl von Gehölzen die gestreckten Elemente eine Anzahl Jahre hindurch successive an Länge zu. Da während des secundären Dickenwachsthums die Gesammtlänge eines Stammabschnitts unverändert bleibt, und da ferner (mit Ausnahme der relativ unbedeutenden oben erwähnten Erscheinungen bei der Gefässerweiterung) weder im Cambium noch in seinen Producten eine Förderung einzelner Zellen auf Kosten anderer, verkümmernder eintritt, vielmehr alle Zellen einer der Peripherie parallelen Schicht wachsen, grösser oder doch nicht kleiner werden, so muss mit der fortschreitenden Verlängerung der longitudinal gestreckten Elemente eine Schrägstellung derselben eintreten; in dem einen Falle schon der Cambiumzellen, in dem anderen der sich differenzirenden Faserelemente. Man kann gleich hinzufügen, dass bei den Stämmen mit tangential senkrechter Stellung der Fasern, wie z. B. Fraxinus, die Länge der successiven Schichten angehörigen gleichbleiben, oder die eventuelle Längendifferenz durch radiale Schiefstellung allein ausgeglichen werden muss, was noch zu untersuchen bleibt. Durch diese Erwägungen wird die Erscheinung im Grossen und Ganzen verständlich, aber bei weitem nicht alle Einzelheiten. Es ist fraglich, ob jene Längendifferenzen für sich allein genügen, um die Grösse des Neigungswinkels zu erklären; es bleibt zu erklären die Gleichsinnigkeit der Neigung in den einzelnen Schichten, ihr Umsetzen, ganz besonders ihre angegebene Verminderung in den späteren bei Pinus u. s. w. Hierfür sind erst die Grundlagen zu schaffen in vollständigeren als den bisher vorliegenden Maass- und Gestaltbestimmungen der in Betracht kommenden Theile. —

Der undulirte Verlauf der Holzfasern, welcher an übernarbten Wundstellen und dergleichen eintritt und als Maserung oder Wimmerung bekannt ist, sei hier als pathologische Erscheinung von eingehender Betrachtung ausgeschlossen.[1])

§ 139. Die Pflanzen mit typisch dicotylem Stammbau, sowie die Mehrzahl der von diesem abweichenden Dicotylen und Gymnospermen, bilden, sehr seltene Ausnahmen abgerechnet, in der Wurzel[2]) frühzeitig einen Cambiumring und dieser hat, wenn einmal vorhanden, durchaus ähnliches Wachsthum und Neuproduction wie im Stamme, wenn auch in jedem Einzelfalle bestimmte, unten zu besprechende Specialdifferenzen zwischen Stamm und Wurzeln bestehen.

---

1) Vgl. Schacht, Lehrbuch, p. 67. — Göppert, Nachträge zu d. Schrift über Inschriften etc. u. über Maserbildung. Bresl. 1870. — Idem, über die Folgen äusserer Verletzungen der Bäume. Bresl. 1873. — Ratzeburg, Waldverderbniss I. — Nördlinger, Forstbotanik, I, 274.

2) Siehe van Tieghem, Annales sc. nat. Sér. 5. T. XIII, 185, pl. 3, 4, 8.

Die anfängliche Entstehung und Orientirung des Cambiumrings muss dagegen in Folge des verschiedenen ursprünglichen Gesammtbaues in der Wurzel eine andere sein, als im Stengel. Seine Anlegung findet statt in dem axilen Gefässstrang. Sie beginnt mit Dickenwachsthum und tangentialer Theilung derjenigen Zellschicht, welche der Innenfläche der Siebgruppen angrenzt, und zwar von der Mitte jeder dieser Gruppen fortschreitend gegen ihre beiden seitlichen Ränder, mithin auch gegen die Aussenkanten der Gefässplatten. Die Producte der Tangentialtheilung sind Cambium und Jungzuwachs. In dem gewöhnlichen Falle ausgiebigen Dickenwachsthums erreichen die Tangentialtheilungen schliesslich die über den Gefässplatten liegenden Pericambiumzellen, setzen sich über diese fort und hiermit schliessen die ursprünglich getrennten Abschnitte des Cambium zum Ringe zusammen. Der ursprünglichen Anordnung und Gestaltung der Gefäss- und Siebgruppen im Wurzelstrang ensprechend, ist der Gesammtquerschnitt des Cambiumrings bei seiner Anlegung und vor

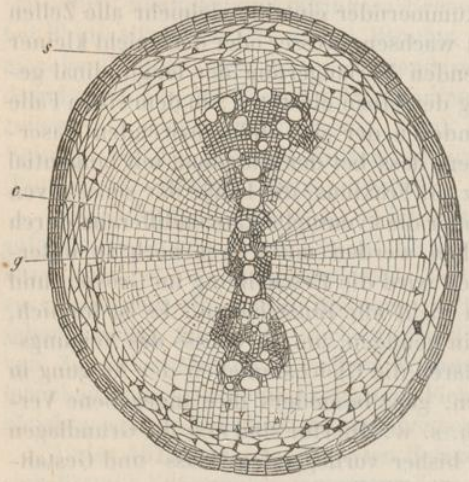


Fig. 203.

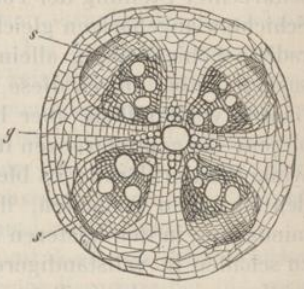


Fig. 204.

seinem Schluss eine dem Umriss des Gefässkörpers folgende Figur; bei diarchem Strang eine schmale Ellipse, bei mehr als zweistrahligen ein Polygon mit eben so viel stumpfen Ecken und eingebuchteten Seiten als Gefässplatten vorhanden sind. Indem nun aber die cambiogene Gewebeproduction auf der Holzseite

Fig. 203. Urtica dioica. Querschnitt einer kleinen Nebenwurzel vom Rhizom (80.) *g* ursprüngliche diarche Gefässplatte. Mit ihr gekreuzt zwei secundäre, durch breite Parenchymstreifen (Markstrahlen) getrennte Holzstränge; aussen von jedem bei *s* der zugehörige Baststrang. — Ringsum secundäre Rinde mit zahlreichen, zerstreuten, als dunkle Flecke gezeichneten Sklerenchymfasern, und aussen von Periderm begrenzt. *c* Cambium- oder Jungzuwachsschicht. Die primäre Rinde ist abgestossen.

Fig. 204. Cucurbita Pepo. Querschnitt der Hauptwurzel einer jungen Pflanze (40). *g* Gefässkörper des axilen Bündels, seine vier Strahlen mitten durch ein grosses Tüpfelgefäss verbunden. Mit ihnen alternirend vier secundäre Holzstränge; *s* die ursprünglichen und secundären Siebstränge. — Die primäre Rinde der Wurzel ist durch Periderm ersetzt und abgestossen.

ringsum ungleich und zwar um so ausgiebiger erfolgt, je näher den ursprünglichen Ausgangspunkten der Cambiumbildung, werden die Siebgruppen rasch nach aussen geschoben, und die Einbuchtungen des Ringes ausgeflacht, derart dass sein Querschnitt bald annähernde Kreisform dauernd erhält.

Nur in den relativ seltenen Fällen schwachen Dickenzuwachses bleiben die Einbuchtungen zwischen den ursprünglichen Gefässplatten und unterbleibt der Zusammenschluss der ursprünglichen Abschnitte des Ringes über den Kanten dieser; selten bleibt die Cambiumbildung ganz aus. Vgl. p. 369. In anderen Fällen ist die tangentiale Theilung in der Nähe der Gefässplatten auffallend geringer als vor den ursprünglichen Siebgruppen, die hier befindlichen Zellen folgen dem Dickenwachsthum vorwiegend durch radiale Dehnung, so dass im Querschnitt der kleinzellige Ring bei den Gefässplatten durch Reihen grösserer Zellen unterbrochen erscheint, z. B. Cucurbita, Urtica, Fig. 203, 204.

Die Gewebeproduction durch den Cambiumring oder seine Abschnitte hält nach erfolgter Anlegung den gleichen Gang ein, welcher für den Stamm beschrieben wurde. Eventuelle Specialdifferenzen in der Succession der Theilungen sind wenigstens derzeit nicht bekannt. Die auf der Innenseite abgesonderte Gewebemasse ist Holzkörper, die peripherische Bastkörper zu nennen. Beide sondern sich in Holz- und Baststränge, welche in derselben Weise mit einander correspondiren wie im Stengel und insgesammt Stränge heissen mögen; und in ungleichnamig zusammengesetzte, mit den Strängen alternirende, in den Wurzeln wohl immer aus Parenchym bestehende Radialstreifen, Markstrahlen.

Die ursprünglichen grossen Markstrahlen sind in der Wurzel selbstverständlich ausgeschlossen. Für die Anordnung der vorhandenen und die hierdurch bestimmte Strangdisposition sind zwei, wenn auch nicht überall scharf gesonderte Haupttypen zu unterscheiden, nämlich

1) vor der Kante jeder ursprünglichen Gefässplatte tritt ein (meist sehr breiter) Hauptmarkstrahl auf, mit den Hauptmarkstrahlen alternirend eben so viele Hauptstränge. Z. B. Centranthus, Tropaeolum-Adventivwurzel, Urtica dioica (Fig. 203) für diarche; Hauptwurzel von Cucurbita (Fig. 204), Phaseolus, Convolvulus tricolor u. m. a. für vierstrahlige; Adventivwurzel von Cereus grandiflorus, Clusia, Cucurbita, Artanthe für vielstrahlige Wurzelbündel. Vgl. van Tieghem, l. c.

2) Der ganze Umkreis des primären Bündels erhält Strangelemente, zwischen diesen nur kleine Markstrahlen, deren Anordnung den primären Gefässplatten nicht entspricht. Der ganze Secundärzuwachs ist also ein cylindrischer Strang ohne Hauptmarkstrahlen; z. B. Taraxacum, Scorzonera hispanica, Rubia, Thuja, Taxus, Cupressus etc.

Ueber die Verbindung der secundären Holzstränge mit den primären Platten s. § 152.

Für das weitere Wachsthum der einmal angelegten Stränge und Markstrahlen, die successive Zerklüftung ersterer durch Markstrahlen, den Bau der Cambiumschicht gelten die gleichen allgemeinen Regeln wie im Stamme.

Auch die Theilungen in der Cambiumzone werden im allgemeinen den gleichen Regeln wie in diesem folgen, was jedoch zu untersuchen bleibt. Be-

merkenswerth ist das häufige Auftreten nachträglicher Zwischenstränge in breiten Markstrahlen zumal fleischiger Wurzeln.

Der Beginn des secundären Zuwachses erfolgt bei den Wurzeln in der Regel sofort nach Differenzirung der primären Gewebe; in den angeführten Fällen schwacher Entwicklung dagegen, sowie bei den Adventivwurzeln von Clusia, Cereus, Piperaceen relativ spät, so dass ein Wurzelabschnitt zuerst lange in dem primären Zustande verbleibt.

II. Der Holzkörper.

1. Gliederung und Gestalt der Zuwachszonen.

§ 140. Bei den einheimischen Dicotylen und Coniferen erhält das Holz in jeder Vegetationsperiode einen Zuwachs, dessen Ausbildung im Frühling mit der Entfaltung der Knospen beginnt und, die Wurzeln der Laubbäume ausgenommen, im Spätjahr ihr Ende erreicht, um nach winterlichem Stillstand von neuem anzuheben; in den Wurzeln einheimischer Laubbäume dagegen langsam fortschreitend den Winter über andauert, erst mit dem Beginn der neuen Vegetationsperiode ihr Ende erreicht, um alsdann sofort wieder zu beginnen[1].

Das Product einer jeden in unserem Clima einer Jahresperiode entsprechenden Zuwachsperiode ist in der Regel durch bestimmte, unten zu beschreibende Structurdifferenzen der Grenzschichten von dem der früheren und folgenden Periode unterschieden. Es wird daher Jahreszone, Jahresschicht, Jahresring genannt, seine eben erwähnten Grenzschichten Frühlingsholz und Herbstholz.

Die Betrachtung der Zuwachszonen geht zweckmässiger Weise von den ohnehin bei weitem häufigsten, in deutliche Jahresschichten gesonderten aus.

Die Gestalt der Jahrringe ist für Bäume und Sträucher untersucht. Es ist bekannt und hier nicht ausführlich zu erörtern, dass ihre durchschnittliche Breite bei demselben Individuum grosse Schwankungen zeigt je nach dem Alter und der Einwirkung von mehr oder minder günstigen Vegetationsbedingungen[2] und dass unter den gleichen, oder unter gleich günstigen Bedingungen die durchschnittliche Breite nach Species bedeutend wechselt. Man vergleiche z. B. die breiten Ringe von Paulownia, Ailantus mit denen von Citrus, Cornus; Pinus silvestris, Abies pectinata mit Taxus u. s. w. Im Stamme des jungen Baumes nimmt die Breite der Ringe unter sonst gleichen Bedingungen eine Anzahl von Jahren hindurch zu, um dann auf einem durchschnittlichen Maximum eine Reihe von Jahren zu verbleiben, mit höherm Alter aber wieder abzunehmen. In den am erstarkten Stamme gebildeten Jahrestrieben wird schon in dem oder den allerersten Jahren die durchschnittlich maximale Ringbreite erreicht.[3] Schon oberflächliche Betrachtung, welche durch genauere Unter-

1) v. Mohl, Bot. Ztg. 1862, p. 313.

2) Vgl. die unten zu citirenden Arbeiten Nördlinger's und R. Hartig's. — Sodann H. de Vries, Einfluss des Druckes auf d. Bau etc. des Holzes, p. 96. Flora 1872, p. 241; 1875.

3) Nördlinger, Der Holzring, p. 14.

suchung leicht bestätigt wird, lehrt, dass an den Seitenästen und Wurzeln eines Baumes der jährliche Zuwachs hinter dem des Stammes zurücksteht.

Die Breite des einzelnen Ringes ist beim regelmässig entwickelten Stamme ringsum gleichmässig, kann aber auch bei dem nämlichen in Folge ungleicher Förderung des Wachsthums nach verschiedenen Seiten ungleich, der Ring undulirt oder excentrisch bis zum völligen Ausbleiben auf der benachtheiligten Seite sein. Die Ringe eines und desselben Stammquerschnitts zeigen, gleichsam als Documente seiner Wachsthums- und Ernährungsgeschichte, in allen diesen Beziehungen oft die mannichfaltigsten Verschiedenheiten; für einzelne unten zu nennende Holzgewächse sind solche Zuwachsungleichheiten typisch.

Für die Seitenäste des Stammes und der Wurzeln ist einseitig ungleiche Entwicklung der Ringe, also excentrische Verdickung Regel; und zwar ist bei den Seitenästen der meisten Laubhölzer die Oberseite die geförderte, z. B. Acer pseudoplatanus, Alnus, Carpinus, Cornus, Corylus, Crataegus, Cytisus Laburnum, Evonymus, Gleditschia triacanthos, Fagus, Tilia, Prunus spec., Robinia etc.[1]); dagegen bei den Nadelhölzern, nach Nördlinger auch bei Castanea, die Unterseite gefördert. Auch an Stämmchen, welche eine Reihe von Jahren aufrecht und ringsum gleichmässig in die Dicke gewachsen, dann aber durch Schneedruck dauernd in geneigte Stellung gebracht waren, fand Nördlinger die von dem Zeitpunkt der Schrägstellung an gebildeten Ringe excentrisch, und zwar bei den Fichten, Föhren und Lärchen die Unterseite, bei Eichen und Buchen die Oberseite gefördert. Bei den seitlichen Wurzeln der Bäume ist an ihren Ursprungsstellen am Stamme die in diesen sich fortsetzende Oberseite die geförderte; in grösserer Entfernung vom Stamme herrscht nach Mohl's Meinung[2]) Förderung der Unterseite vor, doch ist die Entscheidung darüber unsicher. Centrisch gewachsene Baumwurzeln sind übrigens auch nicht gerade selten.

Ueber die durchschnittliche Grösse des Jahreszuwachses der Baumstämme in seinen successiven Querschnitten von der Basis bis zum Gipfel, welche natürlich immer bestimmend für die Gesammtform des Stammes ist, wurde an unseren Waldbäumen eine Reihe von Untersuchungen angestellt.[3]) Und zwar hat man theils die successiven Querschnittflächen der einzelnen Schichten bestimmt, welche den »Massenzuwachs« angeben; theils die (radialen) Durchmesser, die Ringbreite, von deren successiver Grösse die Gestalt des Stammes abhängig ist. Massenzuwachs und Ringbreite in einer Schicht müssen nicht einander entsprechen, weil jener ja in ihrem untern Theile mit grösserer Peripherie, bei kleinerer Ringbreite ein grösserer sein kann als in dem engern oberen Theile bei grösserer Ringbreite. — Als übereinstimmendes Resultat der vorliegenden Untersuchungen, welche sich auf Eiche, Buche, Erle, Weisstanne, Kiefer, Fichte, Lärche, Weymouthskiefer u. a. erstrecken, können folgende Sätze gelten:

---

1) Vgl. Nördlinger, Holzring, p. 20. — Hofmeister, Allgem. Morphologie p. 604.

2) Bot. Ztg. 1862, 274.

3) v. Mohl, Bot. Ztg. 1869, p. 1. — Nördlinger, Der Holzring. Stuttg. 1872. — R. Hartig, in Dankelmann's Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw. Bd. III, u. Bot. Ztg. 1870, 505. Für die ältere, sehr dürftige Literatur und viele nicht streng hierher gehörige Details sei auf diese Arbeiten verwiesen.

1) an dem Schafte, d. h. dem unbeästeten Stamme zwischen dem bodenständigen »Stock« und der Krone, nimmt bei freistehenden Bäumen der jährliche Massenzuwachs von oben nach unten zu, nach Nördlinger zugleich immer auch der durchschnittliche Ringdurchmesser, nach R. Hartig kann dieser zu- oder abnehmen oder gleichbleiben, womit die Resultate der von Mohl an drei freierwachsenen Bäumen gemachten Radiusmessungen, welche Zunahme nach oben ergaben, übereinstimmen. Bei Bäumen, welche im geschlossenem Bestande erwachsen, nimmt nach Nördlinger, Mohl und R. Hartig die durchschnittliche Ringbreite nach oben zu, nach R. Hartig's von Nördlinger mit Grund bestrittener Angabe unter annähernd überall gleichbleibendem Flächen- oder Massenzuwachs. Bäume mit in geschlossenem Bestande unterdrückter Krone zeigen den Zuwachs in jeglichem Sinne, von oben nach unten abnehmend, selbst bis zum gänzlichen Ausbleiben im unteren Theile.

2) in der Krone nimmt der Zuwachs nach unten zu, sowohl im Stamme als in den Aesten.

3) Am bodenständigen Stock findet bei älteren Stämmen, also in den äusseren Lagen eine erhebliche Steigerung des Zuwachses und der durchschnittlichen Ringbreite statt, welche von der Oberseite der Wurzelansätze ausgeht und sich je nach dem Einzelfall in verschiedene Höhe (0,3—3 Meter und mehr) nach aufwärts erstrecken kann. An den Insertionsstellen starker seitlicher Wurzeln ist der Zuwachs örtlich dergestalt gesteigert, dass die bekannten, durch Furchen getrennten, bei tropischen Bäumen gewaltige Dimensionen annehmenden Vorsprünge des Stockes im Laufe weniger Jahre entstehen können.

Die unter 1) bezeichneten »Wuchsformen« ändern an demselben Individuum ab, je nachdem dieses successive frei und in Schluss gestellt wird. Für die einzelnen Arten unserer Waldbäume ist die eine oder die andere Wuchsform Regel, je nachdem dieselben, spontan oder in der Forstcultur, zeitlebens in geschlossenem Bestande zu wachsen pflegen (z. B. Buche, Tanne, Fichte) oder sich in späterem Alter licht stellen (z. B. Kiefer, Lärche, Eiche, Erle)[1].

Die Abhängigkeit der mehr conischen oder cylindrischen Gesammtform des Stammes von den erwähnten Verhältnissen ist selbstverständlich. Ebenso ist klar, dass bei den von cylindrisch-conischer Gestalt abweichenden Stämmen exotischer Gewächse, wie den spindel- oder tonnenförmigen von Bombaceen[2], die Progression des jährlichen Zuwachses von unten nach oben eine andere sein muss, als bei unseren Bäumen, sofern jene Form von der Dicke der Holzschichten und nicht von der der Rinden oder Markmassen abhängig ist. In wieweit das eine oder das andere zutrifft, ist für diese Gewächse nicht immer ausgemacht. Die von Mohl als Beispiele tonnenförmiger Stämme citirten Mamillarien z. B. verdanken ihre Gestalt nicht der successiven Zu- und Abnahme der Holzschichten, sondern der Rinden-Parenchymmassen.

---

1) Vgl. R. Hartig, Bot. Ztg. 1870, p. 513.

2) Siehe z. B. die Abbildung von Bombax Munguba, in Martius Fl. Brasil. Tab. physiogn. X.

2. Die Gewebearten des secundären Holzes.

§ 141. Die Gewebearten, aus welchen der secundäre Holzkörper sich aufbaut [1]), gehören der Hauptmasse nach an den Kategorien der Zellen (vgl. p. 7, 122, 127), der Tracheen und der sklerenchymatischen Elemente, speciell Sklerenchymfasern. Sie zeigen theils die charakteristischen anatomischen Eigenschaften und die durch diese bezeichnete Arbeitstheilung streng ausgebildet und durchgeführt; anderntheils aber ist die Arbeitstheilung oft derart eingerichtet, dass ein Element zwar die wesentlichen Eigenschaften und Leistungen einer dieser Gewebearten hat und daher derselben zugerechnet werden muss, an denen einer andern aber ausserdem Theil nimmt.

Bei den vorzugsweise untersuchten, derben, festen Hölzern der Bäume und Sträucher gilt letzteres für alle Formelemente in sofern, als sie — in verschieden hohem Maasse — dickwandig und sklerotisch sind; eine Erscheinung, welche nicht für das secundäre Holz überhaupt, sondern nur für das der bezeichneten »Hölzer« des gewöhnlichen Sprachgebrauchs charakteristisch ist. Bei dem sehr harten Secundärholze von Convolvulus Cneorum z. B. sind alle Elemente der Stränge sowohl wie der Markstrahlen im höchsten Grade sklerotisch; in dem weichen, fleischigen, vorwiegend parenchymatischen des Stammes von Carica, Cheirostemon, vieler saftiger Wurzeln u. s. w. nur einzelne bestimmte Elemente. Im Stamme von Clematis Vitalba nimmt das Parenchym der Markstrahlen an der Sklerose Theil, in dem von Atragene nicht u. s. w.

In manchen Hölzern kann die eine oder die andere Gewebeart fehlen und ihre Leistungen von anderen übernommen werden, wie die unten zu nennenden Beispiele zeigen werden.

§ 142. Die Tracheen des secundären Holzes treten auf theils in der Form von Gefässen, theils als Tracheiden [2]).

Von den nach dem Bau der Wände unterschiedenen Formen der Gefässe sind netzfaserig verdickte in saftigen, weichen Holzkörpern, wie dem Stamme der Papayaceen, vielen fleischigen Wurzeln (§ 159) ausschliesslich oder vorherrschend vorhanden. Weitmaschige Netzgefässe sind ferner für das Holz der Crassulaceen, [3]) auch der hartholzigen Arten, charakteristisch. Netzgefässe finden sich, mit getüpfelten zusammen, bei Caryophylleen und dürften bei krautigen Dicotyledonen, welche weniger untersucht sind, öfter gefunden werden. Das Holz der Mamillarien, von Echinocactus- und Melocactus-Arten enthält nur Spiral- und Ringtracheen, und zwar sowohl Gefässe als Tracheiden; die einen mit schwächerer, im Querschnitt fast isodiametrischer, die anderen mit der p. 163 beschriebenen leistenförmig tief einspringenden Verdickungsfaser. Erstere sind vorherrschend Gefässe, letztere zumeist Tracheiden, jedoch ist eine sichere Scheidung beider wegen der Schwierigkeit, das Vorhandensein

1) Sanio, Ueber die im Winter Stärke führenden Zellen des Holzkörpers. Halle (Linnaea) 1858. — Id. Bot. Ztg. 1863, p. 85 ff. Daselbst auch ausführliche Angaben über die ältere Literatur.

2) Vgl. Cap. IV.

3) Vgl. Regnault, Ann. sc. nat. 4. Sér., T. XIV, p. 87.

oder Fehlen der Gefässperforationen zu constatiren, schwer durchführbar. Opuntia- und Cereusarten haben Netzgefässe, zu welchen jene leistenförmig verdickten Tracheen hinzukommen können.

Die beschriebenen Fälle stellen aber Ausnahmen dar gegenüber den bei weitem meisten, zumal baum- und strauchartigen Dicotyledonen. Die Gefässe des Secundärholzes dieser sind Tüpfelgefässe, mit ausser den Tüpfeln theils glatter, theils auf der Innenseite fein spiralfaseriger Wand (vgl. Fig. 205). Die Tüpfel der Gefässe sind mindestens an den Grenzflächen dieser gegen Gefässe oder Tracheiden behoft und correspondirend (vgl. § 38). An den Grenzflächen gegen ungleichnamige Elemente kommt verschiedenes, nachstehend grösstentheils nach Sanio anzugebendes Verhalten vor.

Wo die Tüpfelgefässe an unbehoft getüpfelte Sklerenchymfasern (vgl. § 143) grenzen, kann die Tüpfelung ganz fehlen (Olea europaea, Fuchsia globosa nach Sanio); in den meisten Fällen ist sie vorhanden, die Tüpfel aber immer weniger zahlreich und anders gestaltet als auf den an Tracheen stossenden Flächen. Auf den Grenzflächen gegen unbehoft getüpfelte Fasern sind die Tüpfel der Gefässwand behoft, aber kleiner als an den Gefässgrenzen bei Hedera Helix, Evonymus latifolius, europaeus, Syringa vulgaris; unbehoft bei Sambucus nigra, racemosa, Acer platanoides, Salix acutifolia, hippophaefolia, Populus pyramidalis, Aesculus Hippocastanum, Rhamnus Frangula, Aucuba japonica, Pittosporum Tobira. Die an Parenchym und Faserzellen stossenden Grenzflächen haben theils behofte Tüpfel, theils unbehofte, theils beiderlei. Ersteres z. B. Quercus pedunculata, Diospyros virginiana, Juglans regia, Porlieria hygrometrica, Spartium scoparium, Caragana arborescens, Sophora japonica, Acacia Sophora, Morus alba, Daphne Mezereum, Ribes rubrum, Syringa vulgaris, Casuarina equisetifolia, Hibiscus Rosa sinensis, Paeonia Mutan, Ficus Sycomorus, Olea europaea, Nerium Oleander, Tamarix gallica, Punica Granatum, Justicia carnea; unbehofte Tüpfel: Hedera Helix, Sambucus racemosa, nigra, Aesculus Hippocastanum, Rhamnus Frangula, Syringa Josikaea, Solanum Dulcamara, Populus pyramidalis, Salix hippophaefolia, acutifolia, Vitis vinifera, Magnolia tripetala, acuminata, Hydrangea hortensis; — beiderlei: Bombax Ceiba, Ficus rubiginosa, Jatropha Manihot, Fuchsia globosa, Eugenia australis.

Die an Zellen grenzenden Tüpfel sind meist relativ gross; selten klein und sehr zahlreich (Hydrangea hortensis); wo zweierlei vorkommen, die behoften von den unbehoften öfters auch dem Flächenumriss nach verschieden. Die Tüpfel des Gefässes correspondiren immer mit solchen (und zwar unbehoften) der ungleichnamigen Elemente und zwar sind die der letzteren jedesmal von der Breite des Hofes des Gefässtüpfels.

Als Ausnahme ist zu erwähnen die tüpfelfreie Wand, mit welcher bei Punica Granatum die Gefässe an die Faserzellen grenzen.

Wo die Seitenwände der Gefässglieder ausser der Tüpfelung spiralfaserige Innenschicht haben, sind die Spiralen auf den Grenzflächen gegen Tracheen, mit einer zuletzt zu nennenden Ausnahme, immer vorhanden; in bestimmten Fällen auch auf den Grenzflächen gegen alle übrigen ungleichnamigen Elemente (Tilia parvifolia, Pittosporum Tobira, Prunus domestica, Laurocerasus). In anderen Fällen fehlen die Spiralen an den Grenzflächen gegen Parenchym, während sie an den übrigen vorhanden sind (Amygdalus communis und andere Amygdaleen); oder sie fehlen, wo Gefässe aneinander und an Parenchym grenzen, und sind nur an den Grenzflächen gegen Fasern vorhanden.

Die verschiedenen Formen der Querwandperforation wechseln nach den Einzelfällen (Species).

Die Gefässe sind in den meisten eigentlichen Hölzern relativ zartwandig, selbst in sehr harten Hölzern, manchmal auffallend zart (Camellia japonica). Seltener wird ihre Wanddicke derjenigen der dickwandigsten sie begleitenden Elemente gleich, z. B. Fraxinus excelsior, Ornus, Nerium Oleander, Piperaceen, Convolvulus Cneorum.

Die Tracheiden (Fig. 205) stellen entweder die einzigen trachealen Elemente des Holzes dar (Coniferen, Wintereen), oder kommen zusammen mit

anderen trachealen Organen, speciell Gefässen, vor. Als Tracheiden sind sie in beiden Fällen durch die im Cap. IV bezeichneten Eigenschaften charakterisirt. Ihre Wandstructur ist in dem Falle der Coniferen und Wintereen die von Tüpfelgefässen mit Hoftüpfeln, bei den meisten Taxineen auch Spiralen an der Wandinnenseite. In dem zweiten Falle gilt das Gleiche, mit dem Zusatze, dass sie alsdann den Gliedern der engeren Gefässe desselben Holzes entweder in allen Punkten, mit Ausnahme der Gefässperforation, gleich sind; oder wenigstens die gleichen Hoftüpfel wie die demselben Holze zugehörigen Gefässe besitzen. Bezüglich der spiralig oder ringfaserig verdickten Innenschicht besteht gleichfalls meist Uebereinstimmung mit den zugehörigen Gefässen, jedoch nicht überall: bei Pirus communis, Sorbus Aucuparia, Staphylea pinnata haben die Gefässe Spiralen, die Tracheiden nicht, bei Philadelphus coronarius findet das Umgekehrte statt. Ausnahmsweise findet man in einzelnen Tracheiden mancher Pflanzen vereinzelte, nach innen vorspringende Wandverdickungen in Form stumpf cylindrischer Zapfen oder quer von einer Seite zu andern gehender Balken. Beide Formen wurden von Sanio bei Hippophae rhamnoides, die letztere bei Pinus silvestris [1]), von mir auch bei Drimys Winteri gelegentlich beobachtet. Die Querbalken stehen wenigstens bei Pinus und Wintera in radialer Richtung und setzen sich wie ein einziger durch viele Elemente einer Radialreihe fort. Eigenthümliche Querlinien, welche Sanio an macerirten Tracheiden von Casuarina fand (l. c. p. 117), bedürfen noch der Aufklärung.

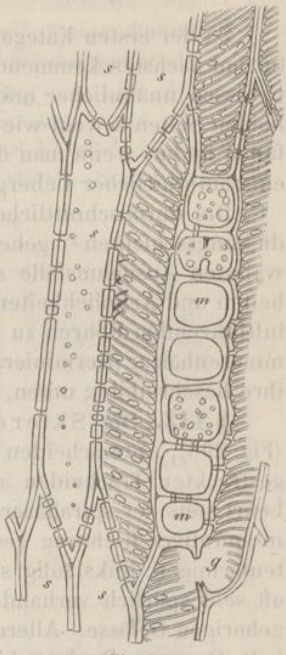


Fig. 205.

Wo die Tracheiden mit Gefässen oder Sklerenchymfasern oder mit beiden zusammen vorkommen, lassen sich in ihrer Gestalt zwei extreme Fälle unterscheiden, nämlich einerseits solche, welche den Gliedern der kleineren Gefässe an Länge und Weite durchschnittlich gleich und mit relativ schwach geneigten Endflächen auf einander gestellt sind; andrerseits länger gestreckte »faserähnliche«, relativ enge, mit lang zugespitzten, zuweilen (Hippophae, Casuarina torulosa, Staphylea pinnata) auch gegabelten Enden zwischen einander und die ungleichnamigen Elemente geschobene.

Fig. 205. Cytisus Laburnum. Tangentialschnitt durch dasselbe Herbstholz wie Fig. 198, p. 479 (375). *s* Ersatzfasern. *m*—*m* Markstrahl; in seiner zweitobersten Zelle eine zapfenförmige Wandverdickung. Der Markstrahl wird links begrenzt von einer unperforirten Tracheide, rechts von einem engen Gefäss, bei *g* Querwandperforation dieses. Von der Tracheide links ist in dem Präparat die nach unten gekehrte Längswand erhalten, die obere bis auf ein kleines Stückchen durch den Schnitt entfernt; von den übrigen Tracheiden und Gefässen ist die nach oben sehende Längswand gezeichnet, und zwar die Spiralfasern in verkehrter Richtung und die in Wirklichkeit behoften Tüpfel mit nur einfachem Contour.

1) Vgl. oben p. 171.

Die mittlere Länge beträgt z. B., nach Sanio's Bestimmung, in hundertstel Millimeter bei

	gefässähnlichsten Tracheiden,	faserförmigen Tracheiden
Fagus silvatica	39	75
Cunonia capensis	69	97
Casuarina torulosa	45	104
— equisetifolia	48	75
Hamamelis virginica	70	80
Sheperdia canadensis	49	45

Zu der ersten Kategorie gehören die den Gefässen auch in der Wandstructur am nächsten kommenden; die der zweiten sind auch in dieser Hinsicht den Gefässen unähnlicher und nähern sich in jeder Beziehung den Fasern. Nach beiden Seiten sowohl wie zwischen den soeben unterschiedenen beiden Hauptfällen findet, wenn man die ganze Reihe der untersuchten Hölzer überblickt,[1] ein continuirlicher Uebergang zwischen den Extremen statt.

Die durchschnittliche Dicke der Wände und die Beschaffenheit der Verdickungsschichten[2] gehen im allgemeinen und mit Abrechnung der schon erwähnten Ausnahmsfälle sehr dickwandiger Gefässe, den übrigen Verschiedenheiten und Aehnlichkeiten parallel. — Anhangsweise sind hier die eigenartigen luftführenden Röhren zu nennen, welche den Schwimmapparat mancher Leguminosenhölzer (Herminiera etc.) bilden. Um Wiederholungen zu vermeiden, folgt ihre Beschreibung unten, § 150.

§ 143. Die Sklerenchymfasern des Holzes, kurz Holzfasern (Fig. 206), unterscheiden sich von den in Gestalt ihnen gleichen oder ähnlichen gestreckten Tracheiden allgemein durch den Bau ihrer Wand. Dieselbe entbehrt stets der spiralfaserigen innersten Schicht — wenn auch die ganze Wand in spiraliger Richtung gestreift und spaltbar sein kann, — und ihre stets spaltenförmigen, linksläufig schiefen Tüpfel sind immer in relativ geringer Zahl, oft sehr spärlich vorhanden und im Einzelnen verschieden von denen der zugehörigen Gefässe. Allerdings sind die Tüpfel auch hier in manchen Fällen behoft (Quercus, Daphne, Liriodendron, Fraxinus u. a.), meist unbehoft (Sambucus, Hedera, Clematis Vitalba, Syringa vulgaris, Ligustrum vulgare, Evonymus latifolius, Celastrus scandens), oder so klein, dass über das Vorhandensein des Hofes schwer zu entscheiden ist. Beiderlei Tüpfel gibt Sanio für Jatropha Manihot an, die meisten mit Hof. Bei dieser Pflanze fand Sanio auf der Grenzfläche der Fasern gegen die Markstrahlen zweierlei Tüpfel, nämlich kleine spaltenförmige über den radialen Seitenflächen der Markstrahlzellen, über den horizontalen Kanten dieser aber grosse runde, gegen welche von jeder angrenzenden Markstrahlzelle ein kleiner Tüpfel zuläuft. In den übrigen untersuchten Fällen sind die Tüpfel der Fasern ohngefähr gleich gross, gleichgültig an welche Gewebeform sie angrenzen.

Die Wände der Fasern sind verdickt, im allgemeinen nach den für Zellwände überhaupt geltenden Grundregeln; ihre meist relativ starke Mittelschicht[3]

1) Vgl. Sanio, l. c. p. 117, 118.
2) Siehe Hofmeister, Pflanzenzelle, p. 196.
3) Hofmeister, l. c.

ist in der Regel homogen, wenigstens ohne auffallend hervortretende feinere Schichtung und Streifung[1]; ihre Stärke im übrigen nach Species und Individuum sehr ungleich. Sie sind in der Regel verholzt. Eine nicht seltene Ausnahme hiervon findet jedoch in sofern statt, als eine ihrer Schichten von augenscheinlich weicher, knorpelig gelatinöser Consistenz und alsdann meist von der Verholzung ausgenommen ist, durch Jodpräparate sofort violett wird. Diese Gallertschicht (vgl. p. 140) ist in der Regel die innerste, sie umgibt das Lumen unmittelbar, entweder als schmaler Saum (Jatropha Manihot, Morus alba), oder gewöhnlich als dicke, wie gequollen aussehende, das Lumen grösstentheils füllende Masse. Selten zeigt eine zwischen verholzten eingeschlossene Schicht die genannte Beschaffenheit; manchmal kommt diese der ganzen, innerhalb der äussersten Grenzschicht (»primären Membran«) gelegenen Wand zu. Endlich ist die gelatinöse Schicht manchmal durch ihre Lichtbrechung unterscheidbar, wird aber durch die Jodpräparate gleich einer verholzten Membran gefärbt.[2]

Das Vorkommen der Gallertschicht ist auffallend unregelmässig. Sanio fand sie zumal bei Leguminosen (Cytisus Laburnum, Sarothamnus, Sophora japonica, Caragana arborescens, Gleditschia triacanthos), wo sie ganz gewöhnlich vorkommt; ferner bei Ulmus suberosa, Celtis australis, Hakea suaveolens, Morus alba, Broussonetia, Ailantus, Fuchsia globosa, Eugenia australis, Castanea, Diospyros virginiana, Corylus avellana, Ostrya virginica, Populus pyramidalis, Betula alba, Alnus glutinosa, Enckea media, Eucalyptus cordata, Calycanthus floridus, Amygdalus communis, Prunus Laurocerasus, Iatropha Manihot, Ficus Sycomorus, und vermuthet ihr weit allgemeineres Vorkommen. Sie ist aber keineswegs den sämmtlichen Fasern dieser Hölzer allgemein eigen, selbst in demselben Jahresring wechseln Stellen, wo sie fehlt, mit solchen, wo sie ist, manchmal kommt sie selten (Betula, Alnus), selbst so vereinzelt vor, dass man ein Holz öfter untersuchen kann, ohne sie zu finden. Ihr Vorkommen oder Fehlen ist ferner an keine bestimmte Specialform der sonstigen Structur oder durchschnittlichen Dicke der Wandung gebunden. Sie kann daher nicht als eine charakteristische Eigenthümlichkeit der Fasern betrachtet werden, um so weniger als sie auch in einzelnen Fällen (Hamamelis, Fagus silvatica, Casuarina) bei solchen Elementen gefunden ist, welche nach ihren übrigen Eigenschaften zu den gefässähnlichen Tracheiden gehören.

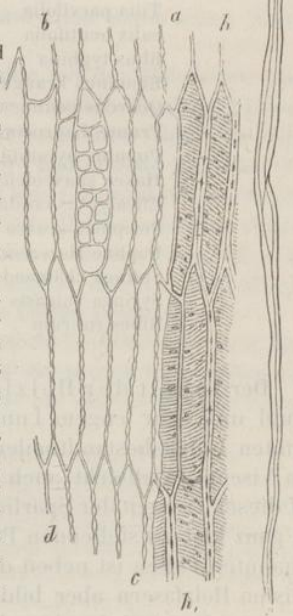


Fig. 206. Fig. 207.

Für Gestalt und Grösse der Fasern gilt im Allgemeinen das oben für die

Fig. 206. Cytisus Laburnum, dreijähriger Ast, während der Winterruhe (März). Tangentialschnitt (145). *a b c d* die an das Herbstholz *h* des vorigen Jahres grenzende Zuwachs- und Cambiumzone, oben einen Markstrahl enthaltend.

Fig. 207. Cytisus Laburnum. Umrisse einer ausgesucht kurzen Holzfaser aus dem jüngsten Jahresring desselben Astes, von welchem Fig. 206 stammt. (145).

1) Vgl. Sanio, l. c. p. 105.

2) Ausführlicheres siehe bei Sanio, l. c. p. 103.

ihnen ähnlichsten Tracheiden Gesagte. Für vereinzelte Gabelungen ihrer spitzen Enden führt Sanio, (l. c. 106) viele Beispiele an. Ihre Länge übertrifft die der zugehörigen Tracheiden durchschnittlich um so mehr, je mehr diese den Gefässen ähnlich sind, vgl. Fig. 206 und 207; sie kann in extremen Fällen der der Tracheiden ohngefähr gleich (Syringa), selten selbst etwas kleiner (Ribes) sein.

Zur Veranschaulichung der Längenverhältnisse mögen nachstehende von Sanio bestimmte Mittelwerthe in hundertstel Millimetern dienen.

	Tracheiden:	Fasern:
Sophora japonica	16	95
Sarothamnus scoparius	17	56
Ulex europaeus	16	103
Celtis australis	26	87
Cordia pallida	27	111
Rhamnus cathartica	28	52
Aesculus Hippocastanum	26	43
Tilia parvifolia	31	46
Salix acutifolia	33	53
Rhus typhina	32	35
Rhamnus Frangula	24	44
Quercus pedunculata	49	80
Prunus Laurocerasus	56	126
Populus pyramidalis	39	45
Hakea suaveolens	26	81
Eucalyptus cordata	34	60
Periploca graeca	28	36
Daphne Mezereum	15	21
Spiraea chamaedryfolia	33	35
Syringa vulgaris	50	51
Ribes rubrum	49	47

Der Inhalt der Holzfasern lässt nur in seltenen Fällen, bei sehr dicker Wand und sehr engem Lumen, geschrumpfte Reste von Protoplasma und geformten Inhaltsbestandtheilen erkennen; so in den derben Fasern des Holzes von Viscum, vielleicht auch von Leguminosen, Quercus u. a. Es ist übrigens auf diesen, wegen der Spärlichkeit der Inhaltsreste und der Wanddicke schwierig ganz klar zu stellenden Punkt noch ferner zu achten. Auch in den soeben genannten Fällen ist neben den Inhaltsresten jedenfalls Luft vorhanden. In den meisten Holzfasern aber bilden Luft und Wasser die alleinige Ausfüllung des Lumens. Es ist einleuchtend, dass sie hierin mit den Tracheiden übereinstimmen, und es wird auch nicht zu bezweifeln sein, dass sie, je mehr dieses der Fall ist, an den Functionen jener Theil nehmen, dass also hier eine der oben angedeuteten Erscheinungen unvollständiger Arbeitstheilung vorliegt. Die scharfe Sonderung beider Organe lässt sich daher nicht ohne Zwang und Zweifel allgemein durchführen, um so weniger als auch die für dieselbe angegebenen Charaktere, zumal die Behofung der Tüpfel, theils hie und da schwankend, theils bei sehr kleinen Tüpfeln practisch schwer festzustellen sind. Von faserähnlichen Tracheiden oder tracheidenähnlichen Fasern wird daher immer geredet werden müssen. Auf der anderen Seite liegen aber zahlreiche Fälle scharfer Differenzirung, wie die der genannten Leguminosen, Quercus u. v. a.

vor, durch diese ist die Sonderung geboten, und von ihnen ausgehend kann sie auch in minder deutlichen Fällen durchgeführt werden.

§ 144. Die Zellen des secundären Holzes sind ihrer Gestalt nach in Faserzellen und kurze Parenchymzellen zu unterscheiden.

1. Die Faserzellen sind von gleicher oder ähnlicher Gestalt wie die Holzfasern. Sie gehen gleich diesen aus der Längstheilung einer gestreckt spindelförmigen Gewebemutterzelle der Cambiumzone, ohne Quertheilungen, hervor. Bei den dickwandigen Formen kann nachträglich, in derselben Form wie bei den gekammerten Sklerenchymfasern (p. 241), eine Abtheilung des Lumens in Fächer, durch dünne Querwände eintreten: gefächerte Faserzellen.

Die in Rede stehenden Elemente sind, dem Gesagten zufolge, Cambiumproducte, in welchen die Zellenqualitäten dauernd bleiben, oder langsam erlöschen. In ihren übrigen Eigenschaften schliessen sie sich anderen Holzelementen nahe an, und zwar einerseits den Holzfasern, andrerseits dem kurzzelligen Parenchym. Von den hieraus sich ergebenden zwei Unterformen sei die erste Faserzellen katexochen, die zweite mit dem Sanio'schen Namen Ersatzfaserzellen bezeichnet.

a. Erstere stimmen in Gestalt und Wandstructur mit den Holzfasern überein, sie nehmen hiernach an den Leistungen dieser jedenfalls Theil und können allmählich vollständig in sie übergehen. Sie unterscheiden sich von ihnen durch die Beschaffenheit des Inhalts. Dieser führt fast immer Amylum (vgl. p. 122): bei Spiraea salicifolia fand Sanio Spuren von Chlorophyll; reichlicher tritt dieses in den gefächerten Faserzellen des jährigen Holzes von Vitis vinifera und Centradenia grandifolia auf. Gerbstoff ist enthalten in den Faserzellen von Vitis und, spurweise, von Syringa vulgaris, während er ihnen in den übrigen untersuchten Hölzern auch da fehlt, wo er anderen Zellen zukömmt.

Im Holze von Punica Granatum, dessen sämmtliche Elemente mit Ausnahme der Gefässe von Amylum erfüllt sind,[1]) sind die in den Faserzellen enthaltenen Körner durchschnittlich beträchtlich grösser als die der übrigen Zellen.

Ausser den schon genannten Pflanzen kommen amylumhaltige Faserzellen vor im Holze von Berberis vulgaris, Mahonia aquifolium, Begonia muricata, angularis, Sambucus nigra, racemosa, Cheiranthus Cheiri, Salix cinerea (Wurzel), Ligustrum vulgare, Syringa vulgaris, Clematis Vitalba, Acer-Arten, Vitis vinifera, Celastrus scandens, Evonymus europaeus, latifolius, Hedera Helix, Acacia floribunda, Robinia pseudacacia, Ficus elastica, rubiginosa, Sycomorus, Rhus Toxicodendron, Tamarix gallica; wenig körnigen Inhalt führende bei Ephedra. —

Gefächerte Faserzellen fanden sich ausser den schon genannten Pflanzen bei Coleus Macraei, Hydrangea hortensis, Fuchsia globosa, Aucuba japonica, Celastrus scandens, Evonymus latifolius, europaeus, Spiraea salicifolia, chamaedryfolia, Ceratonia, Hedera Helix, Pittosporum Tobira, Eugenia australis, Rubus Idaeus, Justicia carnea, Ficus Sycomorus, rubiginosa, elastica, Bignonia capreolata, Tectonia grandis, Rhus Cotinus, Toxicodendron; und zwar sind entweder die ungefächerten vorherrschend: z. B. Spiraea salicifolia, oder die gefächerten: z. B. Vitis, Hedera, Punica. Amylum ist in den gefächerten Zellen immer gefunden worden, wenn auch, mit Ausnahme von Punica und Ceratonia, in geringer Menge. Nur für Justicia carnea gibt Sanio an, dass er die Zellen »wohl abnormer Weise« lufthaltig fand.

b. Sanio's Ersatzfaserzellen (Fig. 205, p. 495) stimmen mit dem alsbald

1) A. Braun, l. c., vgl. p. 485.

zu beschreibenden kurzzelligen Parenchym der Holzstränge in allen Eigenschaften überein, ausgenommen der Gestalt und der bei manchen Arten nicht rundlichen, sondern spaltenförmigen Form ihrer Tüpfel. Dem Umstande, dass sie das kurzzellige Strangparenchym nicht nur vielfach begleiten, sondern in manchen Hölzern, wie Viscum, Porlieria, Caragana arborescens, Spiraea salicifolia ausschliesslich vertreten, ersetzen, verdankt ihr Name seinen Ursprung.

2. Die kurzen Parenchymzellen des Holzes zeigen einige Verschiedenheiten, je nachdem sie den Holzsträngen oder den Markstrahlen angehören. Hiernach ist das Strangparenchym, gewöhnlich »Holzparenchym« genannt, von dem Strahlenparenchym zu unterscheiden.

Das Strangparenchym ist vorzugsweise bei festen Hölzern untersucht und auf diese beziehen sich die meisten nachstehenden Angaben. Dieselben können übrigens auch, mit selbstverständlichen Modificationen, auf die weichen, fleischigen, saftigen oder wenigstens lockeren Hölzer übertragen werden, welche, wie die Stämme von Papayaceen, Bombax, Chirostemon und viele Wurzeln, vorwiegend aus Parenchymmassen bestehen.

Die Zellen des typischen Strangparenchyms entstehen durch vorwiegend quere Theilungen der gestreckten Gewebemutterzellen in der Cambiumzone. Sie sind dem entsprechend zusammengestellt zu einfachen oder streckenweise mehrfachen Längsreihen, deren jede eine der Mutterzelle ähnliche, etwa spindelförmige Gestalt hat. Diese Gruppirung tritt am auffallendsten hervor, wo sie vereinzelt in ungleichnamigem Gewebe liegen, weniger wo sie miteinander grössere Massen bilden. Die Länge der spindelförmigen Gruppen ist meist geringer als die der Faserzellen, seltener (Vitis) dieser durchschnittlich gleich.

Die Gestalt der einzelnen Zellen ist mehr oder minder längsgestreckt-prismatisch mit horizontalen oder schrägen Endflächen; bei den die Enden einer Gruppe bildenden kommt hierzu selbstverständlich conische Verjüngung. Die an weite Gefässe grenzenden sind häufig in der Richtung des Gefässumfangs plattgedrückt und in die Quere gezogen in Folge der Erweiterung der Gefässglieder auf Kosten ihrer Umgebung (p. 485).

In manchen Fällen sind die Zellen, welche eine Gruppe aneinandergrenzender Gefässe auf entgegengesetzten Seiten umgeben, durch platt röhrenförmige Ausstülpungen ihrer Seitenwand, welche sich zwischen zwei Gefässen eindrängen und mit den Enden auf einander passen, verbunden. Manchmal sind die Ausstülpungen verzweigt, manchmal stumpf geendigt, ohne auf andere zu passen. Die Erscheinung wird von Sanio [1]) wohl zutreffend erklärt aus dem ungleichen Wachsthum und theilweiser Verdrängung ursprünglich zwischen den Anlagen der Gefässe gelegener einfacher Parenchymreihen. Sie kommt vor bei Casuarina, Melaleuca imbricata, Platanus occidentalis, Celtis australis, Ficus Sycomorus, Cordia pallida und besonders bei Tectonia grandis und Avicennia Spec. und ist von Sanio auch an den Ersatzfasern von Porlieria gefunden worden.

Die Wand der Strangparenchymzellen ist in den festeren Hölzern immer mit rundlichen oder elliptischen — nie schmal spaltenförmigen und regelmässig schief gestellten unbehoften Tüpfeln versehen; diese sind an den die Gefässe be-

1) l. c. p. 94, wo weitere Details zu vergleichen.

rührenden Seiten gewöhnlich grösser als an den übrigen, wovon jedoch Ausnahmen vorkommen (Betula alba). Die Tüpfelung geht ringsum, auch über die queren Wände, und diese sind — zum Unterschied von den gefächerten Faserzellen — den seitlichen, oder den dünnern seitlichen gleich stark. Die Wände sind allerdings im fertigen Zustande verholzt, von denen der Tracheen und Fasern des gleichen Holzes aber regelmässig durch geringere Dicke unterschieden. Ausnahmen von dieser Regel sind sehr selten: Magnolia acuminata und tripetala, Liriodendron tulipifera, Gymnocladus canadensis, Amorpha fruticosa, bei welchen die radialen Wände der im Herbstholze gelegenen Holzparenchymzellen nicht unbeträchtlich verdickt sind. Spiral- oder Ringfasern fehlen immer. Das Strangparenchym der weichen, fleischigen Hölzer ist von dem bisher beschriebenen allgemein nur durch gewöhnlich grössere Zellen und schwächere Wandverdickung verschieden.

Der Zellinhalt ist durch die Bezeichnung Parenchym im allgemeinen charakterisirt. In den meisten festen Hölzern sind die periodisch, während der Winterruhe aufgespeicherten Stärkekörner der Hauptinhalt; Chlorophyll und Gerbstoff kommen hie und da vor, ersteres z. B. im Holze von Cobaea scandens.

Das Parenchym der Markstrahlen besteht bei den weitaus meisten secundären Hölzern aus Zellen, welche im Wesentlichen die Eigenschaften des zugehörigen Strangparenchyms haben, ohne allerdings diesem jedesmal genau gleich zu sein. Bei den nicht fleischig saftigen Hölzern sind die Wände der Markstrahlzellen in der Regel auch gleich denen des Holzparenchyms verholzt. Ausnahmen hiervon finden sich bei manchen Schling- und Kletterpflanzen, wo die Markstrahlzellen unverholzt, zart, nachgiebig gegen Druck und Zug bleiben, z. B. Menispermum canadense, Aristolochien, Atragene alpina. Wie wenig diese Erscheinung jedoch für Pflanzen bezeichneter Lebensweise allgemein Geltung hat, zeigen die verholzten Markstrahlen der mit Atragene in jeder Beziehung so nahe übereinstimmenden Clematis Vitalba.

Die Gestalt der Markstrahlzellen ist meist die eines rechteckigen Prismas, oft mit gerundeten Kanten, etwa einem Ziegelstein vergleichbar; bei schmalen, eine enge Masche zwischen Holzsträngen ausfüllenden Markstrahlen sind die die Winkel der Masche einnehmenden Zellen diesen entsprechend ausgekeilt. Meistens sind die Zellen nach einer Richtung vorherrschend gestreckt und mit ihrem grössten Durchmesser entweder horizontal-radial gerichtet, liegend, oder aufrecht, mit verticalem grösstem Durchmesser. Ersteres ist bei weitem der häufigste Fall. Aufrecht stehende finden sich z. B. bei Asclepiadeen (Periploca, Hoja, Asclepias curassavica), Nerium, Drimys Winteri, Medinilla farinosa. In den Markstrahlen von Camellia japonica sind die Zellen gruppenweise liegend und aufrecht. Markstrahlen mit liegenden Zellen sind auf Durchschnitten immer vom Strangparenchym, auch wo sie dieses durchziehen, leicht zu unterscheiden, weil die Längsdurchmesser von beiderlei Zellen sich kreuzen; bei aufrechten ist diese Unterscheidung wegen der gleichen Richtung der Längsdurchmesser oft minder einfach.

Ueber den Bau der Markstrahlzellen liegen allerdings erst wenige eingehende Untersuchungen vor und werden noch mancherlei Einzelheiten zu finden sein. Auf Grund des Vorliegenden lässt sich jedoch aussagen, dass die Zellen eines Markstrahls in der Regel bis auf irrelevante, zum Theil aus dem Gesagten sich von selbst ergebende Differenzen unter-

einander gleich sind. Ausnahmen hiervon sind nur wenige bekannt. Sanio[1]) fand in den Markstrahlen von Aristolochia Sipho kleinere, feinkörnige Stärke führende Zellen zwischen grösseren leeren, vertrockneten in unregelmässige Netzreihen zusammengestellt, also ein an das Mark der Rosen u. a. erinnerndes Verhalten. In den Markstrahlen von Atragene alpina wechseln von innen nach aussen Ringzonen miteinander ab, von welchen die einen aus wenigen Schichten relativ enger und eng verbundener, die anderen aus etwas grösseren und zu einem unregelmässig grob lacunösen Gewebe verbundenen, im Bau übrigens den engen gleichen Zellen bestehen. Dieser Bau kommt dadurch zu Stande, dass mit jeder Verdickung der Holzstränge der Markstrahl einen Zuwachs erhält, welcher nach Zahl und Grösse seiner Zellen in radialer Richtung zum grössten Theile kleiner bleibt als der der Holzstränge. Einzelne Zellen oder Zellgruppen folgen dem Gesammtzuwachs oder werden in Folge dieses rein mechanisch auseinander gezerrt, um die lacunösen Zonen zu bilden. Im Allgemeinen, jedoch nicht genau, entsprechen jedesmal zwei ungleiche Zonen einem Jahresringe.

Die Zellen des Parenchyms sind auch im Holze wohl immer wenigstens von engen luftführenden Intercellularinterstitien begleitet. In einzelnen unten zu nennenden Fällen umgeben sie weite secretführende Gänge.

§ 145. Andere als die in vorstehenden Paragraphen besprochenen Gewebearten sind in den meisten Hölzern nicht vorhanden oder wenigstens von geringer Bedeutung. Am meisten verbreitet sind krystallführende Schläuche, überall, wo sie vorkommen, Begleiter des Strang- oder Markstrahlparenchyms; z. B. Leguminosen, wie Pterocarpus santalinus, Haematoxylon[2]), Herminiera (p. 145, 147), Vitis u. a.

Milchröhren werden reichlich entwickelt in dem vorwiegend parenchymatischen Holze der Papayaceen. Ihre netzförmig verbundenen Zweige sind hier zwischen den Elementen des Parenchyms verbreitet und mit den Gefässen in Contiguität. In anderen milchsaftführenden Gewächsen treten nur diejenigen Zweige, welche von der Rinde ins Mark verlaufen, durch das secundäre Holz. Sie sind wohl immer früher als dieses, von der primären Gewebedifferenzirung an, vorhanden, und werden von dem Secundärzuwachs nachher umschlossen, jedenfalls auch gedehnt. Wo ein solcher durchtretender Zweig an Holzfasern grenzt, sind diese nicht selten dem Verlaufe dieses folgend nach innen gebogen, wie in Fig. 190, p. 453 durch die schräge Schraffirung angedeutet ist. Vgl. auch Cap. VI und XII.

Die in den § 141—145 gegebene Classification der Formbestandtheile des secundären Holzes gründet sich auf diejenige, welche Sanio, im Anschluss an T. Hartig,[3]) in seinen oben, p. 493 citirten fundamentalen Arbeiten gegeben hat. Sie entfernt sich aber von derselben in einigen Punkten. Sanio unterscheidet, absehend von den Markstrahlen, für die Holzstränge folgendermassen:

I. Parenchymatisches System:
   1. Holzparenchym,
   2. Holzparenchymersatzfasern.

II. Bastfaserähnliches System:
   3. Einfache ungetheilte bastartige Holzzellen oder Holzfasern: Libriform,
   4. Gefächertes Libriform.

---

1) l. c. p. 127.
2) Flückiger and Hanbury, Pharmacographia, 176, 188.
3) Vgl. besonders Bot. Ztg. 1859, p. 92.

III. Tracheales System:
5. Tracheiden,
6. Gefässe.

Sein System II umfasst sowohl unsere Holzfasern als auch unsere Faserzellen, beide werden nach ihrer Gestalt und Wandstructur zusammengestellt und auf den Inhalt ein Hauptgewicht nicht gelegt. Die Ersatzfasern werden, ebenfalls auf Grund der Wandstructur, von den Faserzellen getrennt und mit dem Strangparenchym in die Kategorie I gestellt. Die übrige Eintheilung ist der unserigen gleich. Sobald es sich um nichts weiter handelt, als um eine übersichtliche Ordnung der Gewebeformen in dem secundären Holz, ist Sanio's Eintheilung ohne Zweifel so übersichtlich, vielleicht übersichtlicher als die unsrige. Beide leiden auch an demselben Mangel, dass nämlich die unterschiedenen Kategorien nicht überall scharf getrennt werden können, dass insonderheit, wie oben mehrfach hervorgehoben wurde, Intermediärformen zwischen Fasern und Tracheiden u. s. f. vorkommen. Nach beiden ist jedoch in jedem Einzelfalle die Orientirung an der Hand des aufgestellten Schema ausführbar. Es würde daher hier kein Grund vorliegen, an der Sanio'schen Eintheilung Aenderungen vorzunehmen, wenn es sich nicht auch wesentlich darum handelte, den Gewebearten des secundären Holzes unter den in der Pflanze überhaupt, auch ausserhalb des secundären Holzes unterschiedenen ihren Platz anzuweisen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Elemente des secundären Holzes keine Organe sui generis sind, sondern den Gewebearten angehören, welche in diesem Buche bezeichnet sind als Tracheen, Sklerenchymfasern und Zellen; letztere von den anderen ausgezeichnet durch den dauernden Protoplasmagehalt, oder in zweifelhaften Fällen durch periodisch wechselnde Amylumaufspeicherung (vgl. p. 7, 122). Es ist auch in den vom secundären Holze bekannten Erscheinungen, wie ich glaube, kein Grund gegen die in diesem Buche durchgeführte Haupteintheilung der Gewebearten enthalten, denn das Vorkommen intermediärer Erscheinungen kann nicht als Argument gegen die Unterscheidung typischer gelten. Diesen Thatsachen gegenüber war es aber nothwendig, die von anderen Anschauungen ausgehende Sanio'sche Eintheilung in einigen Punkten zu verlassen.

Ich gebe gern zu, dass die scharfe Sonderung der Zellen von den anderen Elementen für die Praxis der Beschreibung oder Bestimmung von Hölzern oft unbequem ist, denn es gelingt nicht immer leicht, die Zellenqualität zu constatiren. In den meisten Fällen ist allerdings der Stärkegehalt ein sicheres Merkmal, sowohl bei frischem als bei trockenem Holze. Fehlt dieser aber, so ist in letzterem die Entscheidung oft nicht oder nur sehr schwer möglich. In dem trocken aufbewahrten Holze von Cobaea z. B. ist es kaum sicher entscheidbar, ob die zahlreich vorhandenen, netzförmig-grosstüpfeligen Elemente kurze Tracheiden oder Parenchymzellen sind, denn sie gleichen ihrer Wandstructur nach Netztracheen, welche ja vorkommen könnten, und aller geformte Inhalt ist unkenntlich geworden. In der frischen Pflanze lassen sie dagegen, bis mindestens ins dritte Jahr, durch grosse Chlorophyllkörner ihren Protoplasmagehalt und damit ihre Zellenqualität erkennen. Erfahrungen dieser Art sind, wie gesagt, unbequem, auf der anderen Seite allerdings auch instructiv, weil sie auf die Nothwendigkeit hinweisen, die Hölzer mehr, als gewöhnlich geschieht, im frischen lebenden Zustand zu untersuchen. Einen ernsthaften Grund gegen die getroffene Eintheilung würden sie aber nur dann enthalten, wenn die Aufgabe der Holzanatomie in der Construction eines bequemen »Schlüssels« für Beschreibung und Bestimmung zu suchen wäre.

3. Vertheilung der Gewebe im Holzkörper.

§ 146. Die Vertheilung der Gewebe im Holze und der aus ihr resultirende Bau dieses ist, bis auf bestimmte, nachher besonders zu erörternde Differenzen, in den successiven Jahresringen die gleiche, es kann daher zunächst der einzelne Jahresring betrachtet werden. Für die wenigen Fälle ohne Jahresringe bezieht sich die Darstellung auf den gesammten Holzring.

Wie schon öfters hervorgehoben, treten fast immer auf den ersten Blick abwechselnde Radialstreifen ungleichen Baues hervor: 1) Die Markstrahlen und 2) die Holzstränge. Hiernach ist die Haupt-Eintheilung der Betrachtung

zu treffen. Findet jene Abwechslung ungleicher Radialstreifen nicht statt, wie in den p. 472 genannten Fällen, und manchen unten zu besprechenden fleischigen Wurzeln, so ist der gesammte secundäre Holzkörper als ein einziger cylindrischer Holzstrang zu betrachten.

a. Markstrahlen und Markflecke.

§ 147. In den vorzugsweise untersuchten Hölzern kommt jeder Zone eine grosse Zahl von Markstrahlen verschiedener Ordnung zu. Da ihrer immer neue secundäre entstehen in dem Maasse als der Holzkörper dicker wird, so steigt ihre Zahl mit den successiven Schichten. Und da ferner ihre Grösse in den successiven Schichten entweder annähernd eine gleiche bleibt oder doch wenigstens in weit geringerm Maasse zunimmt als die Zahl, so darf wohl angenommen werden, dass das Verhältniss zwischen dem von ihnen und dem von den Holzsträngen eingenommenen Raume in allen successiven Schichten annähernd das gleiche bleibt. Im Einklang hiermit steht die Wahrnehmung, dass bei sehr geringer Vermehrung der Markstrahlen eine besonders auffallende Verbreitung der ursprünglichen auftritt; z. B. Atragene. Nähere Untersuchungen über dieses Verhältniss liegen nicht vor.

Die Zahl der Markstrahlen in der Querschnittsfläche steht anscheinend etwa im umgekehrten Verhältniss zu ihrer Grösse, d. h. Breite und wohl auch Höhe. Nördlinger[1]) hat eine grosse Menge von Zählungen vorgenommen, welche allerdings nach seinem eigenen Urtheil, der erheblichen Schwierigkeiten halber, für die markstrahlreichen Hölzer nicht genau zuverlässig, auch beliebigen Jahresringen entnommen sind, immerhin jedoch bestimmte Verhältnisszahlen ergeben für die nach den einzelnen Arten grossen Verschiedenheiten. Er gibt z. B. an, auf eine Breite von 5 Millim. für: Aristolochia Sipho 9, Clematis Vitalba 10, Cytisus Laburnum 19, Robinia pseudacacia 20, Acer pseudoplatanus 33, Abies pectinata 37, Abies excelsa 44, Acer platanoides 47, Acer saccharinum 53, Quercus pedunculata 64, Alnus glutinosa 78, Aesculus rubicunda 84, Evonymus europaeus, Punica Granatum 105, Rhododendron maximum 140 (die höchste bestimmte Ziffer). Die durchschnittliche Breite eines Markstrahles wechselt nach den Arten, Nördlinger's Messungen (l. c.) zufolge, zwischen 1^{mm} (Quercus Cerris) und $0{,}015^{mm}$ (Aesculus, Buxus, Castanea, Evonymus europaeus, Hamamelis, Juniperus communis, virginiana, Koelreuteria, Ligustrum vulgare etc. Etwa $0{,}025^{mm}$ beträgt sie nach demselben Autor z. B. bei Abies pectinata, Pinus, Larix, Taxus baccata, Syringa vulgaris etc; etwa $0{,}05^{mm}$ bei Acer pseudoplatanus, dasycarpum, Juglans, Robinia pseudacacia, Sambucus nigra etc; etwa $0{,}1^{mm}$ bei Ailantus, Alnus incana, Cytisus Laburnum, Gleditschia, Platanus acerifolia u. s. w. Ob die Messungen an zur Feststellung genauer absoluter Ziffern hinreichend dünnen Schnitten angestellt sind, mag unentschieden bleiben.

Nicht minder nach Arten wechselnd, in den vorliegenden Untersuchungen aber weit weniger berücksichtigt als die Breite ist die Höhe der Markstrahlen. Bei den Hölzern ohne, auch bei Clematis mit je einem Zwischenbündel ist sie für die primären Strahlen der der Internodien gleich, also = 100, 200^{mm}; bei den

1) Querschnitte von Holzarten, Band 2, p. 5.

kleinsten, nur 1—2 Zellen hohen Secundärstrahlen der Abietineen kaum über 0,025^{mm}.

Besser als nach absolutem Maasse bestimmen sich die Grössenverhältnisse nach der Zahl der den Markstrahl der Breite und Höhe nach zusammensetzenden Zellen, resp. Zellschichten. Die unter 0,025^{mm} breiten sind wohl sämmtlich nur eine (höchstens in der Mitte 2 bis wenige) Zellen breit, nach dem Tangential- und Querschnitt also »einreihig«, z. B. bei fast allen Coniferen und den schmalsten obigen Beispielen überhaupt; breitere immer entsprechend mehr- bis vielreihig. Aehnliches gilt selbstverständlich für die Höhenverhältnisse und auch hier beträgt die Zellenzahl je nach dem Einzelfall sehr hohe Ziffern bis hinab zu 1—2.

Markstrahlen von zweierlei Grössen, mit welchen gewöhnlich auch Differenzen des Baues im Einzelnen verbunden sind, kommen bestimmten Hölzern zu; z. B. die unten zu beschreibenden, nach dem Vorhandensein oder Fehlen eines Harzgangs verschiedenen bei den Abietineen; breite hohe vielreihige und dazwischen zahlreiche niedrige einreihige bei Quercus, Fagus; kleine, in der Mitte dreireihige secundäre zwischen den viel grösseren primären bei Casuarina[1]. u. s. w.

Die Markstrahlen füllen, scharf abgegrenzt, genau die Maschen zwischen den bogig um sie herumlaufenden Holzsträngen aus. Eine Ausnahme hiervon beschreibt Schacht[2] für das Wurzelholz von Araucaria brasiliensis, in welchem die einreihigen aus unregelmässig buchtigen Zellen bestehenden Strahlen durch Reihen ebensolcher Zellen verbunden sind, welche zwischen den Tracheiden der Holzstränge senkrecht von einem Strahl zu einem darüber oder darunter stehenden laufen. Eine weitere Ausnahme bilden die unten zu beschreibenden Markflecke. Die Markstrahlen bestehen in den weitaus meisten Fällen nur aus Parenchym. Sie stellen mit einander in vielen Hölzern die Hauptmasse des zwischen den übrigen Elementen allenthalben vertheilten parenchymatischen Gewebes dar, in manchen (Wintereen) ist dieses durch sie allein, in vielen andern (Coniferen) wenigstens ganz vorzugsweise vertreten. Das saftige Parenchym, welches den Holzkörper des Stammes von Carica und Vasconcella zum grössten Theil aufbaut, wird seiner Hauptmasse nach von den grosszelligen, breiten und hohen Markstrahlen gebildet.

Ausnahmen von diesem rein parenchymatischen Bau kommen selten vor. Als solche sind zunächst zu nennen die Markstrahlen vieler Abietineen — alle untersuchten Arten von Pinus im engern Sinne, Cedrus, Larix, Tsuga canadensis, Abies excelsa, balsamea — und von Sciadopitys, welche aus zweierlei Elementen bestehen, nämlich Parenchymzellen und diesen ähnlich gestalteten, von Hartig[3] als »Fasern« unterschiedenen Tracheiden.

Von den Abietineen haben die Kiefern (Pinus), Fichten (Picea excelsa), Larix und Pseudotsuga zweierlei Markstrahlen: grössere, welche in ihrer vielschichtigen Mitte einen horizontal bis in den Bast verlaufenden, mit anderen Gängen des Holzes und Bastes nicht in Communication stehenden Harzgang enthalten[4], und kleinere einschichtige, meist auch

1) Vgl. Göppert, Linnaea Bd. XV, 747. — Löw, Diss. de Casuarinearum . . . structura, Berl. 1865.

2) Bot. Ztg. 1862, p. 412, Taf. XIII, 15.

3) Forstl. Culturpfl. p. 13, Taf. V. Vgl. auch dessen Jahresber. (1837) p. 145.

4) Hartig, Naturgesch. d. forstl. Culturpfl. p. 95, Taf. 5. — v. Mohl, Bot. Ztg. 1859, p. 334.

nur wenige (1—12) Zellen (resp. Elemente) hohe, des Harzgangs entbehrende. Die übrigen genannten Bäume haben nur einerlei Markstrahlen und zwar von der letzterwähnten Beschaffenheit, selten die angegebene Höhe und Breite überschreitend; — bei Cedrus werden sie bis 50 Zellen hoch und in der Mitte manchmal mehr als eine Zelle breit. Bei den oben zuerst genannten Arten nun besteht der Markstrahl erstlich aus ziemlich langgestreckten prismatischen, liegenden Zellen, welche auf den Grenzflächen gegeneinander und gegen die Holzstrangtracheiden je nach der Species mehrere oder einen grossen unbehoften Tüpfel haben; — in letzterem Falle eigentlich, wenigstens bei Pinus silvestris, ungetüpfelt sind, insofern Verdickung und Tüpfel streng genommen nur der Tracheide angehören[1]).

Zu diesen Markstrahlzellen kommen zweitens ihnen ähnlich gestaltete und liegende Tracheiden. Die Wände dieser haben, wo sie an gleichnamige und an Strangtracheiden grenzen, Hoftüpfel von geringerer Grösse als die der letzteren; ausserdem bei manchen Pinus-Arten (z. B P. silvestris, Laricio) und Sciadopitys auf ihrer oberen und unteren Seite unregelmässige, wie Zacken nach innen vorspringende Verdickungsleisten; nach den Zellen des Markstrahls zu nur höchst spärliche, kleine, so viel ich bei P. silvestris sehen konnte, unbehofte Tüpfel. Von den radialen Reihen, aus welchen der Markstrahl besteht, wird jede, soweit die Untersuchungen reichen, von einem dieser zweierlei Elemente ausschliesslich gebildet, und zwar besteht bei einem mehr als zwei Elemente hohen Strahle immer der obere und untere ausgekeilte Rand aus einer bis drei Tracheidenreihen. In der Mitte des Markstrahls liegen dann entweder nur Zellreihen oder auch, mit diesen abwechselnd, Tracheidenreihen. Beispielsweise in folgendem Verhältniss von oben nach unten (oder umgekehrt) aufeinander folgend, wenn die römischen Zahlen die Tracheiden-, die anderen die Zellenreihen, die Buchstaben a), b) etc. die einzelnen untersuchten Markstrahlen angeben:

Pinus silvestris, Stammholz; a) II, 4, I, 1, II. b) I, 2, I, 3, I. c) I, 3, IV, 3, II. d) I, 2, I. e) II, 4, I, u. s. f.

Larix europea, Stamm: a) I, 1, II, 6, I. b) I, 1, IV, 9, I. c) I, 14, I etc.

Kleine, nur zwei Elemente hohe Markstrahlen sind bei P. silvestris oft aus Tracheiden allein zusammengesetzt.[2])

Der zweite Ausnahmefall von dem gewöhnlichen, rein parenchymatischen Bau, findet sich bei manchen schwach holzbildenden Pflanzen und besteht darin, dass der Markstrahl nicht aus Parenchym, sondern aus gestreckten, sklerotischen Faserzellen gebildet wird. Er ist zunächst beobachtet in den ausdauernden Stämmen der suffrutescenten Begonien[3]), z. B. B. angularis, muricata, Hügelii. Die sehr grossen und breiten Markstrahlen des secundären Holzes bestehen hier aus aufrechten, sehr langgestreckten Zellen, welche mit schrägen, selbst spitzen, zuweilen auch stumpfen Endflächen, sehr ähnlich den Cambiumzellen der Holzstränge übereinander stehen und erheblich dicke, verholzende sklerotische Wände mit kleinen Tüpfeln erhalten. Die Zellen führen spärlichen Inhalt, manchmal selbst Amylum. Die breiten Markstrahlen bilden mit einander einen derben Ring, in welchen die relativ kleinen Holzstränge eingepasst sind.

Ein ähnlicher Bau kommt bei manchen krautigen Umbelliferenstengeln, Chaerophyllum, Myrrhis, Seseli, Daucus, Eryngium vor[4]), ist jedoch hier mit Bezug auf einige von Jochmann angeregte Zweifel noch näher zu untersuchen, und dürfte sich bei krautigen Dicotyledonen öfters finden. Von den Fällen, welche

---

1) Siehe Fig. 58, p. 166. Ferner: Hofmeister, Pflanzenzelle p. 175. — Sanio, in Pringsh. Jahrb. VIII.

2) Weitere Einzelheiten s. bei Kraus, Bau d. Nadelhölzer, Würzburger naturwiss. Zeitschr. Bd. V. — Göppert, Monogr. d. fossilen Coniferen, Harlem 1850. Abbildungen besonders bei Göppert, l. c., auch bei Schacht, Baum, 1. Aufl. p. 202; Lehrbuch, I, 233. —

3) Hildebrand, Begoniaceen-Stämme p. 24.

4) Jochmann, Umbelliferarum structura, p. 10.

Schwendener (Mechan. Princip, p. 148, sub 3.) anführt, gehören vielleicht Tropaeolum, Impatiens, Centranthus, Cachrys hierher, die übrigen nicht.

Jedenfalls stellen die gesammten Ausnahmefälle der letztgenannten Kategorie Uebergangsformen dar zu jenen p. 472 genannten, wo eine scharfe seitliche Begrenzung distincter Holzstränge durch ungleichartig gebaute Radialstreifen fehlt, Markstrahlen also gar nicht unterschieden werden können; sei es dass nur die grossen Markstrahlen ausbleiben und später kleine secundäre auftreten, wie bei Ephedra und Cobaea, sei es dass die Strahlen aller Grade jederzeit fehlen, wie bei den Crassulaceen, Centradenia, Rumex Lunaria, Campanula Vidalii.

§ 148. Gleichsam als locale Hypertrophien der Markstrahlen treten an manchen Hölzern, z. B. constant an Alnus- und Sorbus-Arten, Anhäufungen parenchymatischer Zellen auf, welche T. Hartig zuerst als Zellgänge, Nördlinger später als Markflecke, Rossmässler als Markwiederholungen beschrieben hat. Nach dieser Autoren und Kraus' [1]) Untersuchungen treten diese Bildungen im Querschnitt auf in Form länglicher Flecke, meist in der Aussenseite, doch auch nicht selten inmitten eines Jahresringes, mit ihrem grössten Durchmesser der Peripherie des Ringes folgend, manchmal als grössere, 90° und mehr erreichende Ringstücke. In senkrechter Richtung verbreiten sie sich gangartig auf mehrere Fuss lange Strecken, theils blind endigend, theils hie und da verzweigt, in unregelmässigem Verlaufe nicht selten einander kreuzend. Dem blossen Auge fallen sie oft, z. B. bei genannten Bäumen, durch braune Färbung auf; in andern Fällen sind sie farblos, z. B. Populus monilifera, tremula. Sie bestehen aus unregelmässig polyedrischen, unregelmässig geordneten Zellen mit dicken getüpfelten Wänden, Amylum, Gerbstoff u. s. w. führendem Inhalte, der im trockenen Holze meist gebräunt ist und den Flecken grösstentheils ihre Farbe verleiht. Zum andern Theil kann diese herrühren von sehr dünnwandigen comprimirten (theilweise desorganisirten?) Zellen im Umfange des Flecks, wie Kraus für Sorbus torminalis beschreibt. Der Aehnlichkeit ihrer dickwandigen Zellen mit denen des Markes, zumal seiner Peripherie, verdanken sie die bezüglichen Namen. In die Innenseite der Flecke treten die von der Stammesmitte kommenden Markstrahlen ein, in dem Maasse als sie sich denselben nähern, werden ihre Zellen breiter und nehmen mehr und mehr die denjenigen der Flecke eigene Beschaffenheit an; die Markstrahlen gehen also von innen her in die Gänge über; sie fliessen ferner in denselben seitlich zusammen. Auf der Aussenseite gehen von den Gängen neue, in ihrer Richtung von den innen zutretenden unabhängige oder in der Fortsetzung dieser liegende Markstrahlen aus. Den kleineren Flecken oder Gängen dieser Art schliessen sich ihrem Bau nach unmittelbar an locale Anschwellungen der Markstrahlen nach Breite und Zahl der Zellen, welch' letztere unregelmässige Form annehmen können; und Vereinigung benachbarter Strahlen der Länge nach durch sich anlehnende kleine Gruppen parenchymatischer, mehr oder minder unregelmässiger Zellen. Bei Abies alba, balsamea, Pichta, bei Cunninghamia, Cupressus sempervirens, häufig auch bei Abies pectinata, kommen solche Bildungen vor.

1) Hartig, Forstl. Culturpflanzen. — Nördlinger, Querschnitte Bd. II. — Kraus, Nadelhölzer, l. c. p. 162.

Bei den Nadelhölzern und bei Liquidambar entstehen in denselben öfters hystero- und lysigene Harzgänge [1]; im Holze von Prunus avium sind sie nach Wigand [2] ein hauptsächlicher Ausgangsort der das Kirschgummi producirenden Desorganisation.

Die Markstrahlenerweiterungen und Markflecke kommen allerdings relativ selten vor, sind aber charakteristisch für manche, sowohl Laub- als Nadelhölzer. Nach Kraus und Nördlinger sind sie beobachtet, ausser den schon genannten Pflanzen, häufig bei Betula alba, dahurica, populifolia, Crataegus oxyacantha, monogyna, pyracantha, cordata, Cydonia vulgaris, Pirus prunifolia, Amygdalus communis, Cotoneaster microphylla, Prunus spinosa, Salix aurita, Caprea, bicolor, Rhus Cotinus, Lühea grandifolia, Pterocarya caucasica, Vaccinium Myrtillus, Vitex incisa, Calluna vulgaris, Erythroxylon grandifolium, Guazuma ulmifolia, Liquidambar styraciflua; selten bei Alnus viridis, Catalpa, Magnolia acuminata, Salix triandra. Die von Nördlinger l. c. mit ? bezeichneten Fälle lasse ich unerwähnt. Unter den Nadelhölzern fand sie Kraus bei Abies balsamea, Pindrow, Pichta, Picea orientalis, Juniperus excelsa; bei Ab. pectinata, Cedrus Deodara und Larix nur Markstrahlanschwellungen. Die Gänge finden sich bei den Laubhölzern vorwiegend in dem untern Theile der Stämme und setzen sich von da aus in die Wurzeln fort; sie reichen jedoch auch, wenn gleich weniger zahlreich und constant, bis in die Gipfel und Zweige. Bei den Nadelhölzern ist ihr Verlauf nicht näher untersucht; nach Dippel's (l. c.) gerade auf diesen Punkt weniger Rücksicht nehmenden Angaben sind die harzgangführenden der Weisstanne grössere Längsstrecken weit zu verfolgen.

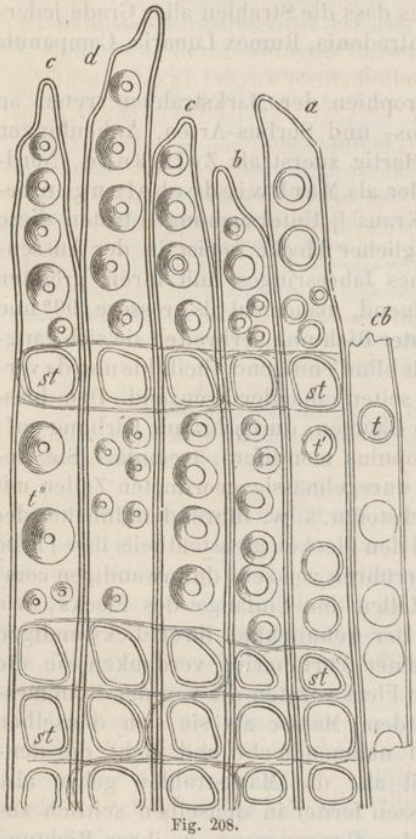


Fig. 208.

b. Holzstränge.

§ 149. Der Bau des Holzstrangs innerhalb eines Jahresringes ist verschieden nach dem Vorkommen oder Fehlen der einzelnen Gewebearten, nach der Vertheilung der vorhandenen und der Gestalt und Structur jeder einzelnen. Hierzu kommen die später zu erörternden Differenzen, welche der Bau

Fig. 208. Pinus silvestris, radialer Längsschnitt durch das Holz eines Zweiges. *a—e* Enden von Tracheiden mit Hoftüpfeln (*t'*, *t''*) in der Flächenansicht. *cb* Stück einer jungen Tracheidenwand mit noch unfertigen Hoftüpfeln; weitere Entwicklung dieser, Verengung des Canals in der Succession *a—c*; *d* und *e* fertiger Zustand. *st* grosse Tüpfel auf der Grenzfläche zwischen Tracheiden und Markstrahlzellen (550). Aus Sachs, Lehrb.

1) Kraus, l. c. — Dippel, Bot. Ztg. 1863, 253.
2) Pringsheim's Jahrb. III, p. 118.

der gleichen Gewebeart im Frühlings- und Herbstholze und welche die Gesammtgruppirung aller Elemente des Holzkörpers zeigt.

1. Bei wenigen Hölzern sind die Stränge nur aus einer Gewebeart, mit Ausschluss aller übrigen aufgebaut und zwar alsdann aus Tracheiden, welche, abgesehen von den allgemeinen Differenzen zwischen Frühlings- und Herbstholz, überall gleichen Bau haben. Das parenchymatische System wird in diesen Fällen allein repräsentirt durch die in grosser Anzahl zwischen die Stränge überall eingeschobenen Markstrahlen. Von Laubhölzern gehören hierher die Wintereen: Drimys Winteri u. Verw., Tasmannia aromatica[1]) und das hinsichtlich seiner Stellung im System zweifelhafte Trochodendron aralioides[2]); von Coniferen nach Sanio Taxus baccata, für welchen Baum jedoch Hartig und Kraus spärliches Strangparenchym angeben.

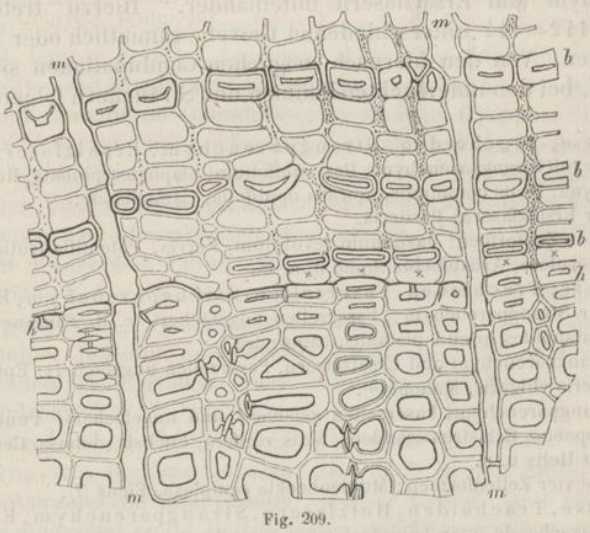


Fig. 209.

Bei den übrigen Coniferen kommt zu den die Hauptmasse des Holzes gleichförmig aufbauenden Tracheiden Strangparenchym, theils in einzelnen zwischen jenen zerstreuten senkrechten Reihen, theils, bei manchen Abietineen, als Umkleidung von Harzgängen.

Die Tracheiden sind bei den Coniferen (Fig. 208 und 209) und den anderen soeben genannten Pflanzen in radiale Reihen geordnet, im Querschnitt viereckig, wenn die aneinandergrenzenden Radialreihen angehörigen vor einander stehen, sechs- oder fünfeckig, wenn die Radialreihen alterniren; ihre Enden sind durch Neigung der Radialflächen (vgl. p. 484) lang-zugeschärft. Die Radialflächen haben grosse correspondirende Hoftüpfel, welche bei den Wintereen, den Araucarien, Dammaren und im Wurzelholze anderer Coniferen zwei oder mehr Längsreihen bilden, im Stammholze der übrigen Coniferen indivi-

Fig. 209. Juniperus communis, Stämmchen. Querschnitt durch das Herbstholz, Bast und Cambium in Winterruhe (Ende Septbr). *h—h* äusserste Herbstholzreihen, *b*, *b* Bastfaserreihen. Bei *x* nur eine Cambiumzelle zwischen *h* und *b*. *m—m* Markstrahlen.

1) Göppert, Linnaea, Bd. XVI, p. 134. — Kraus, l. c.
2) Eichler, in Flora 1864, p. 451.

duelle, z. B. bei Larix häufige Ausnahmen abgerechnet, nur eine einfache Längsreihe. Auf den Tangentialflächen kommen die Tüpfel bei den Coniferen nur dem Herbstholz zu. Taxus, Cephalotaxus, Torreya zeigen auf der Innenfläche der Tracheidenwand ausserdem Spiral- oder Ringfaserverdickung.[1]) Vgl. Cap. IV.

Die von Parenchym als Epithel umgebenen Harzgänge kommen den Holzsträngen derselben Abietineen, welche in den Markstrahlen horizontale besitzen (p. 505), zu. Sie verlaufen longitudinal und stehen im Querschnitt zerstreut in einem Ringe in der äusseren Region jeder Jahresschicht. Ihre Zahl wechselt nach Art und Individuum. v. Mohl[2]) zählte z. B. auf der gleichen, mehrere Jahreslagen umfassenden Querschnittfläche bei Pinus nigricans 190, P. silvestris 124, Larix europaea 128, Picea excelsa 78. —

2. Der Holzstrang aller dicotyledonen Laubhölzer, ausser den vorhin genannten, und der Gnetaceen (Ephedra, Gnetum) führt immer Gefässe und mindestens eine der unterschiedenen Zellenformen; von letzteren gewöhnlich Strangparenchym und Ersatzfasern miteinander. Hierzu treten dann die übrigen im § 142—144 unterschiedenen Gewebe sämmtlich oder theilweise, je nach den Arten. Von den hiernach möglichen Combinationen sind, nach Sanio's Angaben, bei den untersuchten Bäumen und Sträuchern folgende constatirt.

1. Gefässe, Tracheiden, Strangparenchym, Ersatzfasern.

a) nur mit Strangparenchym: Ilex aquifolium, Staphylea pinnata, Rosa canina, Crataegus monogyna, Pirus communis, Spiraea opulifolia, Camellia etc.

b) nur Ersatzfasern: Porlieria.

c) Beide Zellformen: Jasminum revolutum, Kerria, Potentilla fruticosa, Casuarina equisetifolia, torulosa, Aristolochia Sipho u. a. m.

2. Gefässe, Tracheiden, Faserzellen, Strangparenchym, Ersatzfasern.

a) Nur Strangparenchym; Faserzellen ungefächert: z. B. Sambucus nigra, racemosa, Acer platanoides, pseudoplatanus, campestre.

b) Strangparenchym und Ersatzfasern, Faserzellen ungefächert: Ephedra monostachya. — Berberis vulgaris, Mahonia[3]).

c) Strangparenchym, Faserzellen gefächert und ungefächert: Punica, Evonymus latifolius, europaeus, Celastrus scandens, Vitis vinifera, Fuchsia globosa, Centradenia grandifolia, Hedera Helix u. a.

d) Alle vier Zellenformen: Mühlenbeckia complexa, Ficus (?).

3. Gefässe, Tracheiden, Holzfasern, Strangparenchym, Ersatzfasern. Dies die vorherrschende, man kann fast sagen typische Combination, und zwar:

a) Nur Strangparenchym: Sparmannia africana, Calycanthus, Rhamnus cathartica, Ribes rubrum, Quercus, Castanea, Carpinus spec., Amygdaleen, Melaleuca, Callistemon spec. u. s. f.

b) Nur Ersatzfasern: Caragana arborescens.

c) Beiderlei Zellformen. Hierher wohl die Mehrzahl der Laubhölzer, z. B. Salix, Populus spec., Liriodendron, Magnolia acuminata, Alnus glutinosa, Betula alba, Juglans regia, Nerium, Tilia, Hakea suaveolens, Ailantus, Robinia, Gleditschia spec., Ulex europaeus etc.

4. Gefässe, Holzfasern, Parenchym, Ersatzfasern.

a) beiderlei Zellen: Fraxinus excelsior, Ornus, Citrus medica, Platanus etc.

b) Nur Ersatzfasern: Viscum album.

c) Nur Strangparenchym: Avicennia.

5. Gefässe, Faserzellen, Parenchym.

Cheiranthus Cheiri, Begonia. Hierher wohl auch viele der noch genauer zu analysirenden Crassulaceen, Caryophylleen.

---

1) Vgl. Hartig, Kraus, Göppert, l. c. — v. Mohl, Schacht, Bot. Ztg. 1862.

2) Bot. Ztg. 1859, p. 340.

3) Vgl. Sanio, in Pringsheim's Jahrb. IX, p. 55.

6. Gefässe, Faserzellen, Parenchym, Holzfasern?
Coleus Macraei, Eugenia australis, Hydrangea hortensis.

7. Gefässe, Tracheiden, Holzfasern, Faserzellen (gefächerte), Parenchym, Ersatzfasern.
Ceratonia Siliqua, Bignonia capreolata, nach den vorliegenden Daten jedoch zweifelhaft bezüglich der Holzfasern.

Für die Vertheilung dieser Gewebe bei den gefässführenden Hölzern gilt zwar kein strenges ausnahmsloses Gesetz, aber immerhin bestimmte allgemeine Regeln.

Die Gefässe finden sich in sämmtlichen Schichten des Jahresringes, in dem innersten Theile gewöhnlich häufiger als im äusseren. Nur Bombax Ceiba verhält sich nach Sanio umgekehrt. Nicht selten dagegen ist in ihrer Häufigkeit von innen nach aussen kein Unterschied (Acacia Sophora, floribunda, Enckea media, Artemisia Abrotanum) oder nur ein geringer zu bemerken, die Poren oder Porengruppen, welche sie im Querschnitt darstellen, durch das Holz gleichmässig zerstreut, z. B. Laurus nobilis, Aesculus, Acer, Populus. Selten (Avicennia) bilden die Gefässe die Haupt- und Grundmasse des Holzes. In der Regel stehen sie in der ungleichnamigen Grundmasse in kleinen Gruppen und diese entweder einzeln, oder zu mehr oder minder unterbrochenen radialen Streifen oder concentrischen Zonen (Hedera Helix) geordnet. Sie sind entweder überall ohngefähr gleich, oder meistens im innern Theile des Jahresringes von grösserer, nach aussen successive oder plötzlich abnehmender Weite. Mit diesem Grössenunterschied ist in manchen Fällen auch ein Unterschied des Baues verbunden, insofern die engen Gefässe Spiralfasern besitzen, die weiten keine (Morus alba, Broussonetia papyrifera, Gymnocladus, Virgilia lutea, Celtis australis, Ulmus suberosa, Catalpa, Robinia pseudacacia); oder der Bau ist bei allen gleich (Quercus pedunculata, Castanea vesca, Fraxinus, Amorpha fruticosa, Sophora japonica, Periploca).

Das Strangparenchym ist in den oben genannten »parenchymatischen« Hölzern, wie Bombax, Carica etc., auch in den unten noch zu besprechenden Wurzeln die Hauptmasse, welcher Gefässe und andre Elemente gruppenweise eingesetzt sind. In den festen »holzigen« Hölzern steht seine Anordnung in regelmässiger Beziehung zu der der Gefässe.

Meistens begleitet es diese, entweder derart dass es jedes Gefäss oder jede Gefässgruppe einzeln umgibt — paratracheales Parenchym nach Sanio, z. B. Enckea media —; oder es bildet tangentiale, mit ähnlichen aus Tracheiden oder Fasern vorzugsweise bestehenden abwechselnde Binden, in oder neben welchen die Gefässe stehen: Sanio's metatracheales Parenchym. Letzteres z. B. im Frühlingsholz von Tectonia grandis, im Herbstholz von Fraxinus, im Herbst- und Frühlingsholz von Amorpha fruticosa, Sophora japonica, Robinia pseudacacia, Gleditschia triacanthos, Gymnocladus, Virgilia, Caragana arborescens; Paulownia, Morus, Broussonetia, Ailantus, Tamarix gallica etc. Bei Casuarina equisetifolia, torulosa, Hakea suaveolens und anderen Proteaceen, Ficus-Arten, Cordia pallida u. a. m. hat jeder Jahresring mehrere concentrische Binden von metatrachealem Parenchym.

Zwischen Tracheiden findet sich nach Sanio bei Laubhölzern immer Parenchym zerstreut, mit Ausnahme von Casuarina, wo dasselbe nur metatracheal vorkommt, und von Rosmarinus officinalis. Zwischen den typischen Holzfasern

fehlt es nach Sanio, mit Ausnahme von Edwardsia grandiflora, Ulex europaeus, Celtis australis, Olea europaea; ferner von Hibiscus Rosa sinensis, wo es sogar zwischen den Fasern tangentiale Binden bildet. Bei Tamarix gallica findet es sich selbst zwischen stärkeführenden Faserzellen.

In einigen wenigen Fällen vorwiegend aus Parenchymmassen bestehenden Wurzelholzes sind jene der Sitz von secretführenden Gängen: Wurzel von Inula Helenium[1]), Opoponax Chironium; vielleicht gehört auch Trécul's Angabe von Oenanthe crocata hierher[2]).

Von den Ersatzfasern gilt das Gleiche wie für das Strangparenchym, weil sie entweder als Begleiter oder Vertreter dieses auftreten.

Die Holzfasern können zwar in allen Schichten des Jahresringes vorkommen, finden sich aber bei den festen Hölzern in besonderer Menge in seinem mittleren Theil. Sie bilden hier gewöhnlich die Grundmasse, in welche die übrigen Elemente, speciell Gefässe und Parenchym, eingesprengt sind; bei vielen Hölzern, z. B. Robinia, Gleditschia, finden sie sich blos im mittlern Theile des Ringes und fehlen im Frühlings- und Herbstholze. In den verwiegend parenchymatischen Hölzern (Bombax, Cheirostemon) und in den vorwiegend aus Gefässen bestehenden von Avicennia sind Fasern nur in kleinen Gruppen oder vereinzelt zwischen die Elemente der Grundmasse eingesprengt.

Für die Faserzellen, gefächerte wie ungefächerte (Berberis, Clematis, Vitis, Tamarix, Punica etc.) gilt die gleiche Regel der Vertheilung wie für die Holzfasern. Wie die obigen Angaben über das Vorkommen zeigen, können beide in der Form und Wandstructur ähnliche Elemente einander wechselweise vertreten, ja es ist zweifelhaft, ob der unter 7 erwähnte Fall des gleichzeitigen Vorhandenseins beider überhaupt vorkommt.

Die Tracheiden können gleichfalls, gleichsam in Vertretung der beiden letztgenannten Gewebe für sich allein die Grundmasse des Holzes bilden; so bei der oben sub 1 genannten Combination, z. B. Pomaceen, Camellia etc. Sie gehören dann immer zu den »faserförmigen«, in Gestalt und Wandbeschaffenheit Holzfasern ähnlichen. Wo sie dagegen mit Fasern und Faserzellen zusammen vorkommen, da finden sie sich erstlich in der Nachbarschaft der Gefässe. Und zwar spärlich und vereinzelt neben ihnen, wenn diese einzeln und in kleinen Gruppen im Jahresring zerstreut und sämmtlich gleich sind (z. B. Punica, Fuchsia globosa, Ceratonia, Nerium). Wenn dagegen zweierlei, durch Grösse und meistens auch specielle Structur verschiedene Gefässe vorhanden sind, dann begleiten die Tracheiden die kleinen, selten (Quercus pedunculata, Castanea vesca, Periploca) auch die grossen. Sie sind dann je nach dem Vorkommen der kleinen Gefässe mit diesen im ganzen Jahresring vertheilt (Ulex europaeus, Rosmarinus) oder auf den äussern Theil desselben beschränkt (Morus alba, Broussonetia, Catalpa, Paulownia, Sophora japonica, Gymnocladus canadensis, Robinia pseudacacia, Corylus, Carpinus, Ostrya). — Zweitens sind die Tracheiden in vielen Fällen auch ausser ihrem Gebundensein an bestimmte Gefässe in dem äussern Theil des Jahresringes vorherrschend oder auf denselben beschränkt. Im Jahresring von Ribes nigrum, Syringa vulgaris, Ligustrum vulgare, Evonymus europaeus und latifolius nehmen sie gegen die

1) Siehe Berg, Atlas d. pharm. Waarenk. Taf. X.
2) Trécul, l. c. vgl. p. 462.

Aussengrenze des Ringes successive an Häufigkeit zu, bis sie die Grundmasse bilden, welcher einzelne Gefässe und Fasern oder Faserzellen eingesprengt sind, während im innern Theile des Ringes die Grundmasse aus Fasern oder Faserzellen besteht und die Tracheiden einzeln neben den Gefässen vorkommen. Oder, bei Tilia, Salix hippophaefolia, acutifolia, Populus tremula, pyramidalis, Rhamnus Frangula, Juglans regia, cinerea, Pterocarya, Diospyros virginiana, Betula alba, Alnus glutinosa, Laurus nobilis, Camphora, Acer pseudoplatanus, platanoides, campestre, Sambucus nigra, racemosa, kommen die Tracheiden nur in der äussersten Herbstgrenze des Jahresringes vor, während dieser sonst nur einerlei Gefässe enthält. —

§ 150. Als besondere, aber dem normalen Dicotyledonentypus angehörige Fälle sind hier noch einige von den gewöhnlichen Regeln einigermassen abweichende Erscheinungen anhangsweise zu erwähnen, welche grösstentheils das Holz von Arten oder Familien betreffen, die durch besondere Anpassungen und mit diesen in Beziehung stehende Gestaltungen ausgezeichnet sind. Die meisten dieser Erscheinungen bedürfen noch näherer Untersuchung, für welche Nachstehendes nur Andeutungen enthalten soll.

Zunächst ist zurückzukommen auf die p. 472 und p. 507 aufgezählten, der Markstrahlen entbehrenden Hölzer. Bei solchen, wo nur die primären, grossen Markstrahlen fehlen, kleine aber bald auftreten, wie Ephedra, Cobaea, wohl auch Xanthosia, gelten für die Hauptmasse des Holzes die obigen allgemeinen Regeln des Baues und der Vertheilung der Organe. Soweit die Abwesenheit der Markstrahlen bei den Genannten reicht, und in den Fällen gänzlichen Ausbleibens der Strahlen durch den ganzen secundären Holzkörper, besteht die Haupt- und Grundmasse mit einzelnen zu erwähnenden Ausnahmen aus meist gestreckten (bei Echeveria pubescens kurzen), dickwandigen Faserzellen oder Fasern — letztere allmählich aus den Faserzellen hervorgehend — mit steil zugeschärften Enden und in regelmässig radialer Anordnung. Abgesehen von den markwärts vorspringenden Gefässtheilen der ursprünglichen Blattspurbündel, welche der nachher (§ 152) zu beschreibenden Markscheide angehören, sind bei stärker entwickeltem Holzkörper der Grundmasse eingesetzt Gefässe — vielleicht auch diesen im übrigen gleich gebaute Tracheidenreihen, — und Gruppen von Strangparenchym.

Die Gruppirung der Gefässe und des Parenchyms und die Menge und Qualität des letzteren wechselt nach den Einzelfällen. In dem mit stärker entwickeltem Holzkörper versehenen oberirdischen Stamme der untersuchten Crassulaceen[1]) besteht das Parenchym aus langgestreckten, zartwandig und unverholzt bleibenden Zellen und begleitet, in Längsreihen, die Gefässe. Diese stehen mit ihm in der Fasermasse ganz einzeln und zerstreut, oder höchstens zu 2 oder 3 bei einander: Sedum maximum; oder theilweise grössere, bis 12-zählige Gruppen bildend: S. populifolium, auch Echeveria pubescens; oder sie bilden mit dem Parenchym reichzählige, quergezogene, miteinander unregelmässige, unterbrochene Querbinden darstellende Gruppen: Sempervivum arboreum; in den kriechenden Stämmchen von Sedum reflexum endlich bilden sie zusammen mit den zarten Zellen starke vielschichtige, zusam-

1) Vgl. Brongniart, Arch. du Muséum d' hist. nat. T. I. — Regnault, l. c.

menhängende Ringzonen, welche mit ebensolchen Faserzonen abwechseln. Viele Arten, selbst solche mit starken Stämmchen, wie Crassula lactea, Sedum ternatum, auch Echeveria pubescens bilden übrigens kaum nennenswerthe Spuren von secundärem Holze aus.

Bei den untersuchten Caryophylleen[1] (Dianthus, Gypsophila, Silene spec., Arenaria graminifolia) ist, zumal in den Rhizomen, zartwandiges gestrecktzelliges Parenchym, häufig in Form unregelmässiger grosser Inseln oder breiter Ringabschnitte zwischen ähnlich gestalteten Fasermassen eingeschaltet, kann übrigens in den Laubstengeln auch fehlen, z. B. Gypsophila altissima. Die Gefässe stehen zahlreich, und oft unterbrochene Radialreihen bildend, in beiderlei Geweben, in den Fasergruppen wenigstens oft ohne Parenchymbegleitung. In dem Laubtriebe von Dianthus plumarius besteht die Hauptmasse auch des allerdings sehr schwachen Secundärzuwachses aus Gefässen.

Im Stamme von Rumex Lunaria liegen die Tüpfelgefässe, begleitet von Strangparenchymreihen oder Ersatzfasern, in sehr regelmässigen, aber unterbrochenen Radialreihen in der Grundmasse und diese besteht aus dicht mit grossen Amylumkörnern erfüllten Faserzellen. Das Gleiche gilt, mit Ausnahme des Amylumgehalts, für Centradenia grandifolia (vgl. p. 499). Bei Campanula Vidalii stehen die Gefässe sehr einzeln, und ohne dass ich Parenchym- oder Ersatzfaserbegleitung finden konnte, in den Radialreihen der Faserzellen zerstreut.

Die Rhinanthaceen sind weiter zu untersuchen.

Sodann ist hier das Secundärholz der fleischigen stärkeren Cacteen-Stämme[2] nochmals zu erwähnen. Es wurde schon oben (vgl. p. 493) mehrfach der eigenthümliche Bau der Holzstränge, Gefässe und Tracheiden bei den Mamillarien, Echinocactus u. a. hervorgehoben, und es ist hier hinzuzufügen, dass bei den genannten Genera der ganze secundäre Holzstrang besteht aus jenen spiral- und ringfaserig und mit meist tief einspringender Faser verdickten Tracheen, zwischen welchen sehr zartwandiges Strangparenchym in einfachen Längsreihen eingesprengt ist. Die Markstrahlen aller Grade sind letzterem bezüglich der Zartheit ihrer Zellen gleich. Bei anderen Cacteen, speciell Cereus- und Opuntia-Arten, besteht der secundäre Holzstrang aus derben Holzfasern und den meist von Parenchym begleiteten zerstreuten Netzgefässen (s. p. 494). Das Parenchym, auch das der Markstrahlen kann selbst, z. B. bei Cereus speciosissimus, sehr derbwandig und verholzt sein. Dazu kommen bei Opuntien kurze Tracheiden mit jenen plattenartig einspringenden, meist ringförmigen Wandverdickungen. Sie sind theils einzeln im Innern des Stranges (O. tunicata, O. robusta), theils an seinen Rändern vertheilt (O. cylindrica, ramulifera, andicola). —

Endlich dürfte besondere Erwähnung verdienen das Holz, welches den Schwimmapparat der auf dem Wasserspiegel vegetirenden Stämme einiger Leguminosen aus den Gattungen Aeschynomene, Herminiera bildet. Der Bau derselben scheint bei den einzelnen Arten dieser Schwimmhölzer, soweit die vorhandenen Beschreibungen reichen[3] ein sehr übereinstimmender zu sein.

1) Regnault, l. c. p. 118, pl. VI.
2) Vgl. Brongniart, l. c. — Schleiden, Anat. d. Cacteen, l. c. (p. 163).
3) Hallier, Bot. Ztg. 1859, 152; 1864, 93.

Zur Illustration seiner gröbern Verhältnisse können Hallier's Abbildungen a. a. O. und die einen jedenfalls ähnlichen Gegenstand darstellende Fig. 51—53 in Schleiden's Grundzügen (3. Aufl.) I, p. 261 dienen. Die folgende kurze Beschreibung bezieht sich speciell auf das Holz des Ambatsch (Herminiera Elaphroxylon = Aedemone mirabilis Kotschy) vom weissen Nil[1]).

Das überaus leichte Holz hat keine deutlichen Jahresringe. Es besteht seiner Hauptmasse nach aus Elementen, welche (vorbehaltlich der Untersuchung nicht getrockneten Materials) Tracheiden genannt werden müssen, weil sie, wie sie vorliegen, nur Luft, ohne eine Spur von Protoplasma- oder Zellinhaltsresten enthalten. Sie stehen alternirend in Radialreihen und haben die Gestalt sechskantiger aufrechter Prismen, etwa 3mal so hoch als breit, mit unter beiläufig 45°, einseitig oder dachartig-zweiseitig gegen die Radialebene geneigten Endflächen. Ihre dünne farblose Membran ist auf der ganzen Endfläche durch ein enges zartes Netzfasergitter sehr zierlich verdickt, auf den radialen und in geringerem Maasse auch auf den tangentialen Seitenflächen mit kleinen Gruppen einfacher Tüpfelchen versehen.

Die aus diesen Tracheiden bestehende Masse wird durchzogen 1) von sehr zahlreichen parenchymatischen, amylumführenden Markstrahlen, welche 1—10, durchschnittlich etwa 6 Zellen hoch und eine Zelle breit sind, ausserdem von einzelnen grösseren, in der Mitte mehrere Zellen breiten Markstrahlen; die Zellen der Markstrahlen sind gestreckt liegend. 2) von schmalen, in unregelmässige und vielfach unterbrochene concentrische Ringzonen geordneten, auch ihrerseits von den Markstrahlen durchkreuzten Bändern, welche der Hauptmasse nach aus langgespitzten, mit ihren Enden radial und tangential schief zwischen einander geschobenen Fasern bestehen. In diesen Binden, oder richtiger an ihrer innern (marksichtigen) Seite liegen grosse Tüpfelgefässe, meist einzeln, selten in wenigzähligen kurzen Radialreihen, in beiden Fällen in weiten, mehrere (durch die Markstrahlen bezeichnete) Holzabschnitte betragenden seitlichen Abständen von einander. Jedes Gefäss oder jede Gefässgruppe wird theilweise umringt von einer einfachen Lage amylumhaltiger Ersatzfasern oder zu 2—4 übereinander stehender Parenchymzellen mit mässig verdickter getüpfelter Wand; und sehr zartwandige, enge, ebenfalls stärkeführende Parenchymzellen setzen sich in einfacher Schicht über die Innenfläche jeder Faserbinde fort. Zwischen sie sind hier die oben p. 147 erwähnten gekammerten Krystallschläuche eingeschoben. Tracheiden, Ersatzfaserzellen, Gefässglieder, Krystallschläuche sowohl wie die mittelhohen Markstrahlen haben überall nahezu die gleiche Höhe und liegen mit ihren Enden in den gleichen Horizontalebenen, bilden daher regelmässige Horizontalschichten. Ihre Form und Anordnung ist (mit selbstverständlicher Ausnahme der Gefässglieder) der für die Cambiumzellen gewöhnlichen gleich, so dass mit Sicherheit angenommen werden kann, dass sie aus einer Cambiumzone hervorgehen, welche von ihnen gleichhohen und ähnlich gestalteten Zellen gebildet wird. Die Fasern dagegen sind (nach Schätzung) mindestens doppelt so lang als die genannten andern Elemente, sie müssen also bei ihrer Differenzirung aus der Cambiumzone die entsprechende Streckung — und Verschiebung — erfahren haben.

c. Abänderungen der einzelnen Gewebeformen in dem Jahresringe.

§ 151. In denjenigen der soeben angeführten Fälle, wo die Vertheilung der Gewebeformen in den successiven Schichten eines Jahreszuwachses verschieden, der Bau des Herbstholzes des einen also ein anderer ist als des angrenzenden Frühlingsholzes des nächsten, muss eine Abgrenzung derselben gegeneinander hervortreten. Zu dieser in der Vertheilung ungleichnamiger Gewebe gelegenen, nicht immer vorhandenen Ursache der Markirung der Jahresringe kommen als zwei andere hinzu Verschiedenheiten der Gestalt und Verschiedenheiten des Baues der gleichnamigen Gewebeelemente in den successiven und zumal den extremen Zonen eines Jahreszuwachses.

1) Vgl. Schweinfurth, Beitr. z. Flora Aethiopensis, p. 9.

Die erste dieser Erscheinungen besteht allgemein in einer (in Folge des zunehmenden Rindendruckes eintretenden[1]) Verkürzung des radialen Durchmessers, also einer tangentialen Abplattung der Elemente an der Aussengrenze des Herbstholzes. Aenderungen der durchschnittlichen Länge können, wie angegeben wird, hiermit verbunden sein. Die zweite, nicht überall vorhandene besteht in einer Zunahme der Dicke, zuweilen noch anderweiten Aenderungen in der Structur der Wand. Diese Veränderungen, zumal die Verkürzung des radialen Durchmessers, betreffen sowohl die Elemente der Markstrahlen, als der Holzstränge. Sie treten plötzlich oder allmählich ein und zwar findet diese letztere Verschiedenheit statt, theils nach den Arten, theils nach der verschieden starken Entwicklung der Jahresringe eines und desselben Holzes.

Am einfachsten und deutlichsten treten diese Verhältnisse hervor bei den der Hauptmasse nach nur aus Tracheiden und Markstrahlen bestehenden Hölzern der Coniferen[2]). In den liegenden Elementen der Markstrahlen ist die Verkürzung des radialen Durchmessers an der Herbstgrenze zwar vorhanden, aber wenig auffallend. Die Tracheiden aber sind an der Frühlingsgrenze jeder Jahresschicht relativ weit, im Querschnitt meist viereckig, doch auch 5—6eckig, und ihr radialer Durchmesser gleich dem tangentialen oder selbst etwas grösser; an der Herbstgrenze dagegen immer stark abgeplattet, d. h. der radiale Durchmesser verkürzt. Hiermit ist nach N. Müller[3]) bei der Fichte eine Abnahme der Länge im Herbstholze verbunden. Dazu kömmt weiter eine mit der Abplattung zunehmende Vergrösserung nicht nur der relativen, sondern der absoluten Wanddicke; und das Auftreten von Tüpfeln auf den tangentialen Wandflächen, während dieselben in den weitlumigen Frühlingselementen auf die Radialflächen beschränkt sind.

Beispielsweise mögen diese Verhältnisse veranschaulicht sein durch die von Mohl[4]) für ein 30jähriges, gut gewachsenes Exemplar von Pinus silvestris gefundenen Mittelgrössen, ausgedrückt in pariser Linien:

		Frühlingsholz:	Herbstholz:
Stamm .	Radialer Durchmesser	0,0204	0,0056
	Tangentialer –	0,0142	0,0142
	Wanddicke	0,0019	0,0031
Wurzel .	Radialer Durchmesser	0,0232	0,0094
	Tangentialer –	0,0161	0,0161
	Wanddicke	0,0018	0,0035

Das mehr plötzliche oder allmähliche Auftreten dieser Differenzen und die relative Stärke der eng- und weiträumigen Zone richten sich hier im allgemeinen nach der Dicke der Jahresringe, wie unten dargestellt werden wird.

Abweichungen von dem typischen Bau treten insofern auf, als in den verschiedenen Regionen des Jahresrings Gruppen ungewöhnlich dickwandiger

1) H. de Vries, l. c. (p. 490).

2) Göppert, Monogr. d. foss. Coniferen, l. c. — v. Mohl, Bot. Ztg. 1862, p. 225 ff. — Kraus, l. c.

3) Botan. Untersuchungen IV, 2, p. 190. —

4) l. c. p. 237.

Tracheiden auftreten können. Dieselben bilden im Querschnitt bandförmige Ringabschnitte von bräunlich gelber, dem Herbstholz ähnlicher Farbe; sie kommen bei Pinus silvestris in den innersten Jahrringen immer, oft auch in den äusseren vor. Vgl. Sanio, Pringsh. Jahrb. IX, 401.

Bei den Laubhölzern kommen für die Abgrenzung der Jahrringe noch in Betracht die Vertheilung der ungleichnamigen Gewebeformen und der Abänderungen, welche eine jede von diesen in den successiven Zonen des Jahrrings zeigt.

Die Verkürzung des radialen Durchmessers an der Herbstgrenze, theils plötzlich, theils allmählich eintretend und je nach dem Specialfall starke Abplattung oder nur ein geringes Maass erreichend, gilt auch hier allgemein; abgesehen von den nachher noch besonders zu erwähnenden Gefässen für die nebeneinander vorkommenden Gewebeformen annähernd gleichmässig; seltner in sehr ungleichem Maasse: z. B. starke und plötzliche Abplattung der Tracheiden des Herbstholzes bei allmählicher und relativ viel geringerer Radialverkürzung der sie begleitenden Faserzellen bei Clematis Vitalba, Mahonia aquifolium.

Bezüglich der Zunahme der absoluten Wanddicke an der Herbstgrenze ist zwischen den einzelnen Gewebeformen zu unterscheiden, da diese ja in allen Theilen eines Holzes in der durchschnittlichen Dicke von einander verschieden sind. Für die gleichnamige Gewebeform kommt je nach der Holzart beiderlei Verhalten vor, entweder merkliche Zunahme oder annäherndes Gleichbleiben der Wanddicke an der Herbstgrenze. Letzteres z. B.

beim Strangparenchym von Gleditschia triacanthos, Ailantus glandulosa, Sophora japonica, Caragana arborescens,

den Faserzellen von Berberis, Mahonia,

den gefässähnlichen Tracheiden von Betula, Alnus, Populus, Salix spec., Magnolia acuminata, Sambucus nigra u. a.,

den derbwandigen faserförmigen Tracheiden von Cornus sanguinea, Syringa vulgaris, Buxus sempervirens.

Zunahme der Wandverdickung an der Herbstgrenze z. B. bei

dem Strangparenchym von Gymnocladus, Morus alba, Broussonetia, Paulownia, Amorpha fruticosa,

den Holzfasern von Laurus Camphora, Jatropha Manihot, Carpinus Betulus,

den gefässähnlichen Tracheiden von Caragana arborescens, Carpinus Betulus, Ostrya virginica,

den faserartigen von Syringa Josikaea, Philadelphus coronarius, Kerria japonica etc.

Für die Tracheiden von Staphylea pinnata ist, im Gegensatz zu der bei anderen Hölzern geltenden Regel, von Sanio eine Abnahme der Wanddicke in der Herbstgrenze beobachtet, sowohl im Vergleich mit den inneren desselben, als mit denen des Frühlingsholzes des nächstfolgenden Jahresrings.

Ueber das Maass der Wanddickenzunahme an der Herbstgrenze liegen zwar keine genaueren Vergleichungen der verschiedenen Gewebeformen vor, man darf jedoch dem Augenschein nach annehmen, dass dieselbe in annähernd gleichem Verhältniss erfolgt. Da nun, wie oben gezeigt wurde, die verschie-

denen Gewebeformen desselben Holzes sehr ungleiche durchschnittliche Wanddicke zu haben pflegen, so muss die gesammte relative Wandstärke der Herbstgrenze abhängen in erster Linie von der Vertheilung der ungleichnamigen Elemente im Jahresringe, und in zweiter von der letztbesprochenen Dickenzunahme bei jeder einzelnen Gewebeform. Wo also z. B. die Herbstgrenze ausschliesslich oder vorherrschend besteht aus Parenchym, wie bei Morus alba, Broussonetia, Fraxinus, Robinia Pseudacacia, Caragana arborescens, Amorpha fruticosa, Virgilia, Gleditschia, Catalpa, Paulownia, Ailantus etc., oder aus gefässähnlichen, dünnwandigen Tracheiden wie bei Betula alba, Alnus glutinosa, Populus, Salix spec., Cytisus Laburnum, während im innern Theil des Ringes dickwandige Fasern vorherrschen, da ist die Herbstgrenze durchschnittlich dünnwandiger als der nächstinnere Theil des Ringes. Die mannichfaltigen in dieser Beziehung möglichen Combinationen und Modificationen ergeben sich aus dem vorher Besprochenen.

Die Gefässe verhalten sich in den meisten Laubhölzern den übrigen Elementen in sofern ähnlich, als sie von der Frühlings- zur Herbstgrenze des Jahresrings durchschnittlich an Weite abnehmen, ohne dabei allerdings in der Regel eine auffallende tangentiale Abplattung zu erfahren. Hiermit ist in vielen Fällen eine Abnahme der Zahl der Gefässe von Innen nach Aussen verbunden. Beide Differenzen können sehr allmählich eintreten, wie im Jahresring der Salicineen, Pomaceen, von Fagus, Buxus, Cornus sanguinea u. s. w., selbst kaum merklich sein (Enckea media, Ulex europaeus). Bei anderen Hölzern, wie Quercus pedunculata, Fraxinus, Castanea treten sie plötzlich ein, derart, dass auf die durch zahlreiche sehr weite Gefässe hochgradig poröse erste Frühlingszone des Ringes nach aussen zu weniger und viel engere Gefässe zwischen den übrigen Elementen folgen. In dem Maasse als diese mit dem Namen Porosität kurz zu bezeichnende Eigenschaft des Frühlingsholzes deutlich hervortritt und mit anderen Structurdifferenzen zwischen den Jahresgrenzen und dem mittlern Theil der Ringe coincidirt, tritt die Grenze mehr oder minder scharf schon für das unbewaffnete Auge hervor. Beispiele für besonders scharf markirte Jahresringe bilden die letztgenannten Bäume, ferner, wegen der sowohl durch grosse Gefässe als die anderen oben erwähnten Structurverhältnisse ausgezeichneten Grenze, Fraxinus, Robinia Pseudacacia, Gleditschia triacanthos. Sind andrerseits die Gefässe in annähernd gleicher Weite gleichförmig einzeln oder gruppenweise vertheilt wie bei Enckea media, Ulex europaeus, wohl auch Olea europaea, so kann die Grenze der Jahresringe nicht nur für schwache Vergrösserung, sondern selbst für die mikroskopische Untersuchung schwer oder kaum wahrnehmbar werden.

Nach diesen mannichfaltigen Abstufungen in der Markirung der Jahresringe liegt von vornherein die Vermuthung sehr nahe, dass auch Fälle ihres gänzlichen Ausbleibens vorkommen. Als individuelle Eigenthümlichkeit findet dieses unbestritten statt. Manche Pflanzen, z. B. die Araucarien, scheinen dazu besondere Neigung zu haben, von solchen individuellen Erscheinungen wird unten die Rede sein. Pflanzen, welchen die Markirung der Jahresringe als specifische Eigenthümlichkeit constant abgeht, sind jedenfalls selten und die Angaben über solche so vielfach bestritten, dass ich selbst diejenigen, bei welchen es auch mir nicht gelang, Grenzen zwischen Jahreszonen aufzufinden — nämlich

die holzigen Piperaceen, Opuntia, Mamillarieen und Cacteen, Cobaea scandens — nicht als sichere Beispiele constant der Jahresringe entbehrender Pflanzen [1]) anführen möchte.

Ob bei tropischen Bäumen der anatomisch unterschiedene Jahresring jedesmal wie bei denen unserer temperirten Zone den jährlichen Zuwachs darstellt, oder ob es Bäume mit Semesterringen gibt, d. h. solche, welche jährlich zwei Jahresringe bilden, entsprechend zwei in eine Jahresperiode fallenden Vegetationsperioden, wie für Adansonia digitata angegeben wird,[2]) ist eine, wie mir scheint, noch zu prüfende, in die gegenwärtige anatomische Betrachtung aber nicht gehörende Frage. Hier mag nur noch zum Ueberfluss erinnert werden, dass bei Hölzern mit wechselnden concentrischen Streifen ungleichnamigen Gewebes, wie Ficus, Casuarina u. a., für die oberflächliche Betrachtung jahresringähnliche Zeichnungen vorhanden sind, von welchen sich die wirklichen Jahresringe durch die charakteristische Herbstholzstructur unterscheiden.

d. Normale Verschiedenheiten successiver Zuwachszonen und Jahresringe.

§ 152. Der erste, innerste Jahresring eines jeden Holzes muss in seinem Bau einige wesentliche Unterschiede von allen spätern zeigen. In dem Stamme hat er, statt des charakteristischen Frühlingsholzes, in seiner Innengrenze die den primären Gefässbündeln entsprechenden, den Zwischenbündeln aber fehlenden Gruppen von Spiral-, Ring-, Netzgefässen (resp. -Tracheiden), welche meist mehr oder minder in das Mark vorspringen und mit einander und den angrenzenden, theils dem Holzring, theils dem Marke angehörenden Gewebeelementen, deren Structureigenthümlichkeiten in früheren Abschnitten mehrfach erwähnt wurden, seit lange als Markscheide, Markkrone, Corona, unterschieden werden.

In der Wurzel hat die Innengrenze des ersten Jahresringes, nach den p. 487 dargestellten Verhältnissen einen anderen Bau. Der secundäre Holzkörper umgibt hier eng die ursprünglichen axilen Gefässplatten. Es ist ganz vorherrschende Regel, dass diese letzteren von den secundären Gefässen und Tracheiden durch mindestens eine Lage von Verbindungszellen getrennt bleiben [3]). Für den unmittelbaren Anschluss der secundären an die äussersten engen Spiral- und Ringgefässe der primären Platten ist kein Fall bekannt. Dagegen kommt es öfters vor, dass die inneren Tüpfelgefässe (resp. Tracheiden) der ursprünglichen Platten mit gleichnamigen des Secundärholzes in unmittelbarer Verbindung stehen; so beobachtet bei Taraxacum, Ranunculus repens (Fig. 165, p. 370).

Die an die Gefässplatten gewöhnlich angrenzenden Zellen sind die innere Lage der an dieser Stelle ursprünglich vorhandenen Verbindungszellen, aus deren äusserer an die Siebgruppe grenzender Lage der Cambiumring hervorgegangen ist (p. 365, 488). Für die Fälle der Contiguität der Tüpfelgefässe ist noch

1) Vgl. Link, Philos. Bot. p. 136. — Meyen, Physiol. I, p. 361. — Treviranus, Physiol. I, 235. — Unger, Bot. Ztg. 1847, p. 267. — Schacht, Lehrb. II, p. 62. — Sanio, Bot. Ztg. 1863, 392.

2) Vgl. Bot. Ztg. 1844, p. 367.

3) Siehe van Tieghem, l. c.

zu untersuchen, ob letztere unmittelbar aus jenen Verbindungszellen hervorgehen oder aus einer alsdann in der innersten Verbindungszelllage ihren Ursprung nehmenden Cambiumzone. Sämmtliche Gewebeelemente in der in Rede stehenden Region werden, zumal bei eigentlichen Holzgewächsen, meist sehr dickwandig und haben relativ enge Lumina. Die genaue Unterscheidung der einzelnen von einander findet daher grosse technische Schwierigkeiten; selbst auf guten Querschnitten hält die Erkennung der ursprünglichen Gefässplatten, zwischen ihren derbwandigen nächsten Nachbarn, oft recht schwer, die engen Gefässe ihrer Kanten scheinen noch dazu durch Druck seitens ihrer Umgebung oft undeutlich zu werden. —

Zu diesen Eigenthümlichkeiten der innersten Holzgrenze in Stamm und Wurzel kommen weitere Eigenthümlichkeiten der inneren secundären Holzmasse selbst.

In seltenen Fällen, nämlich im Stengel von Mahonia aquifolium, Berberis vulgaris, Pelargonium roseum, Solanum Dulcamara, fand Sanio in dem ersten Jahrringe gefächerte Faserzellen, welche den folgenden fehlen. Bei vielen, wenn auch nicht bei allen Laubhölzern ferner sind in dem ersten und den nächstfolgenden Jahresringen des Stammes und seiner Aeste die für die Species charakteristischen Formelemente zwar sämmtlich vorhanden, ihre charakteristische Anordnung tritt aber erst in den späteren deutlich hervor, sie ist in jenen nur angedeutet. Beispiele die Gefässgruppen und die Parenchymzonen von Hedera Helix, Quercus pedunculata, Juglans, Casuarina u. s. w.[1]). Der charakteristische Bau eines Holzes ist daher aus den inneren Ringen nicht immer mit Klarheit zu erkennen. Aehnliche, zur Zeit nicht genauer untersuchte Erscheinungen dürften sich bei Wurzeln finden.

§ 153. Die bemerkenswertheste hierher gehörige Erscheinung ist die mit dem Dickenwachsthum sich verändernde durchschnittliche Grösse gleichnamiger Elementarorgane, sowohl ihrer Weite als ihrer Länge nach, welche bei den meisten Hölzern derart eintritt, dass die durchschnittliche Grösse durch eine Reihe von Jahren zunimmt und dann ein bestimmtes Maass erreicht, welches für die folgenden Jahre constant bleibt. Die bezeichnete Veränderung ist bei demselben Baume verschieden nach Stamm, Aesten und Wurzeln und den verschiedenen Querzonen dieser; sie hängt in dem einen Falle ab von einer entsprechenden successiven Grössenzunahme der Cambiumzellen, im andern ist sie von einer solchen unabhängig.

Die vollständigsten bezüglichen Messungen hat Sanio[2]) an Pinus silvestris ausgeführt, indem er die mittlere Länge der Tracheiden und ihre mittlere tangentiale Breite im Herbstholz bestimmte. Er fasst das Resultat folgendermassen zusammen.

1. Die Tracheiden nehmen in den Stamm- und Asttheilen überall von Innen nach Aussen durch eine Anzahl von Jahresringen hindurch zu, bis sie eine bestimmte Grösse erreicht haben, welche dann für die folgenden Jahresringe constant bleibt.

2. Die endliche constante Grösse ändert im Stamme derart ab, dass sie

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863, p. 397.
2) Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 401 ff.

stetig von unten nach oben zunimmt, in bestimmter Höhe ihr Maximum erreicht und dann nach dem Wipfel zu wieder abnimmt.

3. Die endliche Grösse der Tracheiden in den Aesten ist geringer als im Stamme, hängt aber von diesem in der Weise ab, dass die Aeste, welche in einer Stammhöhe mit grösseren Tracheiden entspringen, auch grössere haben als jene, welche in einer Stammhöhe entspringen, wo die constante Grösse geringer ist.

4. Auch in den knorrigen Wipfel-Aesten nimmt die constante Grösse in den äusseren Jahresringen nach der Spitze hin erst zu, um dann wieder zu fallen, doch kommen hier Unregelmässigkeiten vor, welche bei regelmässig gewachsenen Aesten in Wegfall kommen dürften.

5. In der Wurzel nimmt die Weite der Elemente erst zu, fällt dann wieder, um alsdann zur constanten Grösse zu steigen. Auch eine Längenzunahme findet statt, konnte jedoch nicht genau bestimmt werden. —

Die absolute Grösse der Elemente ist bei den verschiedenen Baumindividuen am gleichen Orte nicht gleich, ohne dass jedoch durch die Differenzen die allgemeine Regel beeinträchtigt würde. Zur Veranschaulichung der absoluten Grössenverhältnisse seien hier, aus Sanio's a. a. O. zu vergleichenden Angaben, einige, einem 110jährigen Hochstamm entnommene mitgetheilt.

ML. = mittlere Länge, MBr. = mittlere Breite der Tracheiden, letztere im Herbstholze bestimmt.

A 21jährige Scheibe aus dem Wipfel,
B 35 - - über den dicken Aesten der Krone,
C 72 - - des Schafts, 36' über dem Boden,
D 105 - - dicht über dem Boden.

Die Grössen in Millimetern ausgedrückt.

A

Jahresring	MBr.		ML.	
1	-	0,016	-	0,78
14	-	—	-	1,74
18	-	—	-	2,21
20	-	—	-	2,91
21	-	0,026	-	2,82

B

Jahresring	MBr.		ML.	
1	-	0,016	-	0,80
15	-	—	-	2,60
17	-	—	-	2,74
18	-	—	-	2,82
19	-	—	-	2,82
20	-	—	-	2,82
22	-	—	-	2,82
35	-	0,28	-	2,78

C

Jahresring	MBr.		ML.	
1	-	0,017	-	0,95
17	-	—	-	2,74
19	-	—	-	3,13
34	-	—	-	3,69
37	-	—	-	3,87
38	-	—	-	3,94
39	-	—	-	4,00
40	-	—	-	4,04
43	-	—	-	4,09
45	-	—	-	4,21
46	-	—	-	4,21
72	-	0,032	-	4,21

D

Jahresring	MBr.		ML.	
1	-	0,011	-	—
20	-	—	-	1,87
29	-	—	-	2,48
30	-	—	-	2,60
31	-	—	-	2,65
46	-	—	-	2,65
60	-	—	-	2,65
80	-	—	-	2,69
105	-	0,028	-	2,65

Bei den untersuchten Laubhölzern[1]) ist das in Rede stehende Verhalten nach den Arten verschieden; die einen zeigen keine Grössenzunahme der Elemente in den successiven Ringen: Mahonia aquifolium; oder nur unbedeutende: Berberis vulgaris, wo nur eine Erweiterung der Frühlingsholzgefässe stattfindet.

In den anderen untersuchten Fällen (Caragana arborescens, Sophora japonica, Sarothamnus scoparius, Acacia longifolia, Carpinus Betulus, Quercus pedunculata, Cornus sanguinea, Rhamnus cathartica, Ficus elastica) findet eine Längenzunahme von innen nach aussen statt, bei welcher die einzelnen Gewebeformen ungleich betheiligt sind. Die Fasern nehmen immer an Länge zu. Die Zellen des Strangparenchyms zeigen keine Veränderung. Gefässglieder und Tracheiden verhalten sich nach den Holzarten verschieden.

Beispielsweise seien Sanio's Angaben über die mittlere Länge der Elemente in einem 130jährigen, mit sehr schmalen Jahresringen versehenen Stamme von Quercus pedunculata reproducirt, in Millimetern ausgedrückt.

1. Jahresring. . .	Holzfasern 0,42;	Tracheiden 0,39;	Glieder d. grossen Gefässe —	
2. – . .	– 0,60;	– 0,43;	– – – –	0,25
4. – . .	– 0,74;	– 0,53;	– – – –	0,26
Drei äusserste Ringe	– 1,22;	– 0,72;	– – – –	0,36

Eine Zunahme der Weite, auch der Wandstärke der Elemente mit der Längenzunahme ist gleichfalls bei vielen Laubhölzern augenscheinlich, zumal für die grossen Gefässe des Frühlingsholzes. Quercus pedunculata ist hierfür ein exquisites Beispiel. Sanio fand den mittleren radialen Durchmesser jener Gefässe im 3. Jahresring = 0,08^{mm}; seine definitive Grösse, welche nicht vor dem 6. Jahre eintritt, steigt auf 0,31—0,33^{mm}. — Ueber die Veränderung der definitiven constanten Länge der Elemente in verschiedenen Stammhöhen liegt zur Zeit nur eine, bei Sanio l. c. nachzusehende Untersuchung an einem Birkenstamme vor.

Die Längen- und Weitenzunahme der Holzelemente ist bei den einen der beobachteten Fälle unmittelbare Folge entsprechender successiver Vergrösserung der Cambiumzellen, bei den andern nicht. Ersteres gilt von den Coniferen, wo sowohl die successive Vergrösserung der Cambiumzellen als auch die relativ geringe Grössenzunahme, welche die Holzelemente nach ihrer Anlegung im Cambium erfahren, deutlich ist. Der tangentiale Durchmesser der Wintercambiumzellen beträgt z. B. bei der Kiefer an einem alten, 100jährigen Stamm mehr als das Doppelte (0,026^{mm}) wie am einjährigen Trieb (0,012); an einem jährigen Gipfeltrieb derselben Species dagegen die Länge der Cambiumzellen 0,87^{mm}, die der Herbstholztracheiden 1,05^{mm}. In die andere Kategorie gehören z. B. Rhamnus Frangula, Cytisus Laburnum, Caragana arborescens und wahrscheinlich die meisten Leguminosen. Die Cambiumzellen werden hier mit ihrer Entfernung vom Marke, soweit die Untersuchungen reichen, nicht oder nur unbedeutend grösser. Die Grössenzunahme kommt also auf Rechnung der aus dem Cambium hervorgegangenen Holzelemente selbst; die Holzfasern, von welchen

1) Sanio, Bot. Ztg. 1863, l. c. Pringsheim's Jahrb. IX, p. 52ff.

sie besonders gilt, werden z. B. bei Cytisus Laburnum 6mal so lang wie die Zellen des Cambiums.

§ 154. Zwischen successiven Zuwachszonen oder Jahresringen treten weiterhin bei vielen Holzgewächsen jene Differenzen der physikalischen Eigenschaften ein, welche der in der Technik getroffenen Unterscheidung von Splint, alburnum, aubier, sap-wood, und Kern oder reifem Holz, Herz, duramen, bois parfait, zum Grunde liegt. Splint ist das aus dem Cambium fertig gebildete Holz mit den oben beschriebenen anatomischen und den an diese sich knüpfenden physiologischen Eigenschaften. Es hat die helle, weissliche oder gelbliche Holzfarbe. Bei manchen Bäumen, wie Acer pseudoplatanus, platanoides, Buxus, ändert sich die Splintbeschaffenheit nach Nördlinger nicht, wenigstens der äussern Erscheinung, den gröbern physicalischen Eigenschaften nach. Nördlinger[1]) bezeichnet jene als Splintbäume. Bei den meisten Bäumen treten in den älter werdenden Zonen früher oder später Veränderungen der chemischen[2]) und physicalischen Beschaffenheit und in geringem Maasse auch des Baues ein. Sie sind der Anfang des mit Zersetzung endigenden Rückbildungsprocesses, und in dem Maasse als sie fortschreiten, wird das Holz unbrauchbar für seine ursprüngliche physiologische Arbeit[3]), die rein mechanische für die härter werdenden Hölzer ausgenommen. Aeusserlich tritt zunächst dunklere, je nach der Holzart verschiedene Färbung hervor, welche bis zum tiefen Schwarz der Ebenhölzer, dem dunklen Grün des Guajakholzes, dem Roth und Violett der Farbhölzer von Caesalpinien, Pterocarpus, Haematoxylon etc. fortschreiten kann. Hiermit[4]) ist sehr oft eine Zunahme des specifischen Gewichts, der Härte, Abnahme des Wassergehalts, in Summa Begründung oder Erhöhung des technischen Werths verbunden, und in diesem Falle wird speciell von reifem und Kernholz geredet; — beide Namen ziemlich willkürlich den einzelnen Fällen zugetheilt oder für successive Stadien angewendet.

Die Bildung harten und dauerhaften Kernholzes ist aber nur ein Specialfall des beginnenden Rückbildungsprocesses. Dieser kann auch rasch zum entgegengesetzten Resultat führen. »Viele Weichhölzer, z. B. kanadische Pappel und mehrere Weiden«, haben nach Nördlinger,[5]) wenn ich ihn recht verstehe, ein braunes Kernholz, welches vom Splint weder durch höheres specifisches Gewicht noch durch Härte und Dauerhaftigkeit ausgezeichnet, vielmehr zu rascher Zersetzung (mit Schimmelvegetation) geneigt ist. — Hieran schliesst sich die im alten lebenden Baume in manchen Fällen eintretende völlige Desorganisation des Holzes, von welcher unten noch die Rede sein wird.

Abgesehen von diesen Vorkommnissen weist die anatomische Untersuchung keine Veränderung des ursprünglichen Baues und der ursprünglichen Dicke der Zell- und Röhrenwände bei der Kernholzbildung nach, vielmehr lediglich Veränderungen in den stofflichen Eigenschaften dieser und in dem Inhalt.

---

1) Technische Eigensch. d. Hölzer, p. 28ff.

2) Vgl. die Zusammenstellung bei Hofmeister, Pflanzenzelle p. 247, und die technische Literatur.

3) Rossmässler, Tharander Jahrb. IV, 186 (nach Nördlinger).

4) Vgl. über diese nicht weiter hierher gehörigen Dinge Nördlinger, l. c., und Wiesner, Rohstoffe, Cap. 13.

5) l. c. p. 36.

Die Membranen sind infiltrirt von heterogenen organischen Körpern, und diese treten vielfach auch als mehr oder minder vollständige Ausfüllung im Innenraum der Elemente und nicht minder in etwaigen Spalten und Rissen des Holzes auf. Die Färbungen der Kernhölzer sind diejenigen der infiltrirten Körper.

Ihrer Qualität nach sind letztere meist verbrennliche, organische Verbindungen, im Einzelnen äusserst mannichfaltig, wenn man die Gesammtheit der Fälle überblickt. Es genügt hier, mit Hinweis auf die technische Literatur[1]), zu erinnern an die färbenden Körper und Chromogene der Farbhölzer, die Harzinfiltrationen im Holze vieler Coniferen, von Guajacum u. a. m., von welchen Körpern übrigens keineswegs gesagt sein soll, dass sie in den betreffenden Hölzern für sich allein, und nicht vielleicht mit andern nicht näher untersuchten gemengt, das Kernholz durchtränken, und dass nicht zwischen den in den Membranen und in den Hohlräumen befindlichen Gemengen Verschiedenheiten obwalten. Es liegen über diese Fragen noch keine hinreichend genauen Untersuchungen vor. Sanio[2]) fand in einer Reihe nicht als Farbholz dienender Laubhölzer (Ailantus, Prunus domestica, spinosa, Amygdalus communis, Zanthoxylon fraxineum, Rhamnus cathartica, Sorbus aucuparia, Gleditschia, Periploca u. a.) sowohl im Innern der Gefässe als in den Membranen Körper, die in ihrem ersten Auftreten im Innern der Gefässe farblos, später durch gelbe bis rothe Farbe von einander verschieden, mit einander übereinstimmten in ihrer hohen Resistenz gegen alle Lösungsmittel. Aetzkali verändert sie nicht, Schulze'sche Mischung bei Siedehitze bewirkt erst Entfärbung, dann Lösung.

Hiernach wäre es wohl möglich, dass das Auftreten eines bestimmten Körpers oder einer Reihe nahe verwandter und nach den einzelnen Holzarten verschiedener für die Kernholzmetakrase allgemein charakteristisch und das Auftreten von Harzen, bestimmten Farbstoffen u. s. f. nur eine bestimmten Einzelfällen eigene, jenes begleitende Erscheinung ist.

Bei Caragana arborescens fand Sanio im Innern der Gefässe des gelben Splints zuerst nur Luft; in etwas höherem Alter einen gelben Körper von den angegebenen Eigenschaften; in dem von einem rothen Ring begrenzten missfarbigen Kern, und zwar schon in dem rothen Ring selbst, war jener Körper wieder verschwunden. Diese Erscheinung dürfte kein Argument dagegen enthalten, dass das Auftreten der in Rede stehenden Infiltrationskörper für die Kernholzbildung charakteristisch ist, sondern nur anzeigen, dass sie in bestimmten Fällen Dislocationen oder rasch eintretende weitere Zersetzungen erfahren können.

Im Innern der Gefässe und Zellenlumina erscheinen die Infiltrationskörper jeglicher Qualität zunächst in Form von Wandüberzügen, manchmal in doppelter Lage, hie und da, bei reichlicher Anhäufung, mit halbkugeligen ins Innere ragenden Prominenzen oder stellenweise biconcave, quer durch das Lumen gehende Platten bildend, homogen, selten (Castanea vesca) granulös, öfters mit Sprüngen und Rissen. Die Gesammtheit dieser Erscheinungen deutet darauf hin, dass sie zuerst in flüssiger Form erscheinen und später erhärten. Sehr hochgradige Ansammlungen erfüllen die Lumina vollständig, wie z. B.

1) Vgl. die Zusammenstellung bei Wiesner, l. c.
2) Bot. Ztg. 1863, 126. — Vgl. auch Hartig, ibid. 1859, p. 100.

beim Guajak- und den Ebenhölzern. In den Gefässen und den Spalten des Campeche-Holzes kommen zuweilen grünliche Krystalle (Haematoxylin?) vor[1].

Der Aufgabe dieses Buches liegt es fern, die bei dem mangelhaften Stande der bezüglichen chemischen Kenntnisse schwierige Frage nach dem Ursprung der Infiltrationskörper zu discutiren, insonderheit zu untersuchen, in wieweit sie aus Umsetzung anderer, ursprünglich vorhandener Körper an den Orten selbst, wo sie sich finden, entstanden oder von anderswoher an diese Orte gelangt sind, und welches in letzteren Fällen ihr Ursprung ist. Es mag daher hier nur kurz darauf aufmerksam gemacht sein, dass schon die angeführten anatomischen Verhältnisse auf ziemlich complicirte Vorgänge hindeuten und dass mit den eben gebrauchten Ausdrücken keinerlei genetische Theorie praejudicirt sein soll.

Als letztes und zum Gegentheil einer Kernholzbildung im Sinne der Technik führendes Stadium der geschilderten Veränderungen tritt bei Harz und Balsamgemenge bildenden Hölzern nach vorliegenden Angaben streckenweise eine bis zum völligen Schwinden fortschreitende Verdrängung der normalen Membranen durch Harz- und Balsammassen ein; bei anderen, nicht harzbildenden eine Umwandlung in desorganisirte Schleim- und Gummimassen. Das mit Balsam infiltrirte Holz von Pinus Strobus, Abies pectinata fliesst nach Wigand[2] in eine Harzmasse zusammen, und in dem Maasse als dies geschieht nehmen die Wände der Tracheiden und Zellen an Dicke ab, um sich zuletzt in der structurlosen Harzmasse zu verlieren. Auch die zollweiten, balsamerfüllten Kanäle, welche nach Karsten[3] das Holz der Copaifera-Arten durchziehen, und ähnliche von dem Stamme der Drybalanops aromatica berichtete Erscheinungen[4] können, nach den vorliegenden Daten, kaum anders zu Stande kommen als unter theilweiser Desorganisation und Auflösung der Holzelemente. —

Die von Wigand beschriebene, allerdings wohl vielfach in das Gebiet der Pathologie gehörende Bildung des Kirschgummi durch Desorganisation des Holzes der Amygdaleen geht theils von Gefässen, theils von Holzparenchymgruppen und Markflecken aus. Vgl. Wigand, l. c.

Zu den organischen Infiltrationskörpern kommen, wie Crüger[5] fand, bei einer Anzahl durch hochgradige Verkieselung fast aller Theile ausgezeichneten Pflanzen, nämlich den Chrysobalaneen Hirtella silicea, Petraea volubilis, P. arborea und der Tectona grandis, beträchtliche Anhäufungen von Kieselsäure im alten Holze hinzu. In den Lumina der Zellen und (beim Tek-Holze ausschliesslich) der Gefässe finden sie sich als amorphe, den Raum mehr oder minder vollständig ausfüllende Massen. Im Splint kommen diese nach den vorliegenden Angaben nicht vor. Ueber sonstige Differenzen zwischen Splint und Kern in dem Gehalt an unverbrennlichen Bestandtheilen gestatten die vorliegenden Daten kein sicheres Urtheil.

In dem Inhalte der Zellen des Holzkörpers, sowohl der Markstrahlen als der Holzstränge, auch der Thyllen, wo solche vorkommen, tritt bei der Kernbildung zu den beschriebenen die wesentliche Veränderung hinzu, dass die für

1) Flückiger and Hanbury, Pharmacographia p. 188.
2) Pringsheim's Jahrb. III, 165. — Vgl. übrigens dagegen Dippel, Bot. Ztg. 1863, p. 256.
3) Bot. Ztg. 1857, 316.
4) Vgl. Flückiger and Hanbury, Pharmacographia, p. 202.
5) Bot. Ztg. 1857, p. 297.

die lebende Zelle charakteristischen Bestandtheile, insonderheit das allverbreitete Amylum, dauernd verschwinden [1]), um durch Luft oder Infiltrate ersetzt zu werden. Das Schwinden der Stärke aus den Zellen trifft in den untersuchten Fällen ziemlich genau mit dem Auftreten der übrigen Charaktere des Kernholzes zusammen.

Wie in dem Vorstehenden schon mehrfach angedeutet ist, tritt bei den verschiedenen Baumarten die Umbildung oder Rückbildung des Splintholzes in Kernholz in verschiedenem durchschnittlichem Alter und bei den einen mehr allmählich, bei andern plötzlich ein. Bei Fraxinus excelsior fand Gris im 40jährigen Stamm, bei der Birke im 35jährigen in allen Jahresschichten reichlich Stärke, erstere Species ist nach Nördlinger (l. c.) durch sehr breiten Splint ausgezeichnet, Betula alba »Splintbaum«. Fagus silvatica hatte in dem von Gris untersuchten 95jährigen Stamme in den 15 äussersten Jahresringen reichlich Stärke, von da bis zum 35. allmähliche Abnahme, weiter innen völliges Fehlen derselben. Quercus pedunculata hat nach Nördlinger 8—13 Jahreslagen Splint; Gris fand den Amylumgehalt der Zellen bei einem 58jährigen Eichen-Stamme mit dem 16., bei einem 98jährigen mit dem 21. Jahresring ziemlich plötzlich aufhörend. Robinia Pseudacacia hat 3—5 sowohl durch Amylumgehalt als helle Farbe von dem dunkeln Kern scharf abgesetzte Splintringe. Castanea vesca verhält sich ähnlich (Gris und Nördlinger). Nach den auf die gröberen technisch verwerthbaren Differenzen gegründeten Angaben ist die Mannichfaltigkeit in dieser Beziehung eine sehr grosse.

Aus dem Angegebenen geht nicht minder schon hervor, dass bei derselben Baumart und selbst bei demselben Individuum, Stamm oder Ast, innerhalb bestimmter specifischer Grenzen vielfache individuelle Verschiedenheiten vorkommen, nach Alter, Kräftigkeit der Entwicklung und speciell Holzbildung, verschiedener Stammhöhe; und zwar sowohl wenn man die relative Splint- und Kerndicke nach der Zahl der Jahresringe als wenn man sie nach absolutem Maasse bestimmt. Selbst auf verschiedener Seite desselben Querschnitts ist oft die Zahl der Jahresringe, welche Splinteigenschaften zeigen, eine verschiedene [2]). —

Das bisher Gesagte bezieht sich auf das in dem unverletzten Stamme eingeschlossene Holz. Bekanntlich treten in Folge von Verwundungen nicht selten Veränderungen des Holzes ein, deren Ausdehnung in bestimmter Beziehung zu Ort und Ausdehnung der Wunde steht, und welche den für die Kernholzbildung charakteristischen ähnlich sind. Die Zersetzungsprocesse, welchen sie ihre Entstehung verdanken, mögen von denen bei der Kernbildung vielfach verschieden sein [3]). Auf der andern Seite kommen jedoch manchmal in beiden Fällen so ähnliche Erscheinungen vor — wie z. B. die Verharzung bei Coniferen, die Bildung des schwarzen harten Holzes bei Ebenaceen, dass angenommen werden kann, es werde hier derselbe Process, welcher normal langsamer eintritt, durch Verwundung beschleunigt oder provocirt.

---

1) Sanio, Stärkeführende Zellen, p. 19 (1858). — Id. Bot. Ztg. 1860, p. 202. — A. Gris, Comptes rendus 1866, Tom. 70. p. 603.

2) Vgl. besonders die ausführlichen Angaben für die Eiche bei Duhamel, Physique des arbres I, p. 46 ff.

3) Vgl. z. B. Nördlinger, l. c. p. 37.

e. Individuelle und locale Abänderungen.

§ 155. Innerhalb der typischen Eigenschaften, welche in Vorstehendem erörtert wurden, zeigt der Bau des Jahresrings bei derselben Species bestimmte Verschiedenheiten, je nachdem er aus irgend welchem Grunde verschieden kräftig entwickelt ist; der einzelne, schwach entwickelte Ring oder selbst Ringabschnitt eines sonst kräftig gewachsenen und die Gesammtheit der Ringe eines schwach verdickten Baumes zeigen wesentlich das gleiche Verhalten. Dieses ist ein anderes bei den Nadelhölzern, als bei den untersuchten Laubhölzern.

Bei den ersteren ist nach Mohl ganz allgemein die relative Stärke der weiträumigen Frühlings- und der engräumigen Herbstschicht, und der mehr oder minder plötzliche Uebergang der einen in die andere nach der Stärke der Ringe verschieden und zwar im allgemeinen, und mit specifischen oder vielleicht individuellen Modificationen[1]), im Stamme in umgekehrtem Sinne wie in der Wurzel. In jenem bildet die äussere, engräumige und dickwandige Zone des Ringes einen um so grösseren und um so weniger scharf vom innern abgesetzten Theil dieses, je dünner der Ring ist. In der Wurzel ist sie desto stärker, je dicker der Ring; in den bei Wurzeln vorherrschenden schwachen, bei der Weisstanne z. B. im Mittel nur etwa $0{,}2^{mm}$ breiten Jahresringen besteht sie oft nur aus 3—1 Lagen und setzt sich scharf gegen die weiträumige Innenzone ab.

Bei den untersuchten Laubhölzern (Fraxinus, Fagus, Quercus pedunculata, Morus, Broussonetia, Rhus, Sophora, Gymnocladus etc.)[2]) nimmt mit der Dicke der Ringe ihr mittlerer Theil ab, derart, dass sie in den extremen Fällen nur aus Frühlingsholz und Herbstgrenze bestehen. Am schärfsten tritt dieses hervor bei Morus, Rhus und den genannten Leguminosen, wo die Holzfasern im gut entwickelten Ringe auf den mittleren Theil beschränkt sind, in dem schwachen aber gänzlich in Wegfall kommen. Stamm- und Wurzelholz stimmen in dieser Hinsicht im allgemeinen überein, und da die Jahresringe bei Wurzeln, welche einmal 2—3 Zoll Stärke erreicht haben, in der Regel äusserst schwach ($0{,}25^{mm}$ und weniger dick) sind, so ergibt sich schon hieraus eine erhebliche Differenz in der durchschnittlichen Structur von Stamm- und Wurzelholz, wozu noch die weiteren, später zu erörternden Differenzen im Bau und in der Vertheilung der Formelemente hinzukommen.

Da bei den Nadelhölzern der äussere Theil des Jahresrings, bei den Laubhölzern der mittlere in Folge des Baues und der Vertheilung der Elemente im allgemeinen die relativ grösste Masse von verholzten Membranen und in Folge hiervon die grösste Dichte, Festigkeit und Härte besitzt, so erklärt sich schon aus dem Gesagten die geringere Dichte und Festigkeit des Wurzelholzes im Vergleich mit dem Stammholze. Das — technisch verwendete — Stammholz aber, von gut gewachsenen Bäumen, für welche nicht die nachher zu erwähnenden Exceptionen gelten, nimmt bei den Coniferen mit der Dicke der Jahresringe an Dichte und Festigkeit ab, bei den Laubhölzern zu.

---

1) Vgl. v. Mohl, l. c. 238.
2) Vgl. v. Mohl, Bot. Ztg. 1862, 1, c. — Sanio, ibid. 1863, p. 397.

Diese Regeln erleiden jedoch für die Stämme eine erhebliche Modification durch die locale Aenderung der relativen Herbstholzbreite in verschiedener Stammhöhe, welche Sanio [1]) bei einigen gut gewachsenen Hochstämmen von Pinus silvestris gefunden hat. In diesen nämlich nimmt die relative Breite des Herbstholzes in jedem Jahresring, unabhängig von der Gesammtbreite, vom Wipfel nach dem Grunde hin zu, so dass z. B. das Verhältniss zwischen Herbst- und Frühlingsholz der nämlichen drei äussersten Jahresringe in der Stammhöhe von 27^m 1 : 10,6, in 1^m Stammhöhe 1 : 2,5 beträgt. Die Festigkeit und technische Brauchbarkeit des Holzes aus verschiedener Stammhöhe ist hiernach eine sehr ungleiche. Nach den Angaben der Techniker [2]), welche das Holz des oberen Schaftes von Laub- und Nadelhölzern weniger schätzen als das des untern, kann vermuthet werden, dass ähnliche Verhältnisse, wie die von Sanio bei der Kiefer gefundenen, bei Baumstämmen allgemein verbreitet sind; doch könnte die verschiedene technische Brauchbarkeit auch andere Gründe, z. B. Differenzen in der Kernholzbildung, und in den einzelnen Fällen verschiedene Ursachen haben. Zur Begründung allgemeiner Regeln oder Gesetze bedarf es hier jedenfalls noch ausgedehnterer Untersuchungen.

§ 156. Die bei manchen Hölzern typische (vgl. p. 518) Undeutlichkeit der Jahrringgrenzen kann auch bei solchen mit typisch scharfer Markirung, zumal bei schwacher Entwicklung der Ringe, als individuelle Erscheinung vorkommen; bei excentrischer Ringbildung oft derart, dass zwei auf der stärkeren Seite distincte Ringe auf der schwächeren in einen zusammenfliessen. Sowohl im Stamme als besonders in Wurzelhölzern, bei Laub- und bei Nadelbäumen ist solche Verwischung der Ringgrenzen öfters beobachtet. [3]) Sowohl bei dem einseitigen Zusammenfliessen andrerseits getrennter Ringe, wie in den Fällen, wo die Zahl der vorhandenen und completen geringer ist als die der bekannten Lebensjahre des Holzkörpers, muss aber unterschieden werden zwischen dem partiellen oder gänzlichen Ausbleiben des Dickenzuwachses in einer Vegetationsperiode und dem Ausbleiben der Ringmarkirung bei stattfindendem Zuwachse. Beides kann vorkommen, ersteres ist z. B. für unterdrückte Bäume nachgewiesen [4]); welches von beiden Verhältnissen in einem zur Untersuchung kommenden Falle stattgefunden hat, lässt sich nachträglich meist kaum mehr bestimmen.

Wie schon oben angedeutet wurde, scheinen nach den vorliegenden Daten und Controversen [5]) die Araucarien zu den in Rede stehenden individuellen Differenzen bei stattfindendem Dickenwachsthum besonders zu neigen. Schacht spricht der A. brasiliensis die Markirung der Jahresringe, auch gegen Göppert's Widerrede ab. Kraus beschreibt dagegen zwei Stammstücke derselben Species, das eine zwar mit concentrischen Zonen, aber ohne Spur einer Jahresgrenze, das andere mit 11 durch scharf markirtes Herbst- und Frühlingsholz ausgezeichneten Jahrringen. Ein Stammstück eines (in freiem Lande cultivirten) gut gewachsenen Exemplars von A. excelsa zeigt mir 16 Ringe, welche für das blosse Auge so

1) Pringsheim's Jahrb. IX, p. 115.

2) Vgl. Nördlinger, Techn. Eigensch. d. Hölzer p. 130.

3) Vgl. T. Hartig, Forstl. Culturpfl. p. 86. — v. Mohl, Botan. Ztg. 1862, 228 ff. — Kraus, Bau d. Nadelhölzer l. c. p. 146. — Nördlinger, Der Holzring, p. 21.

4) Vgl. R. Hartig, Bot. Ztg. 1870, 527.

5) Vgl. über diese Schacht, Göppert, Bot. Ztg. 1862, u. Kraus, l. c.

scharf hervortreten, dass man überrascht ist, sie an dünnen Schnitten mit starker Vergrösserung erst suchen zu müssen. Letzteres hat seinen Grund darin, dass jeder Ring der Hauptmasse nach aus dickwandigen, ziemlich gleichartigen Tracheiden besteht und nur an der Grenze gegen den nächstinnern eine schmale Zone dünnwandigerer (Frühlingsholz) Elemente enthält. Diese sind nur wenig weiter als die dickwandigen, eine scharfe Grenze zwischen beiden eben so wenig, wie eine deutliche Abplattung der ersteren zu bemerken. Aus diesen Gründen tritt die Grenze zwischen den Ringen für die Mikroskopuntersuchung wenig hervor, während dem blossen Auge die Mitte der zartwandigen Zone als scharfe Demarkationslinie erscheint. Möglicherweise ist bei den controversen Stämmen der A. brasiliensis das gleiche Verhältniss vorhanden. Ein mit schmalen Ringen versehener, etwa 2^{cm} dicker Ast desselben Exemplars von A. excelsa zeigt theils dasselbe Verhalten, theils entschiedene Abplattung der Tracheiden an der Herbstgrenze.

Der gegenwärtigen anatomischen Betrachtung liegt die Frage im Grunde fern, ob auch bei unseren typisch einen Jahresring bildenden Gehölzen die Bildung zweier successiver Ringe in einer Vegetationsperiode als individuelle Abweichung von der Regel vorkommt. Immerhin muss bemerkt werden, dass diese Erscheinung als seltene Ausnahme, und zwar in Folge einer Unterbrechung des sommerlichen Zuwachses durch äussere Ursachen (Frost, Dürre, Insectenfrass, Hagelschlag etc.) angegeben wird[1]). Ueber die anatomischen Verhältnisse dieser anomalen Doppel-Jahresringe liegen keine anderen Angaben vor, als dass ihre Abgrenzung gegeneinander meist undeutlich ist; nur bei den 1846 mitten in sehr üppiger Vegetation durch Hagelschlag unterbrochenen Sprossen von Sambucus nigra gibt Unger »zwei deutliche Holzringe« an.

§ 157. Die vorhandenen Untersuchungen ergeben, dass der Bau der meisten Hölzer innerhalb der durch Vorstehendes angegebenen Grenzen im Wesentlichen constant bleibt. Allein auch hiervon kommen Ausnahmen vor, deren bemerkenswertheste die Esche, Fraxinus excelsior, darstellt[2]). Bei einem gut gewachsenen Baume dieser Art zeigt der etwa 2—3^{mm} breite Jahresring innen eine Frühlingsholzzone, bestehend aus wenig verdickten Fasern, zwischen welche weite, von Strangparenchym umgebene Gefässe eingesetzt sind; dann folgt nach aussen die starke Mittelschicht, bestehend aus dickwandigeren Fasern mit zerstreuten, kleineren, ebenfalls von Strangparenchym umgebenen Gefässen; zu äusserst endlich die aus mehreren Reihen von Strangparenchym mit kleinen sehr dickwandigen Gefässen bestehende Herbstgrenzschicht. Bei sehr dünnen Jahresringen tritt die oben beschriebene Reduction der Mittelschicht ein. An sehr üppigen, auf nassem Boden gewachsenen jungen Bäumen mit über 12^{mm} dicken Jahresringen fand v. Mohl die Fasern weniger dickwandig und die Gefässe, zumal die grossen, enger als bei mässig starken Ringen. Sanio fand nun ein Exemplar, welches durch concentrische, enge Gefässe enthaltende Parenchymzonen in der Mittelschicht von der gewöhnlichen Form auffallend verschieden war, nur in einem Stücke einen dieser gleichen Jahresring hatte. Ein anderes, kümmerliches, bei 14 Jahren nur 15^{mm} dickes Stämmchen zeigte im Gegensatz zu der für schmale Jahresringe geltenden Regel auffallend schwache Entwicklung, an den dünnsten Ringen geradezu Ausbleiben der charakteristischen Frühlingsschicht und allenthalben ausgezeichnet enge Gefässe. Die mittlere Weite der grössten dieser betrug in einem Ringe 0,07^{mm}, die der grossen Gefässe in v. Mohl's breitringigen Stämmen 0,17^{mm}, in dem normalwüchsigen etwa 0,26^{mm}. — Sparmannia africana zeigt, wie Sanio l. c. 399

1) Unger, Bot. Ztg. 1847, p. 265. — Nördlinger, Holzring, p. 10.
2) v. Mohl, l. c. p. 269. — Sanio, Bot. Ztg. 1863, 398.

näher beschreibt, sogar in successiven Querabschnitten desselben Stammes oder sogar auf verschiedenen Seiten desselben Ringes auffallend verschiedenen Bau, indem breite Binden unregelmässigen grosszelligen Parenchyms das einemal vorhanden sind, das anderemal fehlen.

f. Verschiedenheiten des secundären Holzes ungleichnamiger Glieder derselben Pflanze.

§ 158. Der Holzkörper des Stammes und seiner Zweige hat bei den in Rede stehenden Gewächsen, innerhalb der in Vorstehendem bezeichneten Schwankungsgrenzen, den gleichen Bau. Bei den Bäumen finden jedoch Grössenunterschiede statt, indem in den Aesten nicht nur die Stärke der Jahresringe, sondern auch die Grösse der Gewebeelemente geringer ist, als im Stamme. So wenigstens nach den vorliegenden, an Nadelhölzern gemachten genaueren Untersuchungen, welche p. 521 erwähnt wurden.[1])

Eine weit weniger allgemeine Uebereinstimmung herrscht zwischen der speciellen Structur des Holzkörpers im Stamme und seinen Aesten einerseits, und andrerseits den Wurzeln derselben Pflanze. Es gibt vielmehr hier zwei verschiedene extreme Fälle, Pflanzen mit durchaus dem Stammholz ähnlichem Wurzelholz und andere mit dem entgegengesetzten Verhalten; zwischen beiden Extremen allerdings auch manche intermediäre.

Der erste beider Fälle betrifft die gymnospermen und dicotylen Bäume und Sträucher. Ihr Wurzelholz ist in Form, Bau und Vertheilung der Gewebeelemente dem Stammholze zwar niemals ganz gleich, die Verschiedenheiten betreffen aber meist nur Grössenverhältnisse und untergeordnete Variationen der Structur.[2]) Erstere bestehen in durchschnittlich beträchtlich geringerer Stärke des ganzen Jahresrings, welche allerdings grossen Schwankungen unterworfen ist, aber auf minimale Grösse herabsinken kann; bei der Weisstanne z. B. auf $0{,}117^{mm}$, während sie allerdings andrerseits auch $2—3^{mm}$ erreicht; bei Laubhölzern kann sie sogar kleiner sein als der mittlere Durchmesser der im Jahresring befindlichen Gefässe, wobei dann der Ring undulirten, bei den Gefässen erweiterten Umriss haben muss. Sodann in Verschiedenheiten der Weite und Wanddicke gleichnamiger Gewebetheile. Letztere betreffen Einzelheiten der Wandstructur und, bei Laubhölzern, die Vertheilung der ungleichnamigen Gewebeformen im Jahresring. Am deutlichsten und einfachsten treten diese Verhältnisse wiederum bei den Nadelhölzern hervor. Nach v. Mohl's Messungen sind bei der Weisstanne die Tracheiden der Wurzel von denen des Stammes im Frühlingsholze ausgezeichnet durch um durchschnittlich $^1/_4$ grössern radialen, um $^1/_5$ grössern tangentialen Durchmesser und grössere Länge; die des Herbstholzes durch grösseren Radialdurchmesser und weiteres Lumen. Dazu kommt vielfach geringere absolute Wanddicke der Wurzeltracheiden und eine — hiervon *vielleicht* unabhängige — grössere Weichheit des Holzes; ferner die mit der Stärke der Jahresringe abnehmende, in sehr dünnen fast fehlende Entwicklung der dickwandigeren Herbstholzzellen. Aehnliche, bei v. Mohl und

1) Vgl. auch v. Mohl, Bot. Ztg. 1862, p. 461. — Schacht, ibid. p. 409 ff.
2) v. Mohl, Bot. Ztg. 1862, 225, 269.

Schacht l. c. zu vergleichende Verhältnisse kehren bei anderen Abietineen wieder. Die Differenzen zwischen dem Holze der Wurzel und dem von Schacht damit verglichenen der Aeste sind in Beziehung auf die Weite der Tracheiden aus oben angegebenen Gründen noch grösser als beim Stammholze. Die Tüpfel auf den Radialseiten der Tracheiden sind im Wurzelholz der Coniferen vielfach in zwei Längsreihen geordnet, sowohl wenn die Seite nur mit einer, als auch wenn sie (bei alternirenden Reihen) mit zwei Nachbartracheiden in Berührung steht, während beim Stammholze Einreihigkeit Regel ist. (Vgl. p. 509.)

Das Wurzelholz der Laubhölzer ist von dem Stammholze im Allgemeinen ebenfalls durch grössere »Porosität« und Weichheit ausgezeichnet. Diese steht einestheils in naher Beziehung zu dem mit der Dickenabnahme der Jahresringe sich ändernden Bau derselben, wovon schon p. 527 die Rede war. Da bei den untersuchten Gehölzen der mittlere feste Theil der Ringe in den schwach entwickelten bis zum völligen Fehlen zurücktritt, diese demnach vorwiegend aus den weiten und relativ dünnwandigen Gefässen der Frühlingsgrenze bestehen, so muss schon hierdurch der bezeichnete Unterschied eintreten. An und für sich nehmen hierbei die grossen Gefässe des Wurzelholzes im Vergleich mit denen des Stammholzes bei der Esche und Eiche an durchschnittlicher Weite ab. Bei der Buche und in geringerem Grade auch bei der Birke und Aspe ist dagegen die durchschnittliche Weite der innern Gefässe auch schon in relativ starken Jahresringen der Wurzel grösser wie im Stamme. Diese Vermehrung der relativen Grösse des gesammten Lichtraums der Gefässe ist nach v. Mohl bei der Buche und Aspe die einzige anatomische Ursache der grösseren Porosität des Wurzelholzes. In anderen Fällen kömmt dazu eine mehr oder minder erhebliche — bei Berberis $^1/_3$ betragende — Zunahme der Weite von Tracheiden und Zellen, und eine entsprechende Abnahme ihrer durchschnittlichen Wanddicke. Dies gilt, ausser Berberis, für Fraxinus, Betula, Quercus.

§ 159. Der andere der beiden unterschiedenen extremen Fälle innerhalb des allgemeinen Bauplans, von dem Stamme und seinen Aesten höchst verschiedene anatomische Zusammensetzung des Wurzelholzes, findet sich in weiter Verbreitung bei krautigen Dicotylen, zumal perennen und biennen, deren Wurzeln Reservestoffe, wie Stärke, Inulin etc. und augenscheinlich grosse Wassermengen aufspeichern. Am auffallendsten ist der Unterschied wohl ausgeprägt bei den fleischigen Rübenpfahlwurzeln cultivirter Pflanzen, Brassica Rapa und Napus, Daucus, Raphanus u. a., immerhin sind dies aber nur Specialfälle einer allgemein verbreiteten Erscheinung. Der allgemeinste anatomische Charakter dieser Wurzeln besteht in dem Zurücktreten der specifischen Holzelemente gegen das Parenchym. Derselbe wird auf verschiedene Weise erreicht,

1) durch schwache Entwicklung des gesammten, innen vom Cambium liegenden Holzkörpers gegenüber

a) der bleibenden parenchymatischen primären Aussenrinde oder

b) des relativ sehr starken, vorwiegend wiederum parenchymatischen secundären Bastes,

2) durch Ausbildung einer relativ geringen Menge specifischer Holzelemente, d. h. Gefässe und Fasern in dem seiner Gesammtmasse nach stark entwickelten Holzkörper.

Für 1) a) sind z. B. die einjährigen, gegen 2mm dicken Nebenwurzeln einiger Asclepiadeen zu nennen. Bei der strauchigen Asclepias curassavica ist der Holzkörper derselben über 1mm dick, cylindrisch, im Bau dem Stammholz ähnlich. An den starken Wurzeln des Rhizoms von Ascl. Cornuti und Vincetoxicum officinale beträgt der grösste Durchmesser der ursprünglichen diarchen Gefässplatte weniger als 0,3mm, die Breite der daran gesetzten secundären Holzmasse weniger als halb soviel, alles übrige ist, mit Abrechnung der schwachen Bastzone, primäres Rindenparenchym. Ferner gehören hierher die Nebenwurzeln von Piperaceen, und die ihr Gefässbündel nicht oder nur andeutungsweise verdickenden, p. 370 genannten.

Der ungleich häufigere, unter 1) b) genannte Fall, auf welchen bei Betrachtung von Bast und Rindenveränderung noch zurückzukommen sein wird, findet sich z. B. bei der Wurzel von Taraxacum, Rubia, Umbelliferen. Eine gerade vorliegende, 4mm dicke Wurzel von Taraxacum hat z. B. einen cylindrischen Holzkörper von nur etwa 0,5mm Durchmesser.

Der speciell hierher gehörige Fall 2) endlich findet sich am exquisitesten bei Brassica und Raphanus. Die Hauptmasse des Rettigs und der Rüben ist der vorwiegend parenchymatische Holzkörper; Bast und Aussenrinde nicht mehr als 1—2mm dick. Zwischen den 1) b) und 2) genannten exquisiten Fällen finden sich eine Menge intermediärer mit geringerem Unterschiede zwischen der Masse des Holzkörpers und der von Bast und Aussenrinde, z. B. Wurzeln von Umbelliferen, Scorzonera hispanica, Rheum Rhaponticum etc. In dem Maasse aber als in diesen Fällen die relative Stärke des Holzkörpers wächst, nimmt auch in ihm gewöhnlich das Verhältniss zwischen Parenchym und specifischen Holzelementen zu Gunsten des ersteren zu, wenn es erlaubt ist, eine allgemeine Regel für die im Einzelnen sehr mannichfaltigen Fälle auszusprechen.

Die Tracheen des Holzkörpers sind bei den in Rede stehenden Wurzeln, soweit bekannt, ausschliesslich Gefässe, mit netzförmig (dabei oft treppenartig quermaschig) verdickter oder behöft getüpfelter Wand, nicht selten von letztgenanntem Bau an den Grenzflächen gegen einander, von ersterem an den an ungleichnamiges Gewebe stossenden. Sie sind durchschnittlich erheblich weit, manchmal kommen weitere mit auffallend engeren zusammen vor. Sie werden zunächst immer begleitet von längsgestreckten prismatischen, mit spitzen, oder horizontalen Enden übereinander stehenden Zellen, welche Faserzellen in oben bezeichnetem Sinne heissen mögen, und deren Inhaltsverhältnisse noch genauer vergleichender Untersuchung bedürfen; neben diesen von kurzzelligem Parenchym, welches seiner Form und Stellung nach dem Strangparenchym entspricht. Tracheiden scheinen nicht vorzukommen, jedoch bedarf es auch hierüber noch fernerer Untersuchung. Zwischen die somit nach der allgemeinen Regel aufgebauten Holzstränge springen dann, ebenfalls der allgemeinen Regel entsprechend, bei stärkerer Entwicklung des Holzkörpers die Markstrahlen verschiedener Ordnung ein. Dieselben sind, soweit bekannt, immer parenchymatisch, ihre Elemente von dem Strangparenchym durch Gestalt, Stellung, specielle Inhaltsbeschaffenheit nach den oben beschriebenen Regeln im allgemeinen zu unterscheiden, je nach den einzelnen Fällen aber entweder von jenem sehr deutlich oder nicht scharf verschieden. Sieht man von den 1 a) bezeichneten Fällen mit ganz schwachem Holzkörper ab, so vertheilt sich die massige Parenchymbildung auf Holzstrang und Markstrahlen in zweierlei Hauptformen — wiederum allerdings mit mancherlei intermediären.

1) Schmale Holzstränge sind durch breite parenchymatische Markstrahlen getrennt resp. zerklüftet. Sie bestehen der Hauptmasse nach aus Gefässen und Faserzellen, letztere meist eng, derbwandig und verholzt; die Markstrahlen sind starke Parenchymmassen, mit grösstentheils dünnen, unverholzten Zellwänden. Hieher die obengenannten Fälle mit stark entwickelten Haupt-Markstrahlen, Urtica, Cucurbita, Symphytum officinale etc. Vergl. p. 488, Fig. 203, 204.

2) Bei den meisten eigentlich fleischigen Wurzeln gehört die Hauptmasse des Parenchyms im Holzkörper dem Holzstrang selbst an. In seinem innersten, an die primären Gefässplatten grenzenden Theile besteht derselbe aus einander ziemlich genäherten, nur durch schmale ein- bis wenigschichtige Streifen meist unverholzter Parenchym- oder Faserzellen getrennten Gefässen. In dem hier meist vorhandenen Falle der Abwesenheit von Haupt-Markstrahlen kann man von Markstrahlen überhaupt kaum reden, dieselben sind nur durch einzelne radiale Parenchymstreifen angedeutet. In den Fällen relativ schwacher Holzkörper (Taraxacum, Rubia etc., 1, b) bleibt es bei diesem Sachverhalt. Bei reichlicher Ausbildung des Holzkörpers dagegen (2) wie bei Rheum, Scorzonera hispanica, Pastinaca, den Rübenwurzeln von Brassica und Raphanus [1]) nimmt mit fortschreitendem Dickenwachsthum die Parenchymbildung im Holzstrang zu. Derselbe wird seiner Hauptmasse nach aufgebaut aus Parenchymzellen mit unverholzten Wänden, ausgesprochen longitudinaler Streckung und radialer Reihung; und in diesem massigen dünnwandigen Strangparenchym liegen Gruppen eng verbundener, selten ganz vereinzelte Gefässe, begleitet von engen in der Regel unverholzten Faserzellen, im Querschnitt unterbrochene, in centrifugaler Richtung an Zahl zunehmende Radialreihen und ebenfalls unterbrochene concentrische Zonen, in ihrem Längsverlauf ein spitzmaschiges Netz bildend. Zwischen die parenchymatischen Holzmassen springen die Markstrahlen ein. Ihre Zellen sind von denen des Holzstranges in manchen Fällen durch Gestalt — meist radial-liegend — und durch verschiedenen Inhalt ausgezeichnet. So bei Rheum, wo die liegenden Zellen der zahlreichen, nur 1—3 Zellen breiten und meist nur 6—10 Zellen hohen Strahlen durch den reichen Gehalt an gelbem Farbstoff (Chrysophansäure) von den aufrechten, vorwiegend stärkehaltigen Strangparenchymzellen scharf verschieden sind; bei der cultivirten Pastinakwurzel, wo die dicht von Stärkekörnchen erfüllten 1—3 reihigen Markstrahlzellen gegen die engern langgestreckten, weniger stärkereichen Strangzellen scharf contrastiren, u. s. w.

Andrerseits gehören aber hierher viele der oben angedeuteten Fälle, in welchen eine scharfe Grenze zwischen Strahlen- und Strangparenchym nicht besteht. Die Strahlen lassen sich zwar in ihrer Mitte durch mehr radiale Streckung der Zellen, durch den Gesammtverlauf etc. auf dem Querschnitt unterscheiden, gehen aber in das angrenzende Strangparenchym ganz allmählich über. So z. B. Scorzonera hispanica, Raphanus, Brassica, fleischige Rübenwurzel von Daucus.

Mit den vorstehenden kurzen Angaben und Beispielen soll und kann nur auf die bemerkenswerthesten Erscheinungen der Structur des Holzkörpers fleischiger Wurzeln hingewiesen werden. Zur Veranschaulichung der nach

1) Vgl. Nägeli, Beitr. I, p. 25.

Species überaus mannichfaltig abändernden Einzelverhältnisse und der nicht minder mannichfaltigen Intermediärformen zwischen den vorwiegend parenchymatischen und den mehr und mehr holzigen, d. h. mit dem Stammholze im Bau mehr übereinstimmenden, sei auf die Beschreibungen der officinellen Wurzeln in der pharmacognostischen Literatur (Wigand, Flückiger, Berg), besonders auf die Darstellungen in Berg's Atlas verwiesen. Die Abänderungen des Holzbaues, welche innerhalb derselben Species, nach Individuen, zum Theil wohl durch äussere Verhältnisse veranlasst, und in dem gleichen Individuum bei Wurzeln verschiedener Ordnung und Stärke vorkommen können, sind für diese erheblich grösser als alle für das Stammholz bekannten bezüglichen Erscheinungen. Die auffallendsten Beispiele hierfür liefern wiederum die in der spontanen Form dünnwurzeligen, in manchen cultivirten Varietäten mit fleischiger Rübenwurzel versehenen Pflanzen, wie Brassica-Arten, Raphanus, Daucus u. a. In der Hauptwurzel der spontanen Daucus Carota verhält sich die Dicke des Holzkörpers zu der umgebenden Rinde (Bastschicht), nach den Querschnittsradien ausgedrückt, etwa wie 5 : 3. Der ziemlich feste Holzkörper besteht in den Strängen aus engen Faserzellen, welche mindestens 8—10mal so lang als breit, beiderseits spitz, mit mässig verdickter, klein-getüpfelter Membran versehen sind; und aus in Radialstreifen geordneten, ziemlich weiten Gefässen, deren Wände fast ausschliesslich quere Hoftüpfel zeigen. Zwischen den Strängen zahlreiche Markstrahlen aus einer bis mehreren Lagen etwa isodiametrischer grosser Parenchymzellen. Weitere Einzelheiten, welche zumal von dem innersten Theil des Holzkörpers erwähnt werden könnten, mögen hier als unwesentlich bei Seite bleiben. In der cultivirten gelben Mohrrübe verhält sich der Radius des Holzkörperquerschnitts zu dem der umgebenden vorherrschend parenchymatischen Rinde (Bastschicht) etwa wie 1 : 7. Die Gefässe sind, wenigstens ganz vorherrschend, quermaschige Netzgefässe, Faserzellen fehlen durchaus, an ihrer Stelle finden sich weite, zartwandige, mit horizontalen Flächen aufeinanderstehende Parenchymzellen, durchschnittlich zweimal so lang als breit. Markstrahlen sind zwar andeutungsweise zu erkennen, aber von dem Strangparenchym nicht scharf abgegrenzt. —

Es scheint mir ausserhalb der Aufgabe dieses Buches zu liegen, eine Uebersicht aller untersuchten Hölzer, etwa als Schlüssel für Holzbestimmungen zu geben. Auch für den letztgenannten Zweck wird man in Vorstehendem Anhaltspunkte finden. Im Uebrigen sei verwiesen auf die citirte Literatur, speciell auf die pharmacognostische, auf Wiesner's Rohstoffe des Pflanzenreichs, Hartig's Forstl. Culturpflanzen und dessen Aufsatz: Zur vergl. Anat. der Holzpflanzen, Bot. Ztg. 1859, p. 93, und ganz besonders: Sanio, Ueber die Zusammensetzung des Holzkörpers etc. Bot. Ztg. 1863, p. 401. Joseph Möller's reichhaltige »Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzes«, Wien 1876, konnten für vorliegende Arbeit nicht mehr benutzt werden.

III. Der Bast.

§ 160. Der Cambiumring der normalwüchsigen Dicotyledonen und Gymnospermen fügt auf seiner Aussenseite der ursprünglichen, durch die Siebtheile der Gefässbündel bezeichneten Bastzone des Stammes die secundären Bastschichten hinzu. Aehnliches erfolgt in oben beschriebener Weise an den primären Siebgruppen der Wurzeln. Die secundären Zonen schliessen sich an die ursprüngliche unmittelbar an und bilden mit dieser zusammen die Gesammtheit der Bastzone oder des Bastkörpers. Die Aussengrenze dieses wird durch die der primären Siebtheile und der Markstrahlabschnitte zwischen ihnen gebildet. Sie hebt sich, zumal durch die ersteren, von den ungleichnamigen Geweben der Aussenrinde scharf ab, ganz besonders in den bei Stengeln vorwiegend häufigen Fällen, wo Sklerenchym die ursprünglichen Siebtheile aussen stützt oder umscheidet. Nägeli [1]) hat diese Aussengrenzzone der Bastschicht, der Bezeichnung der Holzinnengrenze als Markscheide entsprechend, Rindenscheide genannt.

Der ursprüngliche Bau dieser Grenzzone ergibt sich aus den in früheren Paragraphen gegebenen Darstellungen; der gesammte Bau des Bastes aus jenen und dem hier zu beschreibenden des secundären Zuwachses. Hierzu kömmt aber ferner, dass der Bau des Bastes eine stete Veränderung erfahren muss, so lange durch die Cambiumthätigkeit das Volumen des von ihm umschlossenen Körpers wächst; denn jede einmal vorhandene Zone erleidet ja hierdurch eine stets zunehmende Dehnung in der Richtung der Oberfläche und muss durch dieselbe irgendwie afficirt werden. Zwischen den ursprünglichen und den durch die peripherische Dehnung veränderten Verhältnissen findet nun allerdings nothwendiger Weise ein stetiger Uebergang statt, so lange Dickenzuwachs dauert, und bei jedem im Zusammenhang betrachteten Bastkörper müssen thatsächlich immer die successiven Veränderungsstadien zur Beobachtung kommen. Dies muss immer im Auge behalten werden. Für die Darstellung aber ist es nothwendig, den anfänglichen Bau von den Veränderungen in Folge peripherischer Dehnung zu trennen. Hier soll zunächst der erstere, letztere im nächsten Capitel betrachtet werden.

Die Gliederung des Bastkörpers (§ 135) ist der des Holzkörpers in sofern gleich, als er besteht aus den Haupt- und Theilsträngen verschiedenen Grades, welche durch die grossen und kleinen Markstrahlen (in Kürze Baststrahlen) von einander getrennt, resp. zerklüftet werden. Gleichnamige Strahlen und Stränge von Holz und Bast entsprechen sich und passen in der Cambiumzone aufeinander. Die ursprüngliche Gestalt und Grösse der Markstrahlen und in Folge hiervon der Verlauf der Stränge sind die gleichen, wie in dem zugehörigen Holze.

§ 161. Von den Gewebearten sind für den secundären Bast normalwüchsiger Dicotylen und Gymnospermen ausnahmslos charakteristisch Siebröhren und Parenchym. Als mindestens sehr häufige Begleiter dieser ferner

1) Dickenwachsthum etc. d. Sapindaceen, p. 13.

Krystallschläuche (vgl. p. 148); sodann sklerenchymatische Elemente und zwar in erster Linie langgestreckte Faserzellen, die Bastfasern, nicht selten auch kurzes Sklerenchym, Steinsklerenchym, (»Steinzellen«); endlich sind Milchröhren und Secretbehälter für den Bast bestimmter Species resp. Familien charakteristisch. Wie schon aus der in früheren, besonders im V. Capitel gegebenen Beschreibung der Gewebearten zum Theil hervorgeht, sind dieselben, mit selbstverständlicher Ausnahme des Sklerenchyms, im Baste sämmtlich mit zarten unverholzten weichen Wänden versehen. Nägeli hat daher die Collectivbezeichnung Weichbast für alle nicht sklerenchymatischen Theile des Bastes eingeführt. Die Elemente des Weichbastes sind ursprünglich meistens eng, den Zellen des Cambiums, aus welchem sie hervorgehen, dauernd ähnlich, zumal auf Querschnitten oft schwer vom Cambium und von einander zu unterscheiden. Aus diesem und weit mehr noch aus dem anderen Grunde, weil die Weichheit der Gewebe die Herstellung guter Präparate einigermassen schwierig macht, blieb der Bau des Bastes und seine Unterscheidung vom Cambium lange höchst unklar und die genauen Darstellungen, welche Th. Hartig schon 1837 gab, blieben unverstanden, bis sie Mohl 1855 zu verdienten Ehren brachte[1]). Aus denselben Gründen lassen auch neuere Untersuchungen oft zu wünschen übrig und ist die specielle Anatomie des Bastes von den Meisten karg behandelt.

§ 162. Parenchym bildet immer die Haupt- und Grundmasse der Markstrahlen. Die Form und Anordnung seiner Zellen sind denen des zugehörigen Holzes gleich oder sehr ähnlich. In den Strängen findet es sich ebenfalls als constanter Bestandtheil, meist gleich dem Holzparenchym hervorgegangen aus ein- bis mehrmaliger Quertheilung der Gewebemutterzellen in den Strangabschnitten des Cambium und ursprünglich dementsprechend angeordnet (Fig. 210 vgl. auch Fig. 198, p. 479); seltner ohne Quertheilung, entsprechend den Ersatzfasern nur aus Längstheilung der Gewebemutterzellen entstanden.

Die Siebröhren (Cap. V) sind constante, specifische Bestandtheile der Stränge des normalen Dicotyledonen-Weichbastes. Sie sind immer von Parenchym begleitet, und beide Gewebe bei den meisten Holzgewächsen im allgemeinen so angeordnet, dass die Siebröhren einfache oder zwei bis mehrfache tangentiale Reihen bilden, welche durch Parenchym unterbrochen sein können und mit tangentialen Parenchymreihen abwechseln. Die ursprüngliche Radialreihung der Secundärelemente bleibt hierbei vielfach erhalten oder wenigstens erkennbar; in jeder cambiogenen Radialreihe wechseln daher, mehr oder minder regelmässig, immer eine oder einige Siebröhren mit Parenchym ab.

Mit geradezu schematischer Regelmässigkeit findet sich dieses Verhalten im Baste der Cupressineen und vieler Taxineen[2]). Der Querschnitt des Bastes (Fig. 211) zeigt hier regelmässige, radiale sowohl wie tangentiale Reihen. Jede vierte tangentiale besteht aus Fasern; von den drei zwischen je zwei Faserreihen liegenden ist die mittlere Parenchym, die äussere und innere eine un-

1) Vgl. p. 179, Anm.

2) Hartig, Forstl. Culturpfl. p. 95, Taf. 9, 10. — v. Mohl, l. c. p. 891. — Graf zu Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1871.

unterbrochene Siebröhrenlage. Die Parenchymzellen sind den Siebröhren an Weite annähernd gleich (Juniperus communis), oder weiter (z. B. Thuja occidentalis). Im Stamme der Pinus-Arten (P. Strobus, nigricans, silvestris), auch der Abies pectinata wechseln unregelmässige Tangentialreihen weiter Parenchymzellen ab mit mehrschichtigen Zonen radial gereihter Siebröhren[1]). In der alten Wurzel (nicht dem Stamme) der Weisstanne finde ich zwischen zwei Siebröhren-Radialreihen öfters radiale, den Markstrahlen ähnliche einreihige Parenchymstreifen, welche nicht in der Fortsetzung der Holzmarkstrahlen liegen.

Im Baste der dicotyledonen Holzgewächse ist die Anordnung der beiderlei Gewebe, soviel aus den vorliegenden Daten geurtheilt werden kann, immer eine

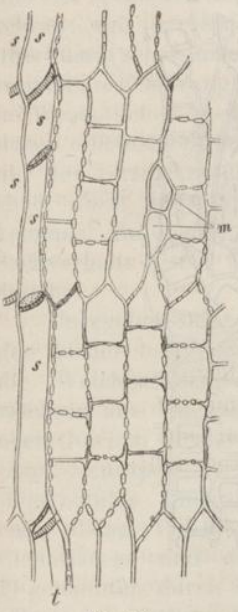


Fig. 210.

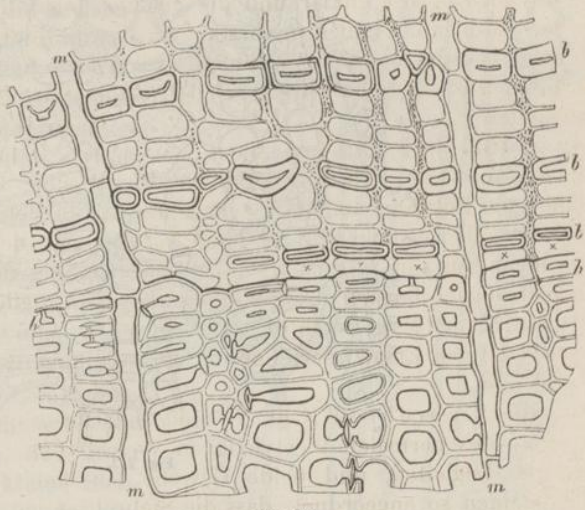


Fig. 211.

minder regelmässige als bei den vorangestellten Nadelhölzern, indem die Tangentialreihen der einen Gewebeform wechselnd einfach oder doppelt bis mehrfach, und durch eingeschobene Elemente der andern Form unterbrochen sind; indem ferner nicht selten die durchschnittliche Weite der beiderlei aneinander-

Fig. 210. Cytisus Laburnum, tangentialer Längsschnitt durch die innerste Bastschicht desselben Zweiges wie Fig. 198, gleiche Vergrösserung wie diese. *s* Siebröhrenglieder. *t* eine tiefer als die Schnittfläche liegende Siebplatte. *m* kleiner, zwei Zellen hoher Markstrahl. Die übrigen Elemente sind Bastparenchymzellen, deren Entstehung aus der Quertheilung von Cambiumzellen durch die Vergleichung mit Fig. 198 deutlich wird.

Fig. 211. Juniperus communis, Stämmchen. Querschnitt durch das Herbstholz, Bast und Cambium in Winterruhe (Ende Septbr). *h—h* äusserste Herbstholzreihen, *b*, *b* Bastfaserreihen. Bei *x* nur eine Cabiumzelle zwischen *h* und *b*. *m—m* Markstrahlen.

1) v. Mohl, l. c. — Hartig, l. c. p. 13, 35, Taf. 5.

grenzenden Gewebeelemente grössere Verschiedenheiten zeigt; und zwar alsdann meistens zu Gunsten der Siebröhren, z. B. Tilia, Vitis, seltner zu Gunsten der Parenchymzellen. Die engeren Parenchymzellen, welche die Siebröhren begleiten, zeigen hier die gleiche Anordnung und die gleichen Eigenschaften wie die für das primäre Gefässbündel p. 337 beschriebenen Cambiformzellen, sie sind daher mit dem gleichen Namen zu bezeichnen. Man sieht sie im Querschnitt als schmale drei- oder viereckige Maschen den Röhren anliegen, und zwar wechselnd, theils einer, theils mehr als einer, niemals (?) jedoch allen Seiten derselben, jeder Seite aber immer nur eine. (Fig. 212)

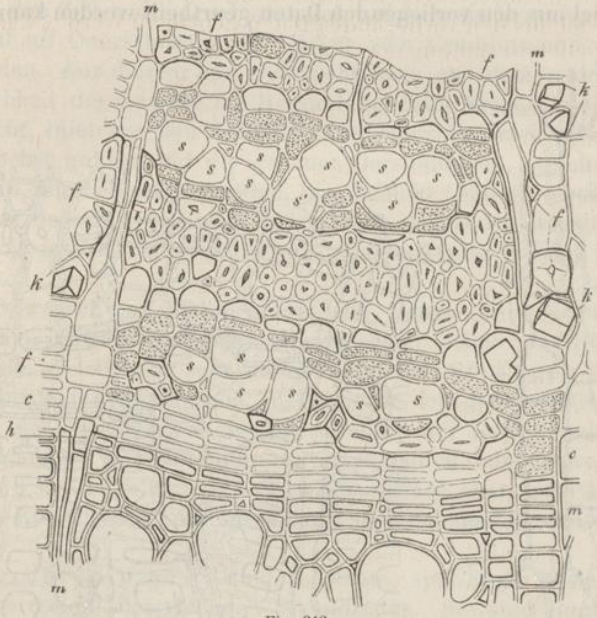


Fig. 212.

Der Länge nach verfolgt (Fig. 213) bilden sie jedenfalls in den meisten Fällen Reihen, deren jede mehrmals kürzer als das angrenzende Siebröhrenglied und durch Quertheilung der Gewebemutterzelle entstanden ist. Selten fand ich sie bei Tilia den Siebröhrengliedern an Länge gleich. Die Häufigkeit der engen Cambiformzellen scheint nach den Einzelfällen sehr ungleich zu sein; wenige

Fig. 212. Tilia argentea. Querschnitt durch den inneren Bast, Cambium und Herbstholzgrenze eines 7jährigen (im November geschnittenen) Astes (220). Das Holz ohne die Details der Membranstructur gezeichnet. *h* Aussengrenze des durch die dunkeln Umrisse seiner tangential abgeplatteten Elemente scharf begrenzten Herbstholzes. *c—c* Cambium und Jungzuwachszone. *m—m* kleine Markstrahlen, in dem rechts stehenden drei Fasern (*f*). *k* Krystallschläuche mit zum Theil durch das Messer zertrümmerten Krystallen. Von dem Baststrang zwischen beiden Strahlen sind drei Faserbinden, *f*, gezeichnet; mit ihnen alternirend Weichbast, bestehend aus den Siebröhren *s*, aus amylum- und protoplasmareichen, körnig punktirten (Cambiform-) Zellen und aus anderen, etwas weiteren, an die Fasern grenzenden, durch wasserhellen Inhalt und getüpfelte Wände ausgezeichneten.

finde ich z. B. bei Pirus, Spiraea ulmifolia, zahlreiche bei Tilia. Genaueres ist von weiteren Untersuchungen zu erwarten.

Ungeachtet der beschriebenen Unregelmässigkeiten bleibt in vielen Fällen die radiale und tangentiale Reihung der Elemente in den Hauptzügen erhalten und jede Tangentialreihe enthält, wie besonders die ihr folgenden Längsschnitte zeigen, vorwiegend entweder Siebröhren oder Parenchym. Die verschiedensten Pflanzen, z. B. ausser den genannten Populus, Salix, Punica, Ficus, Sambucus, Fagus (Mohl), Aesculus, Ribes, zeigen in dieser Beziehung die grösste Uebereinstimmung, wenn auch grosse Verschiedenheiten untereinander in der durchschnittlichen Grösse der Elemente und der speciellen Gestaltung der Siebröhren (vgl. p. 180). Es mag nicht überflüssig sein hinzuzufügen, dass, soweit meine Erfahrung reicht, das Gleiche im Wesentlichen auch für die gewöhnlichen officinellen Rinden gilt und dass nur der vertrocknete Zustand, in welchem diese meist zur Untersuchung kommen, die deutliche Erkennung des Sachverhalts bisher theilweise verhindert hat.

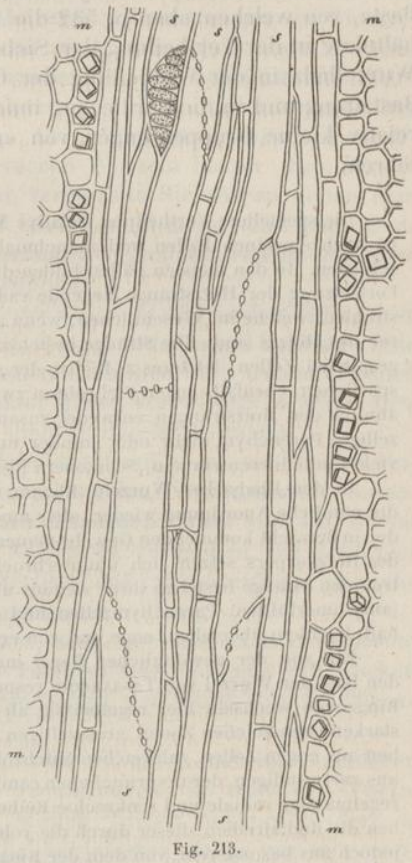


Fig. 213.

Unregelmässiger geordnet als in den bisher besprochenen Fällen sind die Weichbastelemente bei Holzgewächsen aus den Familien der Apocyneen (Nerium Oleander), Asclepiadeen (Ascl. curassavica), Convolvulaceen (Convolvulus Cneorum), Campanulaceen (Camp. Vidalii), auch wohl den Cichoriaceen und den p. 337 unter 2) genannten durch sehr kleine Siebröhren im primären Gefässbündel ausgezeichneten Pflanzen. Zwischen relativ weiten Parenchymzellen, welche die Reihenanordnung einigermassen beibehalten, stehen hier Gruppen enger Elemente, welche letztere im Querschnitt sehr verschiedene, drei- bis vieleckige Gestalten zeigen und augenscheinlich aus wiederholten allseitswendigen Längstheilungen ursprünglicher Gewebemutterzellen hervorgegangen sind. Die so gruppirten engen Elemente sind die Siebröhren und Cambiformzellen; bei den

Fig. 213. Vitis vinifera, Bast eines mehrjährigen, 1cm dicken Astes, im Sommer (Anfang Juli). Tangentialschnitt (145). *s*, *s* Siebröhren, die geneigten und eine horizontale leiterförmige Endfläche längs durchschnitten, mit Ausnahme einer am oberen Rande, welche schräg gegen ihre Fläche gesehen wird. *m*, *m* Markstrahlen; an der Grenze dieses gegen den Siebröhrenstrang Krystallschläuche.

Cichoriaceen, Campanula und Lobelia schliessen sich der englichtigen Gruppe zugleich die Milchröhren an.

Die beschriebene Anordnung der Strangelemente des Weichbastes gilt, soweit die vorhandenen Untersuchungen reichen, sowohl für die Stämme als die Wurzeln der Gehölze.

Ueber die Stengel krautiger Gewächse liegen wenige eingehendere Untersuchungen vor; nach den vorhandenen sind sie aber von den Holzgewächsen bezüglich der in Rede stehenden Verhältnisse nicht wesentlich verschieden.

Die vorwiegend parenchymatischen Wurzeln mit sehr starkem secundärem Baste, von welchen oben p. 532 die Rede war, zeigen in diesem ähnliche Verhältnisse in der Vertheilung der Siebröhren, wie das massig parenchymatische Wurzelholz in der Vertheilung der Gefässe. Jedem Holzstrang entspricht ein Baststrang und in diesem liegen, innerhalb massigen grosszelligen Parenchyms relativ kleine Gruppen enger, von engen gestreckten Zellen begleiteter Siebröhren.

Die speciellere Vertheilung, relative Menge, Form der in Betracht kommenden Gewebe ist nach einzelnen Fällen und manchmal selbst bei nahe verwandten Pflanzen sehr verschieden. In den meisten Fällen bilden die Stränge im Querschnitt relativ schmale, in der Fortsetzung der Holzstränge liegende radiale Streifen zwischen weitzelligen Parenchymstrahlen, welche im Wesentlichen, wenn auch nicht immer ganz genau die Fortsetzung derer des Holzes sind. Die Stränge bestehen aus engen gestreckten, selbst spindelförmig zugespitzten Zellen (letzteres z. B. bei der spontanen Form von Daucus Carota), und immer spärlichen, ebenfalls engen Siebröhren zwischen diesen. Die einzelnen Radialstreifen sind ähnlich den Holzsträngen entweder zusammenhängend oder durch eingeschobenes grosszelliges Parenchym mehr oder minder unterbrochen. Beispiele für dieses Verhalten sind viele Umbelliferenwurzeln, Scorzonera hispanica, Cichorium, Argemone etc.

In den Rhabarber-Wurzeln (Rheum undulatum, rhaponticum) findet sich im Grunde die nämliche Anordnung wieder, aber modificirt durch die Form- und Mengenverhältnisse der in Betracht kommenden Gewebeelemente. Die einreihigen liegenden Parenchymstrahlen des Holzkörpers setzen sich ununterbrochen durch die Bastzone fort. Die durch sie getrennten Stränge bestehen ihrer weitaus überwiegenden Masse nach aus aufrechten grossen (amylumerfüllten) Parenchymzellen und zwischen diesen liegen sehr vereinzelt, und deshalb leicht zu übersehen, enge und von ergen gestreckten Zellen begleitete Siebröhren.

Ein von der gewöhnlichen Regel mehr abweichendes Verhalten endlich wird durch den Bast der Wurzel von Taraxacum respräsentirt. Schmale concentrische röhrenführende Ringzonen wechseln hier regelmässig ab mit breiten, durchschnittlich etwa 16 Zelllagen starken eben solchen Zonen grosszelligen Parenchyms. Die röhrenführenden Zonen bestehen aus engen Zellen, zahlreichen Milchröhren und spärlichen Siebröhren; die grosszelligen aus zartwandigen, der ursprünglichen cambialen Form und Anordnung entsprechend in sehr regelmässige radiale und senkrechte Reihen gestellten Zellen. An zahlreichen Punkten gehen die Radialreihen dieser durch die röhrenführenden Zonen, diese unterbrechend, ohne jedoch aus besonderem, von dem der Ringzone verschieden gestaltetem Strahlenparenchym zu bestehen. Die Wurzeln von Chelidonium, Papaver verhalten sich zwischen denen von Taraxacum und der ersten Kategorie intermedär.

§ 163. Bei den Pflanzen, welche Milchröhren haben (p. 195), können die ungegliederten dem secundären Baste fehlen; ich fand dieselben wenigstens nicht in ihm bei Vinca, Asclepias curassavica, Euphorbien. In den meisten Fällen sind sie, und speciell die gegliederten, soweit die Untersuchung reicht immer, vorhanden, und alsdann charakteristische Begleiter oder Vertreter der Siebröhren. Die grossen ungegliederten Röhren bei Ficus, Maclura, Morus folgen

vereinzelt den Siebröhrenzügen. Die gegliederten, meist netzförmigen bilden mit den Siebröhren zusammen Gruppen, welche sowohl in dem einzelnen Baststrang als mit denen benachbarter Stränge durch Verbindungsäste anastomosiren. In dem Baste der Papayaceen ist das Milchröhrennetz, wenigstens im Vergleich zu seiner Reichgliedrigkeit im Holze, relativ spärlich entwickelt. Bei den übrigen hierher gehörigen Pflanzen sind die Milchröhren immer relativ sehr zahlreich, was besonders in den strauchartigen Stämmen (Sonchus pinnatus, Campanula Vidalii) und in den Wurzeln von Cichoriaceen, Campanulaceen, Papaveraceen auffällt, und in dem Maasse als ihre Zahl zunimmt, treten die Siebröhren zurück. In den an Milchröhren sehr reichen Baststrängen von Cichoriaceen-Wurzeln (Lactuca virosa, Taraxacum) sind, wie schon oben erwähnt wurde, nur spärliche enge Siebröhren vorhanden; im Secundärbaste der Wurzel von Platycodon grandiflorus fand ich letztere gar nicht, ohne allerdings ihre völlige Abwesenheit behaupten zu wollen. Am schlagendsten tritt jene wechselseitige Vertretung im Baste von Papaveraceen-Wurzeln hervor: Pap. Rhoeas und Argemone mexicana haben nur sehr vereinzelte Siebröhren neben dem reich entwickelten Milchröhrennetze; bei Chelidonium majus sind jene zahlreicher, wenn auch die Milchröhren vorherrschen; Glaucium luteum hat keine Milchröhren und dafür starke Siebröhrengruppen.

§ 164. Ueber das Vorkommen protogener secretführender Gänge im Weichbaste wurde theilweise schon im XIII. Capitel anticipirend berichtet. Sie kommen nur in solchen Pflanzen und Theilen derselben vor, welche sie auch in den primären Geweben besitzen, und unter diesen keineswegs in allen. Ihre Stellung ist wohl immer in den Strängen, nicht in den Markstrahlen.

Von den in Frage kommenden Dicotyledonenfamilien wurde ihr Vorkommen im Secundärbaste von Stamm und Wurzel bei den Terebinthaceen, Burseraceen, Clusiaceen schon oben erwähnt. An denselben Orten sind sie, soweit bekannt, bei allen Umbelliferen und den Araliaceen vorhanden, bei mächtiger Entwicklung des Bastes im Querschnitt unterbrochene radiale und concentrische Reihen von nach Species verschiedener Anordnung bildend.[1])

In dem secundären Baste des Stammes, resp. der Aeste von Pittosporum Tobira treten relativ spät Gänge auf; van Tieghem fand in einem 10^{mm} dicken Aste vier concentrische Reihen. Im Secundärbast der Wurzel dieser Pflanze wurden sie nicht gefunden.

Unter den gangführenden Compositen haben die einen auch im secundären Baste Gänge, z. B. Helianthus, Centaurea atropurpurea; im Baste der Wurzel von Inula Helenium liegen die gleichen, weiten, soweit bekannt beiderseits blind geschlossenen und von zartem Epithel bekleideten Gänge wie im secundären Holze. Andere Compositen entbehren der Gänge am bezeichneten Orte, sie haben dafür in dem Strahlenparenchym zerstreute secreterfüllte Schläuche, z. B. Echinops, Tagetes patula (vgl. p. 211).

Die an protogenen Harzgängen anderweitig so bevorzugt reichen Coniferen bilden solche, mit wenigen Ausnahmen, im secundären Baste nicht. Die Ausnahmen betreffen erstlich die bis in die Bastzone reichenden blinden Enden der

---

1) Vgl. die Abbildungen von Umbelliferenwurzeln bei Wigand, Pharmacognosie, und Berg, Atlas, Taf. 8, 9, 14, 22.

horizontalen Gänge in den Markstrahlen der p. 505 genannten Abietineen. Längsverlaufende Gänge treten nach van Tieghem im Secundärbaste der p. 458 erwähnten Araucaria Cookii, brasiliensis und Widdringtonia cupressoides auf. Die bei anderen Coniferen vorkommenden harzerfüllten Räume sind nachträgliche, hysterogene, im § 173 zu besprechende Desorganisationsproducte.

Sekretführende Schläuche treten in dem Weichbast, abgesehen von den Krystall führenden, bei den im § 33—35 genannten Pflanzen auf, theils ohne erkennbare Regel zerstreut, theils in bestimmter, ebenfalls in den genannten Paragraphen angegebener Ordnung.

§ 165. Die Sklerenchymfasern des Bastes, Bastfasern oder, nach älterer Terminologie katexochen »Bastzellen«, haben die im II. Capitel allgemein beschriebene Form und Structur. Bezüglich der letzteren ist noch hervorzuheben, dass die ihre Grenze gegen Weichbastelemente wie gegen einander bildende Membranlamelle hier besonders häufig eine unverholzte, weiche Cellulosehaut ist, welche die mehr oder minder verholzte dicke Fasermembran wie eine distincte Scheide umgibt.[1]) Vgl. Fig. 211, 212.

Die Bastfasern fehlen dem Baste vieler Pflanzen vollständig, sowohl dem secundären als der Aussengrenze des primären. So in den Stämmen resp. Aesten von Ribes, Viburnum Lantana,[2]) Pittosporum Tobira, undulatifolium, Citriobatus multiflorus, Porlieria, Centradenia grandifolia, Berberis vulgaris, Wurzeln vieler krautiger Dicotyledonen. Sie sind also kein allgemein wesentlicher Bestandtheil des Bastes. In den allerdings überwiegend zahlreichen Fällen, wo sie vorhanden sind, treten sie auf

1) nur an der Aussengrenze der primären Stränge, deren Siebtheile umgebend (vgl. p. 438), und nicht im secundären Zuwachs. So im Stamm und Ast von Fagus, Betula, Alnus, Platanus, Viscum, Menispermum, Viburnum Opulus, Convolvulus Cneorum, Nerium, Cornus, Punica, Camellia japonica, Drimys Winteri, Ephedra distachya, Abietineen etc.[3]);

2) sowohl an der bezeichneten Aussengrenze, als auch im Innern des Secundärbastes. Das letztere Verhalten ist wohl, zumal unter den Gehölzen, das häufigste. Bezüglich der relativen Menge und Vertheilung der Fasern zeigt es sehr mannichfache Modificationen.

In den Markstrahlen sind Fasern selten vorhanden, z. B. vereinzelt bei Tilia, vgl. Fig. 212. Die Hauptformen ihrer Vertheilung in den Strängen sind folgende.

a. Concentrische Schichten oder Reihen von Fasern wechseln mit ebensolchen von Weichbast regelmässig ab. Beiderlei Schichten von benachbarten Strängen passen annähernd, wenn auch nicht immer ganz genau aufeinander, so dass sie um den ganzen Stamm gehende, durch die Markstrahlen unterbrochene Ringzonen bilden.

Mit besonderer Regelmässigkeit tritt diese Erscheinung, wie schon p. 536 erwähnt, bei den Cupressineen und manchen Taxineen ein, wo jede vierte secundäre

---

1) Siehe Graf z. Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1871, p. 516 ff.

2) Hanstein, Baumrinde, p. 17.

3) Vgl. Hartig, Forstl. Culturpfl. p. 13, 212, 326 u. s. f. — Hanstein, l. c. p. 21. — Schacht, Der Baum p. 381. — v. Mohl, l. c. p. 891.

tangentiale Zellreihe zu einer einschichtigen Faserzone wird, welche zwei dreischichtige Weichbastzonen von einander trennt. Vgl. Fig. 211.

Bei den Dicotyledonen kommt eine derartige strenge Regelmässigkeit nicht vor. Die Faserschichten sind immer durchschnittlich aus 2 oder mehr Tangentialreihen zusammengesetzt und die Zahl dieser Reihen wechselt in demselben Individuum sowohl nach den successiven Ringzonen als auch innerhalb des einzelnen Strangabschnitts; dem entsprechend ist auch die Stärke der Weichbastzonen

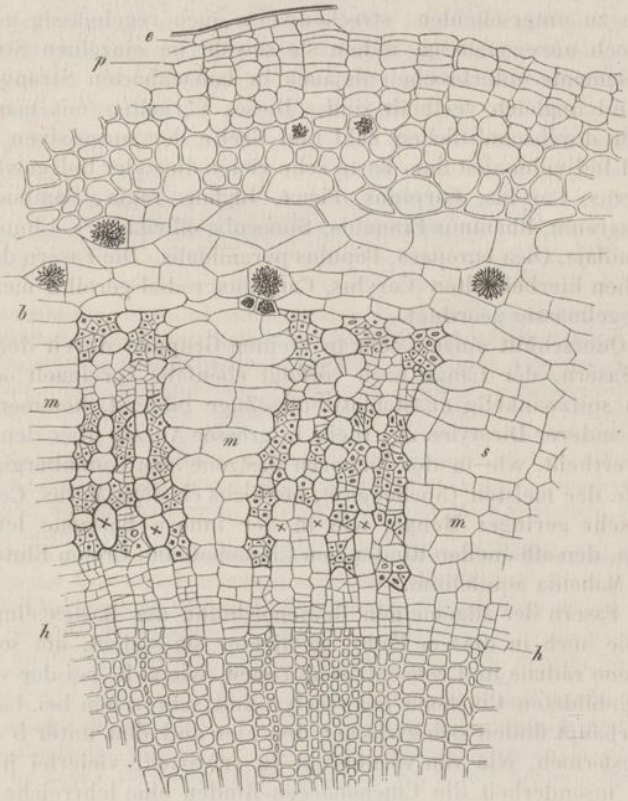


Fig. 214.

ungleich. Die in Rede stehenden Verhältnisse sind ferner nach den Species mannichfaltig verschieden. Immerhin findet für viele Arten eine innerhalb der bezeichneten Schwankungsgrenzen regelmässige Abwechslung concentrischer Faser- und Weichbastzonen von bestimmter durchschnittlicher Breite statt; theils

Fig. 214. Sparmannia africana. Zweig, Querschnitt (80). Unter *h*—*h* Holz. Ueber *h*—*h* zunächst Cambiumzone, dann nach oben, resp. aussen Bastschicht, deren Aussengrenze bei *b*. — *m* grössere Markstrahlen; die mit + + bezeichneten einfachen Radialreihen kleinere. Mit den Markstrahlen alterniren schmale Baststränge aus wechselnden Faser- und englichtigen Weichbastgruppen bestehend. An der Aussengrenze des Bastes Schläuche oder Zellen mit sternförmigen Krystallen. — *e* Epidermisrest, *p* Periderma. *s* Rest eines schleimführenden Schlauchs nach Auswaschung des Schleims.

mit Beibehaltung der ursprünglichen Radial- und Tangentialreihung der Fasern jedes Strangabschnitts, z. B. Vitis, Spiraea ulmifolia, Pterocarya caucasica, Acerarten; in den meisten Fällen mit auf dem Querschnitt unregelmässiger Stellung derselben in Folge der Längsstreckungsverschiebung (p. 484): Tilia, Cheirostemon, Sparmannia, Malvaceen, Medinilla, Salix-Arten, Ladenbergia globosa[1]), Vasconcella monoica, Guajacum, auch Clematis Vitalba; vgl. Fig. 212 und 214. —

b. Concentrische, mit Weichbast abwechselnde Faserzonen sind zwar im allgemeinen zu unterscheiden, streckenweise auch regelmässig geordnet, im Ganzen jedoch unregelmässig, indem sie sowohl im einzelnen Strange durch Weichbastelemente unterbrochen als auch in benachbarten Strängen ungleich zahlreich und ungleich vertheilt sind. Dieses Verhalten mit mannichfachem Wechsel der durchschnittlichen Zahl und Breite der successiven Zonen nach Species und Individuen ist dem Baste sehr vieler dicotyler Holzgewächse eigen, z. B. Quercus, Corylus, Carpinus, Pirus, Juglans regia, Sambucus nigra[2]), Daphne Mezereum, Rhamnus Frangula, Simaruba officinalis[3]), Ulmus[4]), Glycine sinensis, Quillaja, Olea europaea, Populus pyramidalis. Die Fasern der einzelnen Gruppe stehen hierbei selten (Corylus, Carpinus) radial gereiht, meist im Querschnitt unregelmässig geordnet.

c. Im Querschnitt einzeln oder in kleinen Gruppen durch den Weichbast zerstreute Fasern, der Länge nach verfolgt ebenfalls vereinzelt oder schmale mit andern spitzwinkelig anastomosirende Züge bildend, kommen dem Baste zahlreicher anderer Dicotylen zu; theils in grosser Anzahl über den Querschnitt desselben vertheilt, wie in der äusseren Bastzone von Ladenbergia magnifolia und im Baste der meisten Cinchonen[5]), bei Ficus elastica, Morus, Celtis[6]); theils in relativ sehr geringer Menge, wie in der innern Bastzone letztgenannter Ladenbergia, den officinellen Rinden von Cinnamomum, Croton Eluteria[7]), Larix europaea[8]) Mahonia aquifolium.

Da die Fasern der allgemeinen Reihenordnung des Bastes eingefügt sind, so bilden sie auch in diesem Falle, je dichter sie stehen, um so deutlicher, unterbrochene radiale und concentrische Zonen, wie z. B. bei der von Berg l. c. Taf. 35 abgebildeten Cinchona macrocalyx und sehr schön bei Laurus Sassafras. Ueberhaupt finden sich zwischen den hier und den unter b aufgezählten Vertheilungsformen, wie von vornherein zu erwarten, vielerlei intermediäre, für welche insonderheit die Cinchonaceen-Rinden eine lehrreiche Stufenreihe darbieten. Auch Ulmus verdient hier nochmals genannt zu werden.

Das Auftreten der kurzen (Stein-) Sklerenchymelemente im Baste soll zur Vermeidung von Wiederholungen im nächsten Capitel betrachtet werden.

§ 166. Krystallschläuche sind in dem secundären Baste vielfach ein charakteristischer, mitunter selbst vorwiegender Bestandtheil; ihr Vorkommen

---

1) Berg, Atlas, Taf. 29.
2) v. Mohl, l. c. 879.
3) Berg, Atlas, Taf. 28 etc.
4) Hartig, l. c. p. 466.
5) Vgl. Berg, Atlas, Taf. 29—35.
6) Hartig, Forstl. Cultpfl. p. 450.
7) Berg, l. c. 36, 37.
8) Hartig, Forstl. Culturpfl. p. 13.

ist jedoch ebensowenig wie das der Fasern ein allgemein verbreitetes. Sie liegen sowohl in den Markstrahlen, als in den Strängen, in letzteren alsdann meistens jene aus je einer Gewebemutterzelle hervorgegangenen, oft im Zusammenhang isolirbaren, kurzgliedrigen Längsreihen bildend, welche p. 145. gekammerte Schläuche genannt worden sind (vgl. Fig. 213). Als wenigstens partielle Ausnahmen von dieser Anordnungsweise wurden oben schon Guajacum und Quillaja genannt; in wie weit solche, d. h. isolirte kurze Schläuche noch anderwärts in den Strängen vorkommen oder nicht, sei dahingestellt, eingehende Untersuchungen darüber liegen nicht vor und die meist nach Querschnitten gemachten Angaben über die Vertheilung der Krystalle geben darüber keinen Aufschluss. Die Formen der Krystalle sind theils die klinorrhombische, theils die Drusen-, Rhaphiden- oder Körnerform, eine oder mehrere bestimmte Formen für jeden Einzelfall charakteristisch. Vgl. p. 149, und Sanio, l. c.

Bezüglich des Vorkommens und Fehlens und im ersten Falle der Vertheilung der Krystallschläuche sind folgende Erscheinungen beobachtet, welche jedoch, wenigstens was meine eigenen Beobachtungen betrifft, noch der Controle bedürfen.

Ich bezeichne die auf Querschnitten vorzugsweise beobachteten Formen der Krystalle in Parenthese (k = klinorrhombische, D = Drusen, R = Rhaphiden).

1. Krystalle fehlen dem secundären Baste: Drimys Winteri, Fraxinus, Syringa, Jasminum fruticans, Mahonia aquifolium (?), Laurus Sassafras, Cinnamomum aromaticum (Zimmtcassie), Clematis Vitalba, Atragene, Aristolochia Sipho (?), Camellia japonica, Sorbus Aria, nach Hartig (Forstl. Culturpfl.) auch Cornus. Bezüglich der Krystallschläuche sind auch die Cupressineen, Taxineen u. a. Coniferen und Ephedra hierher zu rechnen, bei welchen das Kalkoxalat nicht im Innern von Schläuchen oder Zellen ab-, sondern den Membranen eingelagert ist. In den meisten der soeben genannten Gewächse finde ich auch in der Primärrinde keine Krystalle.

2. Krystalle sind im secundären Baste (und dann meistens oder immer auch im primären und in der Aussenrinde) enthalten. Und zwar alsdann

a. In den Markstrahlen sowohl als den Strängen: Nerium Oleander (k), Simaruba officinalis (k), Canella (D), Platanus, Cinnamomum zeylanicum u. Verw. (kleine Rhaphiden, vorwiegend in den Markstrahlen) Juglans regia (D, Sanio), Acer platanoides (k), Sparmannia africana (D), Carpinus Betulus, Corylus Avellana (k, D, Sanio).

b. In den Strängen allein oder doch ganz vorzugsweise: Salix-Arten (D, k), Pirus communis (k), Punica (D), Ribes (D), Guajacum (k), Galipea officinalis (R u. k), Maclura aurantiaca (k), Ulmus (k), Quillaja (k), Aesculus (k), Rhamnus Frangula (D), Quercus pedunculata (k, D), Betula verrucosa, Alnus glutinosa (k, D und Körner, Sanio), Porlieria hygrometrica (k).

c. Ausschliesslich oder ganz vorzugsweise in den Markstrahlen, und alsdann bei grösserer Breite dieser wiederum am reichlichsten an ihrer Grenze gegen die Stränge: Vitis (k, R), Tilia (k, D), Cheirostemon (D), Olea europaea (sehr kleine R), Ficus elastica (k), Croton Eluteria (D), Pistacia Lentiscus (D), Prunus Padus (D, k), P. avium (D), Kerria japonica (D), Berberis vulgaris (spärliche k nach Sanio), Lonicera tatarica (Sanio), Sambucus nigra (Körnchen, Sanio).

Die Krystallschläuche, speciell die gekammerten mit klinorrhombischen Krystallen, treten, wie Schacht[1]) hervorhebt, in vielen Fällen als Begleiter der Bastfasern auf, z. B. Acer-Arten, Pomaceen, Ulmus, Quercus, Salix, etc.[2]) Drusen

1) Der Baum, 1. Aufl. p. 228 und 238.

2) Vgl. Sanio, l. c.

kommen öfters ausschliesslich und massenhaft vor bei Abwesenheit von Fasern, z. B. Punica, Ribes; mit dem gänzlichen Fehlen letztgenannten Gewebes kann auch gänzliche Abwesenheit von Krystallen verbunden sein, z. B. Drimys Winteri.

Eine constante Beziehung zwischen dem Vorhandensein oder Fehlen genannter Gewebeformen oder zwischen einer bestimmten Gewebe- und Krystallform findet aber nicht statt, wie aus den mitgetheilten Thatsachen ersichtlich ist. So sind besonders öfters klinorrhombische Krystalle reichlich vorhanden bei Abwesenheit von Fasern im secundären Baste, z. B. Porlieria, Nerium; andrerseits fehlen die klinorrhombischen Begleiter der Faserbündel, z. B. bei Juglans regia u. a. m. Und ferner ist, wo die Faserbündel von Krystallen begleitet werden, das Vorkommen der gleichen oder einer anderen Krystallform im Weichbaste nichts weniger als ausgeschlossen.

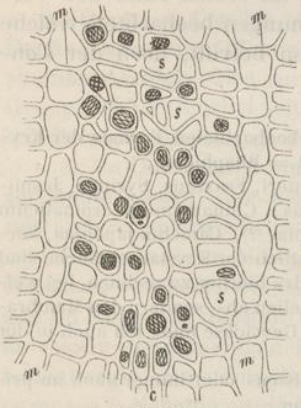


Fig. 215.

Im Weichbaste haben die Krystallschlauchreihen in den meisten Fällen unregelmässige, auf dem Querschnitt zerstreute Stellung. Manchmal dagegen sind sie in concentrische Zonen geordnet, welche mit krystallfreien regelmässig abwechseln. So bei Punica Granatum, wo der ganze Bast im Querschnitt regelmässig gestreift ist durch abwechselnde einreihige, fast ausschliesslich aus Krystallschläuchen bestehende, und wenigreihige krystallfreie Zonen, die von zahlreichen einreihigen und ebenfalls krystallfreien Markstrahlen unterbrochen sind (vgl. Fig. 215 und die schöne, in den Details allerdings nicht ganz richtige Abbildung in Berg, Atlas, Taf. 40); und bei den Ribes-Arten, wo die durch breite krystallfreie Markstrahlen getrennten Stränge aus ebenfalls krystallfreien mehrreihigen Weichbastzonen bestehen, welche mit durchschnittlich einreihigen ununterbrochenen Drusenzonen regelmässig abwechseln [1]).

§ 167. Ueber die Abänderungen im Bau nach den successiven Zuwachszonen, nach den ungleichnamigen Gliedern, nach individuellen Differenzen ist für den Bast bei weitem weniger auszusagen als für den Holzkörper, theils wohl wegen wirklich grösserer Einfachheit der Erscheinungen, theils weil eine Anzahl bekannter Veränderungen besser hier übergangen und erst im folgenden Capitel besprochen wird, nicht zum geringsten Theil endlich, weil es aus den schon oben angegebenen Gründen noch an eingehenderen und ausgedehnteren Untersuchungen fehlt.

Fig. 215. Punica Granatum (220). Querschnitt durch den innern Theil des Bastes eines 6jährigen Astes. *c* Cambiumsichtige Seite. *m*, *m* zwei Markstrahlen. Zwischen denselben ein Baststrang. *s*, *s* Siebröhren. Welche von den übrigen Lumina noch solchen angehören, unbestimmt. Zwischen den leeren Lumina der Weichbastelemente Querzonen von Krystallschläuchen; die in diesen enthaltenen Drusen nur durch Schraffirung angedeutet.

1) Vgl. Hanstein, Baumrinde, Fig. 15—17.

Bei den Gehölzen, deren Holzelemente und Cambiumzellen eine Zeit lang successive an Grösse zunehmen (p. 520), gilt, wie bei Grösserwerden der Cambiumelemente von vornherein zu erwarten, für den Bast im Allgemeinen das Gleiche. Der Augenschein lehrt dies für zahlreiche Coniferen und Laubhölzer, z. B. Tilia, Fagus, Nerium, auch Vitis, Cobaea. Selbstverständlich sind hierbei nur diejenigen inneren Zonen zu berücksichtigen, welche noch keine nachträgliche Dilatation erfahren haben. Genauere Untersuchungen über das Maass und die Dauer der allgemeinen Grössenzunahme und über die eventuell ungleiche Betheiligung der einzelnen Gewebearten an derselben liegen nicht vor.

Zwischen Stamm und Aesten scheinen ähnliche Grössendifferenzen zu bestehen wie beim Holze, sie sind aber auch noch nicht näher untersucht. In den Wurzeln der Bäume und Sträucher ist, soweit die Untersuchungen reichen, der specielle Bau des Bastes dem des zugehörigen Stammes sehr ähnlich, z. B. Vitis, Sambucus, Tilia, Punica. Worin die immerhin vorhandenen Differenzen bestehen, kann zur Zeit nicht angegeben werden. Dass ein anderes Verhältniss besteht zwischen den Laubstengeln krautiger Gewächse und den dazu gehörigen, zumal den fleischigen Wurzeln, wurde oben (p. 532 und 540) wiederholt besprochen.

Die Dicke der in einem bestimmten Zeitraum zuwachsenden secundären Bastzone ist, sowohl im Vergleich mit dem gleichzeitigen Holzzuwachs als nach absolutem Maass äusserst verschieden, nach Arten, Individuen, ungleichnamigen Gliedern derselben Pflanze. In beiden Beziehungen werden die extremen Fälle einerseits von den fleischigen, vorwiegend aus Bast bestehenden Wurzeln (p. 532), andrerseits von den Holz-Stämmen der Bäume und Sträucher dargestellt.

Zumal bei Bäumen mit persistenter, nicht durch Borkenbildung (§ 177) abgestossener Rinde, wie z. B. der Tanne, Buche, ist der Dickenunterschied zwischen Holz und Bast wie allbekannt ein sehr beträchtlicher, die absolute Dicke des letzteren gering. Bei der gewöhnlichen glattrindigen Buche (Fagus silvatica) ist die gesammte Bastzone nach Hartig[1]) am 100jährigen Stamm kaum über 1^{mm} dick. Gehölze, welche ihre Rinde durch Borkebildung periodisch abstossen, zeigen, der Ausgiebigkeit dieses Processes entsprechend, stärkere Bastproduction. Als lehrreiche individuelle Abänderung tritt diese Erscheinung bei den vereinzelt vorkommenden Stämmen von Fagus silvatica auf, welche Steinbuchen genannt werden und durch dicke, rissige Rinde auffallen. Am reichlichsten findet die Neuproduction des Bastes wohl bei solchen Stämmen statt, welche wie die Weinrebe alljährlich ihre ganze Bastzone erneuern und die vorjährige abstossen.

Auf die causalen Beziehungen dieser Erscheinungen einzugehen, liegt der gegenwärtigen Darstellung fern.

Durchgreifende anatomische Charactere der Grenze successiver, den Jahrringen des Holzkörpers entsprechender Zonen sind für den Bast vielleicht noch aufzufinden, nach den derzeit vorliegenden Daten aber nicht anzugeben. Selbst in solchen Fällen, wo im Baste regelmässig abwechselnde concentrische Zonen ungleichnamiger Gewebe, zumal mit Weichbast alternirende Faserzonen auftreten, wechselt die Zahl dieser nach Jahrgängen, Alter und Individuen

1) Forstl. Culturpfl. p. 212.

und ist eine Bestimmung der Jahresgrenzen daher meist unsicher. Beispielsweise sei nach Hartig[1]) angeführt, dass bei den Weiden und Pappeln mit glatter Rinde die Zahl der Bastfaserzonen geringer als die der Lebensjahre ist, auf 10—15 Jahre nur 3—4 beträgt, während bei Entwicklung dicker borkebildender Rinde jährlich 2—4 Faserzonen entstehen. Die Acer- Arten[2]) bilden in den ersten Jahren entweder je eine oder (an der Basis der Jahresschicht) je 2 successive Faserzonen, schon vom 6. Jahre ab ändert sich aber das Verhältniss derart, dass auf 100 Jahre oft nur 20—25 Faserzonen kommen. Regelmässiger sind die Zahlen bei Tilia, wo nach Hartig[3]) im jährigen Trieb (ausser dem primären) an der Basis 4, an der Spitze 1 Faserzone auftreten, zu welchen im 2. Jahre je 2—3, in jedem folgenden durchschnittlich 2 hinzukommen; ferner bei Pirus communis, welche nach Mohl[4]) jährlich eine Faserzone bildet.

Auch bei solchen Gehölzen, welche ihre Rinde alljährlich erneuern und bei welchen die Grenze des Jahreszuwachses durch die an seiner Aussenseite gebildete Peridermlage (§ 177) scharf bezeichnet ist, treten ähnliche Verschiedenheiten auf wie die soeben erwähnten. Lonicera Caprifolium und Verw. bilden alljährlich eine Faser- und eine Weichbastzone; Clematis Vitalba gewöhnlich deren zwei[5]); Vitis vinifera bildet am Schlusse der ersten Vegetationsperiode meist 2 mit Weichbast abwechselnde Faserzonen, in späteren Jahren meist je 3 bis 5.[6]). —

Capitel XV.

Secundäre Veränderungen ausserhalb der Zuwachszone.

§ 168. Der vom Cambium aus wachsende Holz- und Bastkörper der normalen Dicotyledonen und Gymnospermen wird einerseits umgeben von dem Marke und den an dieses grenzenden, bereits vorhandenen Holzzonen, andrerseits von Aussenrinde und bereits vorhandenem Baste. Es ist a priori klar, dass diese Umgebungen in Folge des cambiogenen Zuwachses Veränderungen erfahren können und zum Theil erfahren müssen.

Für eine Veränderung des Markes durch die beschriebenen Zuwachsprocesse oder in Folge derselben liegt in dem beschriebenen Gange dieser selbst keine Nothwendigkeit. Thatsächlich ist jedoch, zumal von Duhamel[7]) behauptet worden, dass bei Bäumen und Sträuchern der Markcylinder mit fortschreitendem Dickenzuwachse des Holzkörpers an Dicke abnehme und zuletzt ganz verschwinden könne. Für die Mehrzahl der Fälle ist diese Ansicht als auf unvollkommener Beobachtung beruhend aufgegeben und eine anatomische Veränderung des Markes während der Zuwachserscheinungen in der That nur in sofern

1) l. c. p. 444.
2) l. c. p. 547.
3) l. c. p. 560.
4) Bot. Ztg. 1855, p. 880.
5) Hanstein, Baumrinde, p. 72, 77.
6) Hanstein, l. c. p. 61. — v. Mohl, l. c. p. 879.
7) Physique des arbres I, p. 37; ausführliche Discussion bei De Candolle, Organographie, I, p. 168.

nachweisbar, als es früher oder später, schneller oder langsamer abstirbt und vertrocknet. Immerhin ist die Möglichkeit einer direct durch den Dickenzuwachs verursachten Veränderung des Markes von vorn herein nicht ausgeschlossen. Denn wenn Holz und Bast an Dicke und Umfang zunehmen und die Aussenrinde dieser Vergrösserung des Umfangs nicht in entsprechendem Verhältniss nachgibt, so wird auf das Mark ein steigender Druck ausgeübt und dieser kann anatomische Veränderungen desselben zur Folge haben. In welchen Fällen und in welcher Form solche eventuell erfolgen können, darüber fehlen Untersuchungen und meist alle sichern Anhaltspunkte, und die Möglichkeiten sollen hier nicht discutirt werden. Dass solche Fälle aber vorkommen, zeigt die mit dem Dickenwachsthum eintretende Formveränderung des Markes der Internodien von Aristolochia Sipho. Das junge, bis jährige Internodium hat annähernd kreisrunden Querschnitt. Um ein ebenso gestaltetes oder im Querschnitt breit elliptisches, gleich den Markstrahlen aus dauernd zart- und weichwandigen Zellen bestehendes Mark steht ein Kreis von 11—13 Blattspurbündeln [1]) ohne Zwischenstränge. Die ihn umgebende Aussenrinde enthält einen starken Sklerenchymring (p. 435) und ist von der sehr festen, zunächst dauernden Epidermis bedeckt. Bei dem im nächsten Jahre ausgiebig anhebenden cambiogenen Dickenwachsthum sind die Gefässbündel ungleich betheiligt. Die in zwei diametral entgegengesetzten Abschnitten des Kreises gelegenen Medianstränge der beiden nächsthöhern Blätter und ihre nächsten Nachbarn wachsen schwächer in die Dicke als die in den zwei anderen Abschnitten gelegenen; in drei die Mitte jedes der letzteren einnehmenden ist die Zunahme am stärksten, sie betrifft vorzugsweise den Holztheil. Während dieses ungleichen Dickenwachsthums tritt in der Gestalt des Gesammtquerschnitts des Internodiums zunächst keine merkliche (später nur unbedeutende) Veränderung ein. Dafür werden die stärker wachsenden Holzstränge mit ihren Innenrändern gegen das Mark gedrängt, die Zellen dieses in Richtung der entsprechenden Querschnittsradien zusammengedrückt, und die Gesammtform des Markes derart verändert, dass sein in der Richtung des bevorzugten Dickenwachsthums liegender Querdurchmesser stetig kleiner wird, während der hierzu senkrechte unverändert bleibt. In dem 5—6jährigen Internodium ist das Mark im Querschnitt nur mehr ein schmaler Streifen, dessen kürzerer Durchmesser kaum $^1/_{10}$ des (ursprünglichen) längern beträgt. Die Ursache dieser Erscheinungen liegt augenscheinlich darin, dass die Rinde eine für das Volumen des zuwachsenden Holzkörpers zu geringe Erweiterung erfährt, diesen durch ihren Widerstand gegen das Mark drängt und dasselbe zusammendrückt. Verwandte Aristolochien verhalten sich durchaus ähnlich.

Wenn auch mit den anatomischen Vorgängen beim Dickenzuwachs nicht gerade in directem causalem Zusammenhang stehend, mag hier noch angeführt werden die Desorganisation des Markes bei den strauchigen, Traganthgummi liefernden Astragalus-Arten.[2]) Sie besteht in der Umwandlung der Cellulosemembranen in einen hochquellbaren Schleim, erstreckt sich von dem Marke aus auch in die Markstrahlen und betrifft hauptsächlich die Zellen der Mitte

1) Vgl. Nägeli, Beitr. p. 82, Taf. VIII.
2) v. Mohl, Bot. Ztg. 1857, p. 33.

letzterer und des Markes, während die an die Holzstränge grenzenden nicht oder weniger verändert werden. Schon in der lebenden Pflanze ist der Schleim in hochgradig gequollenem Zustande vorhanden und wird durch den Druck der resistenten Umgebung in hoher Spannung erhalten.[1]) Bei Verletzung der Umgebung quillt er vor, und an der sich selbst überlassenen Pflanze kann er die Umgebung spontan sprengen und in Form der Stränge, welche zum Traganth des Handels eintrocknen, aus den Rissen treten. Bei manchen Arten, z. B. A. rhodosemius, beginnt die Schleimdesorganisation früh, schon dicht unter der Stammspitze[2]); bei anderen scheint sie erst später einzutreten.

Für das allmähliche Absterben des Marks alter Holzstämme, das Schwinden des Zellinhalts, speciell der Amylumaufspeicherung gilt das Gleiche wie für die Kernholzbildung. Vgl. p. 419 und 526.

In dem Holzkörper sind, abgesehen von den für Aristolochia und Astragalus selbstverständlichen Dislocationen keine durch den Dickenzuwachs direct veranlassten anatomischen Veränderungen bekannt. Ueber die indirect damit zusammenhängende Beeinflussung der Herbstholzbildung durch den Rindendruck vgl. die Bemerkung und Citate p. 516; über die zu diesen Erscheinungen in mindestens sehr zweifelhafter Beziehung stehenden Rückbildungsprocesse im alternden Holze § 154. Die markständigen primären Gefässbündel der hierher gehörigen Formen: Piperaceen, Begonien, Aralien und Umbelliferen, Mamillarien, Melastomaceen (vgl. § 62) erfahren, soviel bekannt, keine secundären anatomischen Veränderungen.

§ 169. Alle nach aussen von der thätigen Cambiumzone gelegenen Theile, also die ganze primäre und jedesmalige secundäre Rinde erleidet nothwendig mit dem fortschreitenden Dickenzuwachs fortschreitende Veränderungen. Dieselben bestehen in

a. Wachsthum vorhandener Gewebeelemente, Neubildung gleichnamiger aus denselben und nachträglicher Metamorphose (p. 5): § 170, 171.

b. Verdrängung, Verschiebung, Zerstörung vorhandener Gewebe: § 172, 173.

c. Neubildung ungleichnamiger Gewebeformen aus vorhandenem Periderma: § 174—179.

Der unter a bezeichnete Process betrifft nur die Zellengewebe: Epidermis und Parenchym.

§ 170. Die Epidermis wird in der Mehrzahl der Fälle ausgiebigen Dickenwachsthums unter Kork- oder Borkebildung frühzeitig zerstört, wie unten weiter ausgeführt werden wird. Es fehlt jedoch nicht an Stämmen mit schwachem sowohl wie mit sehr ausgiebigem Dickenwachsthum, wo sie diesem durch eigenes Wachsthum während längerer Dauer folgt. So bei vielen krautigen Pflanzen und den Gehölzen mit glatter grüner Rindenoberfläche, so lange letztere vorhanden ist. Die genannte Beschaffenheit der Oberfläche hat eben ihren Grund in der Persistenz der Epidermis, deren safterfüllte Zellen die Farbe des subepidermalen Chlorophylls durchscheinen lassen. Von Stämmen und Aesten mit ausgiebigem Holzzuwachs, welche die Epidermis mindestens einige

1) Flückiger and Hanbury, Pharmacographia, p. 153.
2) Graf zu Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1874, p. 69.

Jahre behalten, sind als Beispiele zu nennen: Viscum album [1]), Ilex-Arten, die immergrünen Jasminen, Menispermum canadense, Aristolochia Sipho und Verw., Sophora japonica, Negundo u. v. a. Bei Acer striatum ist selbst an fussdicken, 40- und mehr Jahre alten Stämmen die lebende und dem Wachsthum folgende Epidermis noch grösstentheils erhalten.

Die langlebigen Epidermen der bezeichneten Holzgewächse sind von Anfang an mit dicken, stark cuticularisirten, zum Theil reichlich wachshaltigen und Wachs abscheidenden Aussenwänden versehen (vgl. p. 84, 87.) Ihr ursprünglicher Bau erleidet während des Wachsthums relativ unbedeutende Veränderungen. Diese bestehen in steigender Verdickung der cuticularisirten Aussenwände, deren von der Cuticula bedeckte Oberfläche meist glatt bleibt, bei Acer striatum, auch bei Negundo und Sophora japonica, in dem Maasse als die Verdickung fortschreitet, Risse erhält, welche in die äusseren, dem Wachsthum nicht folgenden Cuticularschichten von aussen her eindringen und diese successive in abbröckelnde Fragmente zersplittern. Bei Acer striatum fallen die Risse auf die unten zu besprechenden Dilatationsstreifen der Aussenrinde; und auf den durch das Einreissen frisch blosgelegten Flächen findet jedesmal neue Ausscheidung von Wachsstäbchen statt, von welchen die weisse Streifung der Rindenoberfläche herrührt [2]). Zu diesen Veränderungen kommt hinzu, dass die wachsenden Epidermiszellen, in dem Maasse als sie in Richtung des Umfangs grösser, also breiter werden, sich successive theilen durch Wände, welche zu ihrem Breitendurchmesser und zur Oberfläche senkrecht stehen und der Innenfläche der ursprünglichen Wand aufgesetzt sind. Diese successive Vermehrung der Epidermiszellen findet in dem Verhältniss statt, dass die durchschnittliche Breite und Gesammtform der einzelnen Zellen annähernd gleich bleibt oder nur unbedeutende Veränderungen erfährt. Die Epidermiszellen des 200^{mm} dicken Stammes von Acer striatum z. B. sind kaum doppelt so breit als die des einjährigen Triebes von 5^{mm} Durchmesser.

§ 171. Parenchym bildet die Hauptmasse der primären Aussenrinde, die Markstrahlen verschiedenen Grades in der Bastschicht, und die Parenchymgruppen in den Strängen der letzteren. Bis zu dem eventuell eintretenden, in manchen Fällen ganz ausbleibenden Abwurf einer Rindenzone durch Borkenbildung, von welchem unten die Rede sein wird, folgt es in allen diesen Theilen dem cambiogenen Zuwachs, indem es mitwächst; der Parenchymmantel der Aussenrinde nimmt successive an Weite, die Markstrahlen des Bastes und die parenchymatischen Elemente der Stränge in centrifugaler Richtung an Breite zu (Fig. 214, p. 543). An dieser, kurz zu sagen Dilatation des Parenchyms sind in dem Baste die einzelnen Abschnitte desselben nicht immer in demselben Maasse betheiligt. Fasst man extrem verschiedene Fälle ins Auge, so erfolgt in dem einen die Dilatation des gesammten Bastparenchyms in annähernd gleichem Verhältniss in dem Maasse als jede Ringzone nach aussen rückt. In allen Radialstreifen, also am deutlichsten den Markstrahlen aller Grade, nehmen in centrifugaler Richtung die Parenchymzellen gleichmässig und ganz allmählich an Breite zu. Die dazwischen liegenden ungleichnamigen Gewebe, welche nicht

1) v. Mohl, Bot. Ztg. 1859, p. 593.
2) Details vgl. Bot. Ztg. 1871, p. 605 ff.

mitwachsen, speciell Siebröhren und Bastfasern, rücken hierdurch gleichmässig aus einander, je weiter vom Cambium entfernt, um so mehr. So z. B. bei Salix fragilis und Verw., Punica, Rhamnus Frangula [1]), Spiraea ulmifolia, Pirus communis, Aesculus. In dem andern extremen Falle ist die Dilatation ungleich in den einzelnen Radialstreifen des Querschnitts; null oder unbedeutend in den Strängen, vorwiegend thätig in den sämmtlichen Parenchymstrahlen oder einem Theil derselben. Zwischen den Seitengrenzen dieser dilatirten Strahlen bleibt die Anordnung und seitliche Entfernung sämmtlicher Gewebeelemente annähernd gleich. Dieses Verhalten findet sich erstlich bei einer Reihe von Stämmen, welche nach dem p. 469 beschriebenen Typus aufgebaut und deren grosse Markstrahlen breit, vielreihig sind: Menispermum-, Aristolochia-, Piperaceen-Stämme; die Dilatation wird hier wenigstens zum grössten Theil durch die grossen Markstrahlen zu Stande gebracht und zwar sind diese sämmtlich und in ihrer ganzen Höhe annähernd gleichmässig an ihr betheiligt; die Baststränge bleiben daher in Form und Anordnung den Siebtheilen der ursprünglichen Gefässbündel ähnlich, aus deren Weiterbildung sie hervorgegangen sind. Ganz unbetheiligt bei der Dilatation sind sie übrigens nicht, vielmehr findet eine geringe Verbreiterung ihrer parenchymatischen Elemente und hierdurch des ganzen Stranges auch hier statt. Sodann gehören hierher Tilia und andere mit ähnlich gruppirtem Baste versehene Gehölze. In jungen Trieben von Tilia ist der Holz- und Bastring von zahlreichen, bis zum Marke reichenden grossen Parenchymstrahlen durchsetzt, die meisten derselben sind einreihig, manche, z. B. bei vorliegenden Zweigquerschnitten von T. parvifolia wechselnd je der 7te, 9te, 4te u. s. w. zwei- bis dreireihig; und zwar letzteres wenigstens in der Cambiumgrenze, manchmal bis zum Marke, manchmal bevor dieses erreicht wird, einreihig werdend. Die Dilatation beginnt in den 2—3reihigen Strahlen; was von Strängen und Strahlen zwischen diesen liegt, nimmt an derselben zunächst keinen Antheil. Mit fortschreitender Dickenzunahme betheiligen sich dann immer mehr der ursprünglichen einreihigen Strahlen an der Dilatation. Später kommen successive kleine secundäre Strahlen hinzu. Sobald ein Strahl an der Dilatation Theil nimmt, ist er in der Regel an der Cambiumgrenze zwei- bis mehrreihig. Folge dieser Erscheinungen ist die anfängliche Sonderung der Bastschicht in jene vielbeschriebenen [2]), im Querschnitt cambiumwärts verbreitert-keilförmigen Gruppen von Strängen und mit ihnen abwechselnden, in umgekehrtem Sinne verbreiterten Strahlen, und die alsdann successive eintretende Spaltung der ersten Stranggruppen in zahlreichere schmälere, durch Strahlen getrennte. Die Zahl der Gruppen in einem Querschnitt steigt z. B. bei gerade vorliegenden Zweigen von T. argentea von 45 an einem 6^{mm} dicken Internodium auf 138 an einem 28^{mm} dicken. Zur Vervollständigung dieser zunächst nach dem Querschnitt gegebenen Darstellung ist hinzuzufügen, dass die Markstrahlen beträchtlich hoch — die grösseren über 100 Zellen — und ihre Enden rings um den Stamm in den verschiedensten Querschnitten gelegen sind; und dass die Dilatation in jedem Strahl ohngefähr in der Mitte seiner Höhe beginnt und von hier nach oben und unten fortschreitet.

---

1) Vgl. Berg, Atlas Taf. 39, 40.

2) Vgl. z. B. Schacht, Der Baum, p. 198. Lehrb. II, 50. — Hanstein, Baumrinde, Taf. I.

Ganz ähnliche Erscheinungen wie im Lindenbaste kehren bei vielen anderen Pflanzen, in Gliedern verschiedenen Werthes wieder. So in Stamm und Aesten von Hibiscus syriacus, Pterocarya, Galipea officinalis, in den parenchymreichen Wurzeln von Umbelliferen (Archangelica, Levisticum etc.), Glycyrrhiza u. a. m.[1]).

Intermediäre Fälle zwischen den einerseits durch Salix fragilis, Spiraea ulmifolia, Punica, andrerseits durch Tilia, Menispermum repräsentirten extremen, bei welchen jeder Querschnitt stärker und schwächer dilatirte Radialstreifen des Bastes in mancherlei Abstufungen zeigt, sind nach dem Mitgetheilten von vornherein zu erwarten. Beispiele liefern die in Fig. 214, p. 543 dargestellte Sparmannia africana mit zahlreichen stark dilatirten Strahlen und schwächer dilatirten in den durch sie begrenzten Abschnitten; ferner in mannichfacher Abstufung die China-Rinden, Croton Eluteria, Simaruba officinalis, Cinnamomum zeylanicum etc.[2]).

In dem Bau der dilatirten Parenchymmassen tritt zunächst die nach Gesagtem selbstverständliche Zunahme des tangentialen Durchmessers, der Breite, sämmtlicher an der Dilatation betheiligten Zellen hervor. In dem Maasse jedoch als die Breite zunimmt, erfolgen successive radiale Zweitheilungen, durch welche die ursprüngliche Zellenbreite annähernd wieder hergestellt, die Zahl der Zellen jeder Tangentialreihe entsprechend vermehrt wird. Auch in der Endodermis der p. 129 und 432 genannten Stämme und der Wurzeln finden diese Erscheinungen statt, so lange sie nicht durch Abwurf von dem Wachsthum ausgeschlossen wird. Eine Zunahme der durchschnittlichen Breite der einzelnen Zelle findet, nach Schätzung, allerdings statt. Sie scheint rasch auf eine annähernd constante Grösse zu steigen und diese dann durch successive Theilungen zu erhalten, so dass also die Zellen der gleichen Schicht im fussdicken Stamm nicht breiter, wohl aber entsprechend zahlreicher sind als im fingerdicken. Das endliche constante Durchschnittsmaass übertrifft das ursprünglich, beim Beginn des secundären Dickenwachsthums vorhandene relativ wenig, es beträgt nach Schätzung wohl kaum mehr als das 2—3fache dieses. Genaue Messungen sind noch vorzunehmen. Theilungen in anderer als radialer Richtung, also Vermehrung der concentrischen Lagen des Parenchyms treten, wenigstens bei der vorzugsweise untersuchten Rinde der Gehölze und abgesehen von der Peridermbildung nur in besonderen, nachher zu erörternden Fällen (§ 172) ein; ob vielleicht auch in manchen fleischigen Wurzeln, ist noch zu untersuchen.

Der Bau der Zellwände und des Inhalts, der periodische Wechsel des Amylumgehalts des letztern u. s. w. bleibt in der Hauptmasse des Parenchyms während der Dilatationsveränderungen im Wesentlichen der gleiche, für bestimmte Fälle zeitlebens, für andere eine Zeit lang. Früher oder später können aber Veränderungen eintreten und zwar a) Dilatationsveränderungen der collenchymatischen Hypodermschichten (p. 420), b) nachträgliche Sklerosen.

Die collenchymatischen Hypodermschichten von Stamm- und Zweigrinden der Holzgewächse folgen der Dilatation immer eine Zeit lang

1) Vgl. Berg, Atlas, Taf. 37, 6, 8, 9.
2) Berg, l. c. Tab. 29—38.

ringsum gleichförmig unter Erhaltung ihres anfänglichen charakteristischen Baues; vielfach setzt sich dieses Verhalten, so lange sie nicht durch Borkenbildung abgeworfen werden, gleichförmig fort; ob ihre Wände dabei manchmal mit fortschreitender Dehnung an Dicke etwas abnehmen, ist näher zu untersuchen. In einigen, durch weitere Beobachtungen wohl zu vermehrenden Fällen, nämlich bei Tilia, Acer striatum, Aesculus findet ein anderes Verhalten statt. An einzelnen Stellen sieht man die Collenchymzellen erheblich stärker in die Breite wachsen als in den dazwischen liegenden, und ihre ganzen Wände, sowohl die ursprünglich vorhandenen als die neu zuwachsenden Stücke, an Dicke beträchtlich abnehmen. Dieselben erhalten dauernd das Ansehen dünner Cellulosewände und sind hierdurch von den benachbarten dicken, glänzenden collenchymatischen scharf verschieden. Hiermit ist wenigstens bei Acer striatum eine für das blosse Auge anscheinende Verminderung des Clorophyllgehalts verbunden. Der Prozess beginnt an wenigen kleinen Stellen eines Querschnitts, dehnt sich von diesen in die Breite aus und ergreift neue, zwischen den ersten liegende. Das dickwandige Collenchym wird auf diese Weise in immer kleinere, inselartig zwischen dem veränderten liegende Stücke zertheilt und verschwindet zuletzt, indem diese von dem Umwandlungsprocess auch ergriffen werden. Bis letzterer eintritt, erscheint die Aussenrinde von den veränderten Streifen durchsetzt, welche ich früher schon Dilatationsstreifen genannt habe [1]). Ihr Auftreten zeigt eine ungleiche Betheiligung abwechselnder Streifen der Rinde bei der Dilatation an, welche in noch näher zu studirenden ungleichen mechanischen Verhältnissen ihren Grund finden wird. Bei Tilia entsprechen die ersten Dilatationsstreifen der Aussenrinde genau den bevorzugt dilatirten Markstrahlen; bei Acer striatum fallen sie öfters über die von Parenchym erfüllten Zwischenräume zwischen den äussersten Bastfaserbündeln, haben diese Stellung jedoch nicht genau und beständig.

In den peripherischen, dem ursprünglichen Collenchym entsprechenden Lagen bleibt die Verbindung der Zellen — abgesehen von den localen Unterbrechungen durch die später zu beschreibenden Lenticellen eine dichte, annähernd lückenlose. In dem innern lacunösen Theil der Aussenrinde wachsen die ursprünglich vorhandenen Lücken in Richtung der Dilatation. Fernere, oft weitgehende Continuitätstrennungen können sich, in Folge von Dehnung, Zerrung und Druck, welche die Gewebe beim Dickenwachsthum erleiden, sowohl in der bezeichneten Region bilden, als auch, wenngleich seltener, in den tiefer gelegenen Bastschichten. In dem Maasse als die Aussenrinde ursprünglich lacunös wär, wird sie daher nach vorgeschrittener Dilatation von mehr und mehr breiten spaltförmigen Lücken durchsetzt und oft in unregelmässige concentrische Lamellen zerklüftet, z. B. Prunus-; Pirus-Arten, Aesculus u. a. m. Aehnliche lamellöse Zerklüftung zeigt die Bastzone z. B. bei Berberis, Mahonia. In dem Baste treten hierzu in manchen Fällen, zumal bei den Prunus-Arten, radiale, nach Aussen an Weite zunehmende Spalten längs der Seitengrenzen der Markstrahlen, weil die Zellen dieser, unter einander meist im Verbande bleibend, in viel geringerem Verhältniss als die übrige Rinde in die Breite wachsen und daher eine Trennung in den seitlichen Grenzflächen zwischen Strahlen und Strängen eintritt.

1) Bot. Ztg. 1871, p. 605.

Nachträgliche Sklerose ist die Erscheinung genannt, dass einzelne Zellen des Parenchyms oder bestimmte Gruppen solcher nach geschehener Gewebedifferenzirung in sklerenchymatische Beschaffenheit übergehen, ihre verholzenden Wände auf Kosten des Innenraumes gewaltig verdickend, theils unter ohngefährer Beibehaltung ihrer ursprünglichen Form (kurzes Sklerenchym, Steinsklerenchym), theils unter erheblichen Gestalts- und Grössenveränderungen (vielarmiges Steinsklerenchym).

Diese Erscheinungen kommen vorzugsweisse an lang dauernden Rindenabschnitten von Gehölzen vor, bei den einen in höchst ausgiebigem Maasse, bei andern weniger oder gar nicht. Der thatsächliche Bau und die Festigkeit älterer Rinden werden durch sie im hohem Grade beeinflusst. So auffallend und so vielfach beschrieben diese Bildungen übrigens auch sind, so ist doch ihre Entstehungsgeschichte genauerer Untersuchung noch sehr bedürftig.

Der specielle Ort dieser Steinbildungen ist erstlich, und auch der Zeit nach gewöhnlich zuerst die Grenzzone zwischen Aussenrinde und Bastschicht. Bei zahlreichen Gehölzen, welche in dieser Zone Sklerenchymfasern — die den primären Gefässbündeln entsprechenden Bastfasern — bilden, wird eine diese zum geschlossenen Ringe verbindende ein- bis mehrschichtige Parenchymzone zu Steinsklerenchym. Es entsteht hierdurch ein aus Faserbündeln oder zerstreuten Fasern und kurzem Sklerenchym gemischter, die bezeichnete Grenzzone durchziehender Ring, welcher entweder frühzeitig vollständig geschlossen ist (z. B. Cinnamomum zeylanicum, Fagus) oder stellenweise durch zartwandiges Parenchym längere Zeit, selbst Jahre lang unterbrochen bleibt (z. B. Betula alba). Beispiele für dieses Auftreten des gemischten Sklerenchymrings sind, ausser den genannten, Quercus pedunculata, Suber, Carpinus, Corylus, Fraxinus excelsior, Juglans regia, Gymnocladus canadensis, Koelreuteria, Negundo, Laurus nobilis, Cinnamomum-Arten u. v. a. Bei Fraxinus excelsior kann später in dem secundären Baste ein in seiner Zusammensetzung dem ersten ähnlicher gemischter Sklerenchymring zu Stande kommen.

Bei Fagus silvatica, Quercus Suber u. a. hat der erste Sklerenchymring frühzeitig gegen die grösseren Markstrahlen gerichtete Vorsprünge. Am einjährigen Triebe des erstgenannten Baumes zeigt er vor jedem grossen Markstrahl eine Einbuchtung des hier befindlichen, die Faserbündel verbindenden, aus Steinelementen bestehenden Abschnitts, welche leistenartig bis gegen die Cambiumgrenze nach innen vorspringt. Mit fortschreitendem Dickenzuwachse bleiben diese einspringenden Sklerenchymleisten nicht nur erhalten, sondern nehmen in radialer Richtung derart zu, dass sie vor jedem Markstrahl über die zwischen Holz- und Baststrängen verlaufende Cambiumgrenze hinaus ins Holz eindringen. Die Cambiumgrenze ist daher an den bezeichneten Markstrahlen tief und scharf eingebuchtet. Die in der Einbuchtung vom Cambium abgeschiedenen Rindenmarkstrahlelemente werden sofort sklerenchymatisch, es ist daher eine Sklerenchymleiste in die Bucht eingepasst. An den später successive entwickelten Markstrahlen tritt das gleiche Verhalten ein, nur mit dem Unterschiede, dass ihre Sklerenchymleisten nicht bis zum äussern Ringe sich fortsetzen. Sprengt man die Rinde älterer Stämme in der Cambiumgrenze vom Holze ab, so ragen auf ihrer Innenfläche die harten Markstrahlleistchen wie kleine Kämme vor.

Ohne ursprünglichen Zusammenhang mit dem gemischten [Sklerenchym-

ring kommen solche in die Markstrahlen einspringende Sklerenchymleisten bei Platanus und Casuarina vor. Sie stellen den zweiten Fall örtlich bestimmter Steinsklerenchymbildung dar.

Drittens endlich nehmen an der Sklerose Theil Zellen, welche in allen Theilen der Aussenrinde und des secundären Bastes zerstreut sein können. Sie finden sich theils vereinzelt im weich bleibenden Gewebe, z. B. im äussern Theil des 6jährigen Bastes von Punica Granatum; zerstreute riesige Sklerenchymelemente (p. 152) in dem Bast der Wurzel desselben Baumes; »Steinzellen« in der äussern Rinde der Cinchonen, Simaruba u. a. m. Anderntheils bilden sie grössere, in das weiche Gewebe eingesetzte Gruppen, Nester, Ringabschnitte u. s. w., deren Zahl und Grösse in ältern Rindentheilen derart zunehmen kann, dass sie die Hauptmasse bilden und dass die alte Rinde von Hartig anschaulich Steinborke genannt wird. Casuarina, Platanus, Quercus-, Betula-, Fraxinus-, Acer-Arten, die Weisstanne, auch Aesculus Hippocastanum, vor allen Fagus silvatica sind als exquisite Beispiele hierfür zu nennen.

Die beschriebenen Sklerose-Erscheinungen treten an den Holzgewächsen theilweise in unmittelbarem Anschluss an die erste Gewebedifferenzirung, mit dem ersten Beginn secundären Dickenwachsthums ein, es würden diese Fälle, zumal die Bildung der Sklerenchymringe an der Grenze der Aussenrinde, nicht bei den nachträglichen Bildungen betrachtet werden können, wenn sie für sich allein ständen. An dieselben schliessen sich aber andere so unmittelbar an, dass sie in der Betrachtung kaum getrennt werden dürfen, und diese betreffen Gewebelemente, welche oft Jahre lang einem bestimmten differenzirten Gewebe, nämlich dem Parenchym, angehört haben und dann erst von der Sklerose ergriffen werden. Der erste Sklerenchymring der Buche wird in der ersten Vegetationsperiode allerdings angelegt, er nimmt aber, in dem Maasse als er beim Dickenwachsthum nach aussen rückt, jedes Jahr an Masse zu, indem sowohl solche Parenchymzellen, welche ihm aussen angrenzen, als auch andere, welche zwischen seine Elemente, in nachher zu erörternder Weise, eingeschoben werden, successive der Sklerose verfallen. Die von ihm entspringenden Markstrahlleisten werden durch den gleichen Process immer breiter, je weiter sie nach aussen rücken. Aehnlich verhält sich nach Mohl und Sanio[1]) der gemischte Sklerenchymring von Quercus Suber. In dem secundären Baste der Buche, der Weisstanne u. a. Bäume fehlen die sklerotischen Elemente mindestens 1—2 Jahre lang. In dem Maasse als eine Zone nach aussen rückt, treten sie dann in wachsender Zahl auf. Die Aussenrinde der Buche, der Rosskastanie, der Weisstanne ist im ersten und oft wohl mehrere Jahre hindurch von Sklerenchym frei, in späteren Jahren reichlich von demselben durchsetzt. Aehnliche Verhältnisse gelten für Aussenrinde und Bastschicht von Drimys Winteri und vielen anderen.

Soviel nach den vorliegenden Daten ausgesagt werden kann, gehören die Elemente, welche von der nachträglichen Sklerose betroffen werden, wie oben angegeben ist, immer dem Parenchym an; sie haben eventuell Jahre lang als Parenchymzellen functionirt. Ihre Form und Grösse scheint in vielen Fällen (z. B.

1) v. Mohl, Verm. Schr. p. 220. — Sanio, Pringsh. Jahrb. II, 73.

Rinde von Fagus) mit der eintretenden Sklerose nicht wesentlich verändert zu werden; in anderen tritt gleichzeitig mit dem Beginn dieses Processes erhebliches Wachsthum und Gestaltveränderung ein. Am auffallendsten bei den vielarmig verzweigten und mit ihren Armen fest verschränkten, gleichsam verfilzten Sklerenchymelementen von Abies pectinata, welche, soweit bekannt, aus ursprünglich polyedrischen oder prismatischen Parenchymzellen sowohl der Aussenrinde als des secundären Bastes hervorgehen.

§ 172. Die Siebröhren, Milchröhren, sklerenchymatischen Elemente, Krystall- und sonstige Sekretschläuche sind von ihrer Differenzirung an weiteren Wachsthums unfähig. Sie verhalten sich bei der Dilatation passiv und werden durch diese aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben. Auch die längsverlaufenden Sekretkanäle nehmen an der Verschiebung Theil, gewöhnlich unter Erweiterung durch die Dilatation ihrer nächsten Umgebung. Soweit der Dilatationsprocess allein wirkt, besteht die Verschiebung in einem fortschreitenden seitlichen Auseinanderrücken genannter Elemente, resp. der Stränge, zu welchen sie vereinigt sind, und der Canäle. Wird, wie häufig der Fall, durch die Elasticität der jeweils oberflächlichen Rindenschichten, z. B. Epidermis, Aussenrinde, Periderm, der Dilatation Widerstand geleistet, so treten zu jenen einfachen Dilatationsverschiebungen andere hinzu, deren nach den Einzelfällen mannichfaltige Specialformen nicht näher beschrieben zu werden brauchen.

Die resistenten, sklerenchymatischen Elemente, auch die Krystallschläuche erleiden hierbei keine wesentliche Veränderung ihres Baues. Die mit weichen Wänden versehenen, speciell die Siebröhren, auch manche lange Secretschläuche erfahren gleichzeitig mit der Verschiebung Veränderungen, welche im Allgemeinen in Schwinden des Inhalts und Zusammensinken der Wände bestehen und in Kürze als Obliteration bezeichnet werden können. Da diese unter dem Zusammenwirken des in tangentialer und radialer Richtung erfolgenden, von der Dilatation und dem Widerstand der Oberfläche herrührenden Drucks geschieht, so liegt es nahe, in diesem die Ursache der Obliteration zu finden. Es fragt sich jedoch, ob nicht eine vom Druck unabhängige Veränderung der obliterirenden Organe, speciell ihres Inhalts die primäre und der Druck nur eine mitwirkende Ursache der Erscheinung ist.

Die obliterirten Siebröhren erscheinen bis zum Schwinden ihres Lumens von den Seiten her zusammengedrückt. Ihr Bau, auch der der siebtragenden Gliedenden, wird undeutlich, bis zur völligen Unkenntlichkeit; ihre Wände erscheinen wie leicht aufgequollen, doch liegen keine Messungen vor, welche eine Quellung wirklich erweisen. Wo die Röhren einzeln stehen, sind sie nach dem Zusammensinken leicht zu übersehen, sie scheinen auf den ersten Blick ganz verschwunden. Wo sie zu grösseren Gruppen zusammengestellt sind, erscheint die Gesammtheit ihrer Membranen auf Durchschnitten, zumal Querschnitten, wie eine homogene, gelatinöse (trocken knorpel- oder hornartige) Masse, in welcher die comprimirten Lumina als enge krumme Spalten oder Striche, die ursprünglichen Seitengrenzen als undeutliche Linien sichtbar sind. Aehnliches wurde schon p. 338 für die Erstlingssiebröhren der Gefässbündel beschrieben und in Fig. 158, p. 349 dargestellt. — Da sich die beschriebene Erscheinung oft anscheinend gleichförmig über den ganzen Querschnitt einer grösseren Siebröhrengruppe erstreckt, so ist zu untersuchen, inwieweit auch

die ursprünglich die Röhren begleitenden (Cambiform-) Zellen an der Obliteration betheiligt sind.

Obliterirte Siebröhrengruppen sind von Wigand[1]) als »Hornbast« beschrieben, ihr Ursprung und ihre Bedeutung von Rauwenhoff[2]) klar dargestellt werden.

Die Obliteration der Siebröhren beginnt in den ältesten äusseren Rindenzonen und schreitet mit der Dilatation in centripetaler Richtung fort. Sie scheint je nach dem Einzelfall mehr allmählich oder plötzlich einzutreten, worüber noch nähere Untersuchungen anzustellen sind.

Die Obliteration von Secretschläuchen wird von Vogl[3]) für die grossen Schläuche von Cinchonenrinden angegeben. Dieselben verlieren anscheinend ihren ursprünglichen Inhalt und collabiren und die hierdurch entstehende Lücke wird durch Wucherung der umgebenden, sich theilenden Parenchymzellen, selbst bis zum Schwinden der Schlauchwand, ausgefüllt.

Es ist schon gesagt worden, dass die bei der Dilatation passiven Elemente beim Auseinanderrücken, wenn sie zu Strängen vereinigt sind, in der ursprünglichen festen Verbindung mit einander bleiben. Bilden sie dagegen, wie für das Sklerenchym thatsächlich oft der Fall ist, geschlossene Ringschichten, so werden diese gesprengt. Die Trennung des Zusammenhangs geht dabei durch die Grenzflächen der Elemente. Sowie dieselbe an der Aussenfläche eines Sklerenchymrings irgendwo beginnt, wölben und schieben sich angrenzende Parenchymzellen in die Lücke und füllen diese aus. Sie behalten alsdann entweder die Eigenschaften von Parenchymzellen, wachsen und theilen sich in dem Maasse, als die Lücke mit fortschreitendem Dickenwachsthum weiter wird, oder sie erfahren nach der Einschiebung alsbald Sklerenchymmetamorphose: der ursprüngliche Ring wird durch eingeschobene kurze Steinelemente, wie oben beschrieben, ergänzt.

Letzteres Verhalten findet sich bei den Stein- oder gemischten Sklerenchymringen, welche, wie z. B. bei der Buche, ohne Wachsthum der einmal vorhandenen sklerotischen Elemente immer geschlossen bleiben, während ihr Umfang dauernd zunimmt. Das erstere kann bei denselben Ringen eintreten und findet sich besonders bei Fasersklerenchymringen, wo diese nicht, wie meistens der Fall ist, frühzeitig durch innere Peridermbildung abgestossen werden, z. B. dem mächtigen Faserring von Aristolochia Sipho, starken Laubstengeln von Gypsophila altissima, in geringem Grade auch in alten starken Kürbisstengeln. Zumal bei genannter Aristolochia wird der Ring zuerst an den vor den bevorzugten Dilatationsstreifen stehenden, dann an immer zahlreicheren anderen Stellen gesprengt und in immer kleinere, schliesslich oft nur aus einzelnen losgetrennten Fasern bestehende Abschnitte zerklüftet, und der Raum zwischen diesen durch zartwandiges, der Dilatation folgendes Parenchym ausgefüllt. Auch hier kann übrigens durch nachträgliche Sklerose eine streckenweise Ergänzung des Rings mittelst kurzen Steinsklerenchyms eintreten.

§ 173. Zu den allgemein verbreiteten Erscheinungen der Verschiebung

---

1) Pringsheim's Jahrb. III, 118.

2) Nederlandsch Kriudk.-Archief, V, p. 23. Vgl. auch dess. Verf. in den Ann. sc. nat. 4. Sér. XV u. anderen Orten abgedrucken Aufsatz Sur les caractères et la formation du liége etc.

3) Die Chinarinden d. Wiener Grosshandels, p. 12.

und Obliteration treten in besonderen Fällen Desorganisationsprocesse hinzu und diese können sich über Gewebe jeder Art ausdehnen. In der Rinde der Amygdaleen, z. B. Prunus avium, werden Gewebegruppen wechselnd grosser Ausdehnung desorganisirt und in gummi- und bassorinerfüllte Lücken verwandelt, aus welchen der quellende Inhalt, das Kirschgummi, zuletzt durch die berstende Rindenoberfläche austritt. Nach Wigand's Angabe [1]) sind es in der Rinde vorwiegend die obliterirten Siebröhren, von welchen diese Desorganisation ausgeht, um sich dann auch über ungleichnamige Gewebe auszudehnen. Andrerseits sind allerdings auch letztere, insbesondere als anormal bezeichnete Gruppen dickwandiger Parenchymzellen Ausgangsorte der Gummidesorganisation. Ueber die sehr mannichfaltigen Einzelerscheinungen, welche zum grössten Theil in das Gebiet der Pathologie gehören dürften, vgl. Wigand's Beschreibung.

In der älteren Rinde mancher Coniferen treten, ausser den protogenen Harzbehältern (p. 456) und zum Theil als Ersatz dieser, wenn sie durch Borkebildung verloren gehen, die von Mohl [2]) Harzlücken genannten, balsamerfüllten Behälter auf, wohl immer lysigen, in Folge einer Desorganisation bestimmter Gewebegruppen. Unter den von Mohl untersuchten Abietineen unterbleibt ihre Bildung vollständig bei manchen Arten, nämlich Pinus silvestris, nigricans, Abies excelsa und pectinata; sie treten auf bei Larix europaea, Abies sibirica, Pinus Strobus, bei ersterem Baume schon im ersten, bei den beiden andern in den untersuchten Fällen erst vom 8.—10. Lebensjahre an. Ihr Sitz ist zunächst und bei Larix und Abies sibirica nur die parenchymatische Aussenrinde, bei P. Strobus auch der Bast. Mit den Jahren nehmen sie an Zahl und die vorhandenen an Grösse zu; der Querdurchmesser wird z. B. von Mohl bei Larix europaea für eine junge, einjährige auf wenig über $^1/_{10}{}^{mm}$, für eine 18jährige auf fast 1^{mm} angegeben. Die Form dieser Lücken ist bei den genannten Bäumen nach Mohl ursprünglich ohngefähr kugelig und geht später in eine linsenförmig quergezogene über. Ihre Entstehung und Vergrösserung durch Auflösung bestimmter Gewebegruppen ist zwar nicht ausführlicher beschrieben, aber kaum zweifelhaft, zumal nach Wigand's Angabe [3]), derzufolge sie im Baste von Pinus Strobus aus der Auflösung von Gewebegruppen hervorgehen, welche sowohl obliterirte Siebröhren als Parenchym als Steinsklerenchym enthalten.

Der von Wigand für Pinus Strobus angegebene Entstehungsmodus gilt unzweifelhaft für die harzerfüllten Lücken, welche in Form längsverlaufender, soviel ausgesagt werden kann, blind endigender Kanäle in dem älteren Baste von Cupressineen (Juniperus communis, Thuja, Biota, Cupressus spec., vgl. p. 458) auftreten. Ihre Bildung beginnt hier [4]) an nicht näher zu bezeichnenden Orten der noch turgescenten, auch noch nicht obliterirte Siebröhren führenden älteren Bastzonen mit dem Auftreten von Harz in einzelnen, sonst unveränderten Parenchymzellen, sowohl der Stränge als der Markstrahlen; durch Vermehrung der Harzmenge und successive Auflösung der vielleicht selber Material zur Harzbildung liefernden Membranen entsteht dann die harzerfüllte Lücke, und diese wird erweitert durch Ausdehnung des gleichen Processes auf

1) l. c. p. 130.
2) Bot. Ztg. 1859, 333.
3) l. c. 166.
4) Frank, Beitr. p. 122.

immer grösseren Umkreis und über alle umgebenden Gewebeelemente des Bastes, Siebröhren und Fasern nicht ausgenommen. An den den Gang begrenzenden Parenchymzellen tritt bei Juniperus beträchtliche Vergrösserung in radialer Richtung, papillöse Vorwölbung nach dem Gange zu, öfters auch einzelne Theilungen durch tangentiale Wände ein.

Periderma.[1])

§ 174. Zu den beschriebenen Veränderungen des wachsenden Rindenmantels treten eingreifendere hinzu mit der Neubildung des phellogenen, d. h. Kork erzeugenden Meristems und seiner Producte. Es dürfte zweckmässig sein, alle diese und ihr Meristem mit ihnen unter einem Gesammtnamen zusammenzufassen und den alten Mohl'schen Namen Periderma, mit Abänderung seiner ursprünglichen Bedeutung, zu wählen. Vgl. p. 121.

Die Peridermbildungen entstehen immer in einer bereits differenzirten Zellenschicht, ihrer Initialschicht, und zwar ist diese die einschichtige Epidermis oder eine in verschiedener Tiefe befindliche subepidermale, einfache Lage von Parenchymzellen, welche der Oberfläche des Theiles annähernd parallel läuft. Sie bestehen aus dem phellogenen Meristem, und den aus diesem hervorgegangenen Geweben: in allen Fällen einer ein- bis vielschichtigen Lage von Korkzellen, Korkgewebe, zu welchem meistens, aber nicht immer phellogenes oder Periderm-Parenchym, Sanio's Phelloderma, hinzukommt.

Wird eine Korkschicht im Innern einer Gewebemasse gebildet, so vertrocknet das ausserhalb derselben befindliche Gewebe, um schliesslich als Borke (Rhytidoma, Mohl) abgestossen zu werden. Borkenbildung ist die unmittelbare Folge innerer Peridermbildung, der Name wird in der Regel für die vertrockneten Gewebe und die angrenzenden Peridermschichten mit einander gebraucht. Mit der Bildung des Periderms steht im nächsten Zusammenhange die der Lenticellen, deren Betrachtung jedoch, wegen einiger Besonderheiten, zunächst ausgeschlossen und erst im § 179 gegeben werden soll.

Der allgemeine Gang der Peridermbildung ist grossentheils schon § 24 angegeben worden. Die initiale Zellschicht wird durch tangentiale Theilungen in eine mehrschichtige Zone verwandelt, deren Elemente theils Meristem bleiben, theils in Gewebe übergehen. So weit und so lange ersteres der Fall ist, haben sie die Fähigkeit, dem Dilatationswachsthum durch Grössenzunahme zu folgen, und ähnlich den Zellen des dilatirten Parenchyms treten in ihnen successive radiale Theilungen auf, durch welche die ursprüngliche durchschnittliche Breite annähernd immer wieder restituirt wird. Hiernach sind alle zum Periderm gehörigen Zellen in radiale Reihen geordnet, deren jede ursprünglich einer der initialen Zellen entspricht und sich successive verdoppeln kann, und bilden ausserdem concentrische (tangentiale) Schichten, s. Fig. 216.

---

1) v. Mohl, Unters. üb. d. Entw. des Korkes und der Borke auf der Rinde der baumartigen Dicotylen. Diss. 1836. — Verm. Schriften p. 212. — Hanstein, Unters. über d. Bau u. d. Entw. d. Baumrinde. Berlin 1853. — Sanio, Vergl. Unters. über d. Bau u. d. Entw. des Korkes. Pringsh. Jahr. II, 39.

In dem Gang der tangentialen Theilungen in einer Initialen und der aus ihr hervorgegangenen Radialreihe unterscheidet man zunächst zwei extreme Formen, welche nach Sanio die centripetale und centrifugale genannt werden; sodann den abwechselnd in centrifugaler und centripetaler Richtung fortschreitenden Gang, welcher allgemein der reciproke heissen möge.

Bei dem centripetalen wird die Initialzelle in zwei Tochterzellen getheilt, die äussere wird Gewebezelle, die innere bleibt meristematisch und setzt den gleichen Process derart fort, dass bei den ferneren successiven Zweitheilungen immer die innerste Zelle meristematisch, die äussere Gewebe wird.

In dem zweiten Falle ist der Gang der umgekehrte. Von den Producten der successiven Tangentialtheilungen bleibt immer die äusserste Zelle meristematisch, die inneren werden Gewebeelemente.

Bei dem reciproken Gange (Fig. 216—218) beginnt die Theilung in der einen der genannten Ordnungen, setzt dann in die andere um und kann hierauf

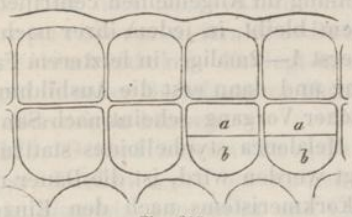


Fig. 216.

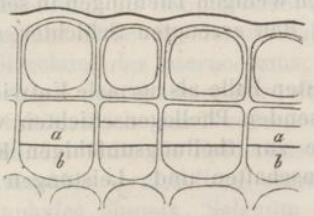


Fig. 217.

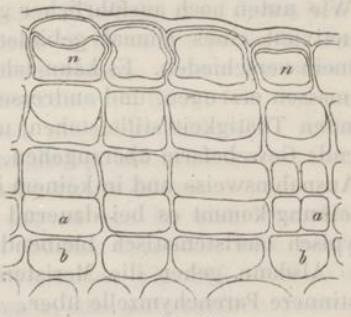


Fig. 218.

abermals in die erste umsetzen. Bei der ersten Entstehung der phellogenen Schichten fand Sanio folgende Fälle des reciproken Gangs:

1) Die zwei ersten Theilungen in centripetaler Folge, dann die innerste Zelle Gewebezelle, die zweitinnere Meristemzelle werdend; nach der dritten Theilung Fortsetzung in centripetaler Folge, vgl. Fig. 216, 217 (»centripetal-intermediäre Folge«);

Fig. 216—218. Querschnitte durch die Zweigoberfläche von Sorbus Aucuparia. Nach Sanio (650). Peridermanfang. Fig. 216. Vier schon einmal tangential getheilte Epidermiszellen, von den beiden rechts die untere abermals in *a* und *b* getheilt. *a* Meristemzelle, *b* Phelloderm. Fig. 217. Weiteres Entwicklungsstadium. *a—a* Meristem; *b—b* Phelloderm. Die den äusseren Epidermiszellhälften entsprechenden Korkzellen haben starke Wandverdickung erhalten. Fig. 218. Noch weiter entwickeltes Stadium. *a—a*, *b—b* wie in voriger Figur. Aussen von *a—a* drei Korkzellschichten, die zwei äusseren mit Wandverdickung; bei *n*, *n* die innere Wandschicht von der Grenzlamelle theilweise abgelöst. Rechts bei *a* beginnt die radiale Theilung einer Peridermreihe.

2) centrifugal beginnend, dann in centripetale Folge umsetzend. Erfolgt letzteres schon bei der dritten Theilung, derart, dass bei dieser die zweitinnere Zelle zur hinfort centripetal getheilten Meristemzelle wird, so nennt Sanio den Vorgang centrifugal-intermediär, findet der Umschlag erst nach späteren Theilungen statt, so nennt Sanio den Gang centrifugal-reciprok.

In späteren Wachsthumsstadien lange thätiger phellogener Meristeme erfolgt das Umsetzen der vorherrschend centripetalen Folge in die centrifugale und die alsbaldige Rückkehr zur centripetalen in den meisten Fällen von Zeit zu Zeit, ohne strenge Regelmässigkeit.

Welches auch der Gang der Theilungen ist, so bleibt fast immer nur eine Zelle jeder Radialreihe, also eine Zellenlage der gesammten Peridermschicht in der die Theilungen fortführenden meristematischen Beschaffenheit; alle anderen Zellen werden, nachdem sie durch Theilung im Meristem entstanden, direct zu Gewebeelementen. Nur bei Philadelphus coronarius[1]) ist hiervon eine Ausnahme sicher beobachtet, indem die Theilung im Allgemeinen centripetal fortschreitet, die innerste Zellenlage Meristem bleibt, in jedem ihrer nach aussen abgeschiedenen Theilungsproducte aber erst 1—2malige (in letzterem Fall centrifugal fortschreitende) Tangentialtheilung und dann erst die Ausbildung ihrer Producte zu Gewebe eintritt. Ein ähnlicher Vorgang scheint nach Sanio auch bei der Bildung der ersten Korklage von Melaleuca styphelioides stattzufinden.

Wie unten noch ausführlicher gezeigt werden wird, ist die Dauer und die Productivität eines einmal gebildeten Korkmeristems nach den Einzelfällen ungemein verschieden. Es kann Jahrzehnte und länger thätig bleiben und Gewebemassen erzeugen, und andrerseits nach wenigen Theilungen in seiner neubildenden Thätigkeit stille stehen, um mit den erzeugten Schichten selbst in dauernde Gewebeform überzugehen.

Ausnahmsweise und in keinem bekannten Falle als normale Entwicklungserscheinung kommt es bei dauernd wachsenden Phellogenschichten vor, dass die typisch meristematisch bleibende Zelle zur theilungsunfähigen Korkzelle wird. Alsdann gehen die Meristem-Eigenschaften und -Leistungen auf die nächstinnere Parenchymzelle über.

Die Entstehung der beiderlei aus dem phellogenen Meristem hervorgehenden Gewebeformen ist, wenn dasselbe andauernd thätig bleibt, derart bestimmt, dass alle auf seiner Aussenseite gebildeten Zellen Korkzellen, alle auf seiner Innenseite gebildeten Phelloderm werden. Rein centripetale Phellogene bilden also nur Korkzellen, reciproke einerseits diese, andrerseits Phelloderm. Dauernd thätige, rein centrifugale Meristeme würden hiernach nur Phelloderm bilden, wenn sie vorkämen. Das Vorkommen des rein centrifugalen Theilungsgangs ist aber beschränkt auf Fälle rasch erlöschender Thätigkeit, und in diesen Fällen werden entweder die inneren der wenigen erzeugten Schichten zu Phelloderm, die äusseren zu Korkzellen (Lonicera Caprifolium), oder gehen alle in Korkzellen über.

Die Zellen der Meristemschicht zeigen im allgemeinen den mit diesem Worte bezeichneten Bau; einzelne Besonderheiten, z. B. Chlorophyllgehalt bei Sambucus nigra, einseitige Wandverdickung bei Salix u. s. w., sind hier kaum

1) Vgl. Sanio, l. c. p. 99.

hervorzuheben. Ihre Form ist die polygonaler Platten, Quer- und Längsschnitt mehr oder minder scharf viereckig, der radiale Durchmesser meist erheblich kürzer als die übrigen.

Die Eigenschaften des phellogenen Rindenparenchyms oder Phelloderms sind in allen wesentlichen Punkten denen des äusseren dichten Parenchyms der Rinde gleich; es zeigt gleich diesem die Erscheinungen der Dilatation und Sklerose. Der einzige durchgreifende Unterschied von diesem besteht in seiner Entstehung als nachträglich von dem phellogenen Meristem aus zugefügte Ergänzung und in seiner aus der Genese folgenden radialen Reihung.

Der Bau der Korkzellen ist § 24, p. 116 behandelt.

Die Veränderungen, welche durch die phellogenen Bildungen in der gesammten primären und secundären Rinde hervorgebracht werden, hängen ab von dem Orte der Entstehung und von der speciellen Beschaffenheit jener. Hiernach sind drei Haupt-Erscheinungen zu unterscheiden, nämlich Oberflächenperiderm-, innere Periderm- und Borkenbildung und Lenticellenbildung. Es liegt in der Natur der Sache, dass diese dreierlei Bildungen in naher Beziehung zu einander stehen und daher auch Uebergänge zu einander zeigen können.

§ 175. Oberflächen-Periderm. Bei den meisten Stämmen holziger Gewächse, Knollen, auch bei einigen wenigen Wurzeln, wie denen von Anisostichus (Bignonia) capreolata und Clusiaceen[1] tritt an die Stelle der Epidermis ein in oder dicht unter ihr entstehendes Periderm, dessen Meristem lange thätig bleibt und als Hauptproduct einen Korküberzug bildet. In den meisten Fällen beginnt diese Peridermbildung schon mit oder bald nach, selbst vor fertiger Streckung des Internodiums; bei den oben p. 551 bezeichneten Gehölzen mit langlebiger Epidermis später, oft erst nach vielen Jahren.

Die Initialschicht des Periderm ist in der an und für sich beträchtlichen Minderzahl der Fälle die Epidermis selbst: Nerium Oleander, Viburnum Lantana, lantanoides, prunifolium, sämmtliche Pomaceen (Fig. 216—218), Virgilia lutea, Staphylea pinnata, Solanum Dulcamara, alle untersuchten Salix-Arten (Sanio), Euphorbia antiquorum,[2] Melastoma cymosum, Centradenia floribunda[3]. Auch die meist erst nach vielen Jahren eintretende Peridermbildung von Acer striatum ist hier zu nennen. Es wird in diesen Fällen nur die ursprüngliche Aussenwand der Epidermiszellen durch die phellogene Schicht abgehoben, gesprengt und allmählicher Abschuppung preisgegeben.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der hierhergehörigen Gewächse ist die zunächst unter der Epidermis gelegene Zellenschicht die für die Peridermbildung initiale (Vgl. Fig. 214, p. 543 und unten, Fig. 223). Die ganze Epidermis über ihr wird gesprengt und abgestossen. Beispiele Platanus, Acer campestre, Abies pectinata, Hakea florida; — Fagus silvatica, Rhamnus Frangula, Quercus Suber, pedunculata, Castanea, Ostrya, Carpinus, Corylus, Betula, Alnus, Ulmus, Juglans, Celtis, Sambucus nigra, Plectranthus amboinensis, Crassula

1) van Tieghem, Ann. sc. nat. 5. Sér. XIII, 258.
2) Schacht, Lehrb. I, 287.
3) Vöchting, Bau etc. d. Melastomeen, p. 49.

tetragona, Acer pseudoplatanus, platanoides, Tilia, Catalpa, Fraxinus, Syringa, Prunus, Amygdalus, Rhamnus-Arten, Viburnum Opulus, V. Oxycoccos, Populus; Medinilla farinosa, Miconia chrysoneura[1]) u. a. m.

Hieran schliesst sich noch das bei Robinia Pseudacacia, Gleditschia triacanthos, Cytisus Laburnum beobachtete Auftreten der phellogenen Theilungen in der zweit- oder drittinnern subepidermalen Zellenlage, wobei dann 1—2 äussere Lagen sammt der Epidermis schon als geringe Borke abgestossen werden.

In dem einfachsten, aber seltneren Falle werden bei diesen Peridermbildungen nur Korkzellen erzeugt und die phellogene Meristemschicht regenerirt durch rein centripetale Theilungsfolge, Phelloderm wird nicht gebildet. So bei Nerium, wo letzteres nie aufzutreten scheint, bei Viburnum lantanoides, wo nach Sanio wenigstens noch am 5jährigen Stamme die Phellodermzellen fehlen. Auch manche Coniferen scheinen kein Phelloderm zu bilden, doch ist dies noch genauer zu untersuchen. Bei den meisten Gehölzen tritt Phelloderm in der normalen Entwickelung auf, sei es unmittelbar nach oder fast gleichzeitig mit den ersten Korkzellen, sei es erst in spätern Entwicklungsstadien, nachdem letztere bereits ausgiebig erzeugt worden sind.

Die im Detail bei Sanio l. c. nachzulesenden Verschiedenheiten in dieser Beziehung richten sich theils nach den Species, theils kommen innerhalb einer Art individuelle, oft deutlich von äussern Ursachen abhängige Abweichungen vor. In ersterer Hinsicht ist für eine Anzahl untersuchter Arten Regel, dass zuerst nur centripetale Theilungen und Korkzellenproduction stattfindet und erst spät, oft nicht vor dem zweiten Jahr eine Phellodermschicht durch eine reciproke, sofort wieder in die centripetale umschlagende Theilung gebildet wird. Letzterer Vorgang kann sich dann in der Folge von Zeit zu Zeit wiederholen. So z. B. bei den meisten Pomaceen, Virgilia, Solanum dulcamara, Hamamelis, Platanus, Acer campestre. Bei der Mehrzahl der untersuchten Formen dagegen ist das Auftreten wenigstens einer Phellodermschicht schon nach den ersten Theilungen Regel, also die Theilungsfolgen, welche Sanio centripetal-intermediär (Aronia rotundifolia, Fagus, Rhamnus frangula), centrifugal-intermediär und centrifugal-reciprok genannt hat. Letztere beiden Folgeordnungen finden sich z. B. bei Staphylea pinnata und sämmtlichen p. 563 unten, nach dem; — genannten Gehölzen.

Für die individuellen Schwankungen beschreibt Sanio in Viburnum Opulus ein exquisites Beispiel. Im Sommer bildet sich hier die erste Peridermschicht centrifugal-reciprok, der Umschlag aus der centrifugalen Folge findet nach 3—5 Theilungen statt. An Internodien, welche ihr Periderm erst später, im September ausbilden, geschieht der Umschlag rascher, schon nach der zweiten Theilung (centrifugal-intermediär), solche Internodien endlich, welche erst im Spätherbst zur Korkbildung gelangen, zeigen rein centripetale Folge. Die hier augenscheinlich vorhandenen Beziehungen zwischen der Abänderung in dem Entwicklungsprocess und den von aussen wirkenden Agentien (Wärme, Licht etc.) sind genauerer physiologischer Untersuchung zu empfehlen. — Mancherlei ähnliche, nicht immer mit äusseren Einwirkungen in Beziehung zu bringende Abänderungen werden von Sanio l. c. mitgetheilt.

Die Menge der Phellodermschichten, welche bei den in Rede stehenden Bildungen entstehen, ist im Verhältniss zu den in gleichem Zeitraum auftretenden Korklagen bei den meisten Arten eine sehr geringe; auf zahlreiche Korkzellen in einer Radialreihe kommen, selbst innerhalb mehrerer Jahre 1—2 Phellodermzellen; bei sehr lange Zeit wachsenden Peridermen, z. B. Fagus, tritt dieses Verhältniss mit der Zeit immer mehr hervor; Sanio bildet bei einem 4jährigen Zweige dieses Baumes zwei Phellodermlagen auf mehr als 7 Korklagen ab und fand an 12jährigen Zweigen nur 2—3 Phellodermlagen bei jedenfalls beträchtlich vermehrter (nicht näher angegebener) Korklagenzahl.

1) Vöchting, l. c.

Es kommen jedoch auch hier, durchschnittlich nach Arten und Genera, manche Abweichungen von der gewöhnlichen Regel vor. Bei den meisten untersuchten Arten von Salix geht aus jeder initialen Epidermiszelle im ersten Jahre hervor nach aussen eine Korkzelle, nach innen eine Phellodermzelle, zwischen beiden eine mittlere meristematische mit aussenseitig stark verdickter und sofort in der verdickten Aussenfläche verkorkender Wand. In dieser mittleren Meristemzelle wiederholt sich im zweiten Jahre die gleiche Theilung und Differenzirung wie in der initialen Epidermiszelle, und der gleiche Process findet in jedem folgenden Jahr von der jedesmaligen Meristemzelle aus statt bis zu der später eintretenden Borkebildung. Ausgiebige Phellodermbildung — bis zum dritten Jahre sechs Schichten — fand Sanio bei Quercus Suber, wo allerdings auch die Korkzellenbildung eine sehr reichliche ist. Hier dürfen wohl auch Canella alba und Cinnamodendron corticosum erwähnt werden, deren im Handel vorkommende alte Rinde (wenn nicht aussen abgekratzt) innerhalb mächtiger Korklagen und von diesen durch eine Meristemschicht getrennt, gewaltige, bis über 20 Schichten starke Phellodermzonen zeigt, soweit letzteres aus der Reihung der zugehörigen Elemente erkannt werden kann. Die Elemente der Phellodermreihen sind fast cubisch und grösstentheils Steinsklerenchym; mit diesen wechseln jedoch in der mannichfaltigsten Weise dünnwandige unverholzte, theils Amylum, theils Krystalldrusen führende Zellen ab. Genauere Ermittelung der Herkunft dieser Kork- und Phellodermbildungen gestattete mein Material nicht; nach Beobachtungen an einzelnen Rindenstücken ist ihre Entstehung in tiefern Rindenschichten allerdings nicht unwahrscheinlich.

Wie schon aus dem Vorstehenden und § 24 Gesagten erhellt, ist die Quantität der anfänglich entstehenden und zum Ersatz der beim fortschreitenden Dickenwachsthum abschülfernden Schichten, vom Meristem neuerzeugten Korklagen nach den Einzelfällen sehr ungleich. Mit diesen Differenzen stehen andere, die Form der Korkzellen und die Cohäsion der Schichten betreffende in nahen Beziehungen.

Man kann nach diesen Verschiedenheiten zwei allerdings nicht ganz scharf zu trennende Formen oberflächlicher Korkbildung unterscheiden: Korkkrusten und Korkhäute. Erstere bestehen aus zahlreichen Lagen weicher, weiter Korkzellen, welche mit dünnen, die Grenzen der Jahresproduction (p. 121) bezeichnenden plattzelligen Zonen abwechseln. Sie stellen mehrere Millimeter oder Centimeter dick werdende, weiche, im Innern concentrisch gezonte Ueberzüge dar, welche von Anfang an mit flügelartigen Vorsprüngen und tiefen Furchen versehen sind, weil die Korkproduction von Anfang an in abwechselnden Längsstreifen ungleich ausgiebig ist; und welche mit fortschreitendem Dickenwachsthum weitere unregelmässige Risse erhalten. So besonders bei Quercus Suber, occidentalis, auch Qu. pseudosuber, kletternden Aristolochien, z. B. A. cymbifera, A. biloba (vgl. Fig. 219), jüngeren Trieben von Acer campestre, Liquidambar styraciflora, Ulmus suberosa, Evonymus europaeus; Banksia-, Hakea-Arten (Mohl); auch an

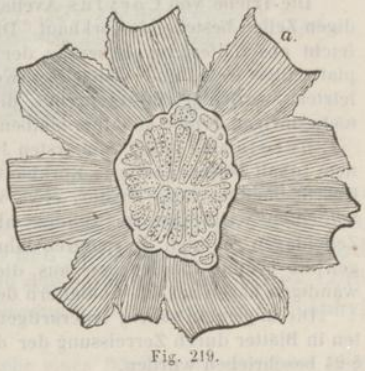


Fig. 219.

Fig. 219. Aristolochia biloba. Querschnitt des Stammes. *a* stark entwickelter tiefrissiger Kork. (Etwa viermal vergr.) — Aus Schleiden, Grundz.

der oben erwähnten Canella-Rinde ist das Phelloderm von dicken weichen Korklagen aussen bedeckt.

Korkhäute, Mohl's Periderma, aus platten Zellen allein oder aus solchen und mit ihnen abwechselnden dünnen weitzelligen Lagen (z. B. Betula, Boswellia etc. Vgl. § 24) bestehend, bilden die den bei weitem meisten Gehölzen zukommenden glatten Ueberzüge der Rinde. Ihre Mächtigkeit ist bei gleichem Alter des Triebes nach den Einzelspecies sehr verschieden, je nach der Quantität jährlicher Neubildung und der Dehnbarkeit der Korkzellenwände. Alle diese Verhältnisse können gleich bleiben, so lange das Oberflächen-Periderm überhaupt besteht, oder in verschiedenen Altersperioden eines Triebes wechseln. Hiernach richtet sich die überaus mannichfaltige Beschaffenheit der Oberfläche von dauernd peridermbildenden Gehölzen, zu deren Veranschaulichung einige wenige Beispiele hier genügen müssen.

Wie schon erwähnt, bilden viele Salix-Arten (z. B. Salix alba) in jüngeren Jahren jährlich eine Korkzellenschicht, alle successiven Schichten von dem p. 565 angegebenen charakteristischen Bau, die äussersten folgen dem Dickenwachsthum durch Dehnung und werden schliesslich unmerklich gesprengt und abgeschülfert, die Korklage bleibt daher dünn und glatt.

Fagus silvatica bildet eine höchst dehnbare und feste Korkhaut, welche vom ersten Jahr an zeitlebens aus wenigen Lagen gleichartiger platter Zellen mit braunem Inhalt besteht und vom Meristem aus nur schwachen successiven Zuwachs erhält. Der junge Stamm oder Ast hat daher glatte braune Oberfläche. Die äussersten Lagen der Korkhaut werden unmerklich gesprengt und verwittern unter Entfärbung des Inhalts. Gegen das zehnte Lebensjahr[1]) wird dieser Process ausgiebiger und beginnt der glatten Oberfläche die matt weissliche Farbe zu verleihen, durch welche sie (seltene Ausnahmsfälle späterer Borkenbildung abgerechnet) zeitlebens ausgezeichnet bleibt.

Aehnliche Verhältnisse finden bei anderen Gehölzen mit dauernd glatter Korkhaut statt, z. B. Carpinus-, Planera-Arten. Andere wie z. B. die Prunus-Arten bilden, soweit bekannt, ebenfalls nur gleichartige plattzellige Korkhäute, letztere aber dicker, in hohem Grade zähe und der Verwitterung lange widerstehend. In Folge letzterer Eigenschaften haften die schliesslich gesprengten äussern Lagen der Rindenoberfläche als feste Hautlappen an.

Die Triebe von Corylus Avellana bilden im ersten Jahre eine aus weiten dünnwandigen Zellen bestehende Korkhaut. Diese wird bald gesprengt und stellt den gelblichgrauen leicht abschülfernden Ueberzug der jährigen Triebe dar. Später werden abwechselnd plattzellige feste, und weitzellige weiche (1—2 Zelllagen dicke) Korkschichten gebildet, letztere werden leicht zersprengt, die festen blättern von ihnen in Fetzen ab, welche dem mehrjährigen Triebe anhaften bleiben.

Betula alba bildet vom ersten Jahre an eine aus gleichartigen platten Zellen mit braunem Inhalt bestehende feste Korkhaut. Die Triebe sind daher zunächst mit glatter brauner Oberfläche versehen. Später, etwa vom fünften Jahre ab wechseln mit den plattzelligen Schichten weitzellige zartwandige ab, anfangs einfach, später aus mehreren bis vielen Zellenlagen gebildet. In späteren Jahren bleibt auch in den neugebildeten plattzelligen Lagen die braune Inhaltsmasse aus, die ganze Korkhaut wird farblos. Zerreissung der zartwandigen Lagen hat das Abblättern der Korkhaut zur Folge.

Die ungemein zähen, lederartigen dicken Korkhäute von Boswellia papyrifera spalten in Blätter durch Zerreissung der dünnen, spröden verkieselten Schichten, welche oben § 24 beschrieben wurden.

§ 176. Eine Anzahl Dicotylen-Stämme resp. -Aeste und fast sämmtliche Wurzeln der Dicotylen und Coniferen erleiden durch die erste Peridermbildung

1) Hartig, Forstl. Culturpfl. p. 177.

in sofern eine tief eingreifende anatomische Veränderung, als dieselbe im Innern, in grösserer Entfernung von der Oberfläche eintritt und alle ausserhalb des Periderm gelegenen Theile, durch die Korkschicht von der Saftzufuhr abgeschnitten, absterben. Die abgeschnittenen Gewebemassen werden die Borke genannt (Mohl, l. c.). —

Die inneren Periderme entstehen durch den für Peridermbildung allgemein gültigen Entwicklungsprocess, rings um das ganze Glied in einer von der Mitte dieses überall annähernd gleichweit entfernten, dem Umrisse des Bastkörpers folgenden Fläche, deren Querschnitt je nach dem des Bastkörpers kreisförmig oder vor den Markstrahlen eingebuchtet ist. Je nachdem die Gesammtoberfläche des Gliedes der des Bastkörpers ähnlich oder unähnlich ist, liegt daher die Peridermschicht von jener in überall gleich oder wechselnd ungleicher Entfernung. Sie läuft z. B. als Ring um den kreisförmigen Bastquerschnitt von Thuja, Juniperus, vor den Kanten der Zweige in weiter Entfernung von der Oberfläche, dazwischen nur durch eine schmale Parenchymzone von dieser getrennt; Zwischen den Kanten oder Vorsprüngen der Casuarina-Zweige selbst unmittelbar unter der Epidermis her.

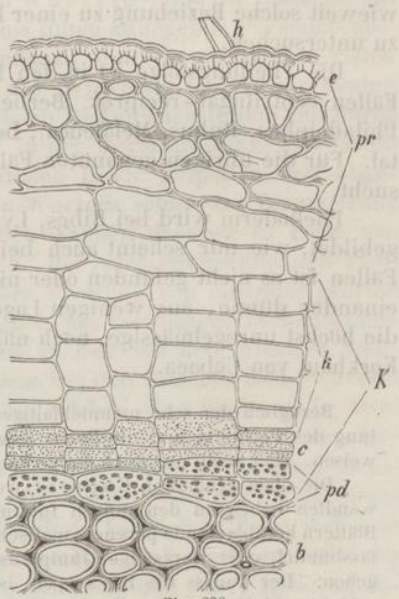


Fig. 220.

Bezüglich ihrer speciellen Stellung wird am Besten zunächst unterschieden werden zwischen den Stämmen, resp. ihren Aesten und den Wurzeln.

1. Es wurde schon oben angeführt, dass bei manchen Leguminosen-Stämmen die Initialschicht der Peridermbildung die zweit- bis drittäussere Rindenzellenlage ist. Diese Fälle vermitteln den Uebergang zu den hier zu betrachtenden mit tiefer liegender Initialschicht.

Die Lage dieser ist, wie aus dem Vorkommen der Uebergangsformen von vorn herein wahrscheinlich wird, keine für alle Fälle allgemein gültig bestimmte. Vielmehr liegt sie

a) relativ weit entfernt von der Bastschicht; auffallend bei Berberis vulgaris, wo sie unmittelbar an den breiten Sclerenchymring der Aussenrinde (p. 435) angrenzt und durch eine breite Zone lacunösen chlorophyllhaltigen Parenchyms von den Siebbündeln getrennt wird. Aehnlich verhalten sich strauchige Papilionaceen wie Sarothamnus, Colutea, Coronilla Emerus; ferner Ginkgo; Caragana arborescens [1]), perennirende Caryophyl-

Fig. 220. Querschnitt durch die Rindenoberfläche eines jährigen Zweiges von Ribes nigrum (300). *e* Epidermis, *h* Haar, *pr* vertrocknetes und verzerrtes Parenchym der Aussenrinde, *b* äussere Bastregion. *K* Periderm, bestehend aus der Korkhaut *k*, chlorophyllhaltigem Phelloderm *pd* und der phellogenen Meristemschicht bei *c*. — Aus Sachs, Lehrb.

1) Sanio, Stahl l. c.

leen-Stämmchen (Dianthus, Silene spec.), mit der Korkschicht dicht innerhalb des vom Baste durch eine Parenchymzone getrennten Sklerenchymringes. Auch die einiger Besonderheiten wegen unten noch näher zu betrachtende Peridermbildung von Casuarina und Abietineen kann hierher gerechnet werden.

b) nahe der Aussengrenze der Bastschicht, und zwar, bei Abwesenheit von distincten Faserbündeln an der Aussengrenze der Siebregion dicht an diese anstossend: Lycium barbarum, Cobaea, Ribes (Fig. 220), Deutzia scabra, Lonicera-Arten, manche Melastomaceen (Melastoma heteromallum, Lasiandra-, Heterocentronarten[1]), Thuja, Juniperus; auch Atragene und Clematis sind eher hier als unter der Kategorie mit Bastfaserbündeln zu nennen. Bei Anwesenheit von Bastfaserbündeln liegt das Phellogen entweder unmittelbar aussen von diesen (Rubus idaeus nach Sanio) oder dicht an ihrer Innengrenze (Punica, Spiraea opulifolia, Philadelphus, Melaleuca, Vitis). Bei den genannten Melastomaceen grenzt die Initialschicht der den Bast umziehenden Endodermis direct an. In wieweit solche Beziehung zu einer Pleromscheide anderweit vorkommt, ist noch zu untersuchen.

Die Theilungsfolge ist in den hierher gehörigen, von Sanio untersuchten Fällen centrifugal-reciprok (Berberis, Caragana, Lycium, Deutzia, Lonicera, Philadelphus, Rubus, Melaleuca), bei den Melastomeen und Casuarina centripetal. Für die übrigen genannten Fälle ist die Theilungsfolge nicht näher untersucht.

Phelloderm wird bei Ribes, Lycium, Caragana, Deutzia, Lonicera, Spiraea gebildet, wie mir scheint auch bei genannten Cupressineen; in den übrigen Fällen ist es nicht gefunden oder nicht angegeben. Die Korkzellen bilden miteinander dünne, aus wenigen Lagen bestehende Häute. Bemerkenswerth ist die höchst unregelmässige, noch näher zu untersuchende Ordnung der dünnen Korkhaut von Cobaea.

Bezüglich der sehr mannichfaltigen Einzelheiten in der ersten Entwicklung und Stellung des Periderm und des Baues seiner fertigen Theile ist auf die Monographien zu verweisen. Hier seien nur noch einige Specialfälle beispielsweise beschrieben.

Die oben genannten Cupressineen und wohl auch die ähnlich aufgebauten verwandten haben an den jungen Internodien mehr oder minder breite stumpfe, von den Blättern herablaufende parenchymatische Vorsprünge der Aussenrinde, durch welche Gefässbündel, oder Harzgänge (Juniperus), oder beide schräg zu dem nächsthöhern Blatte gehen. Der Umriss des Bastkörpers ist im Querschnitt kreisförmig. Die Periderminitialschicht geht dicht an dem Bastkörper her — ihre Lage muss noch präciser bestimmt werden —, zwischen den Blattvorsprüngen nur um wenige Zellschichten, vor denselben weit von der Epidermis entfernt; die ganzen Vorsprünge mit den Bündeln und Harzgängen werden durch die Korkschicht abgetrennt.

Die Abietineen verhalten sich, soweit bekannt, bezüglich der ersten Peridermbildung sehr ungleich. Abies pectinata bildet, wie oben erwähnt, ihr Periderm in der subepidermalen Parenchymschicht. Nach Mohl's Angaben,[2] welche jedoch nicht genauer auf diesen Punkt eingehen, ist für Ab. sibirica und Pinus Strobus das gleiche Verhalten anzunehmen. Im Gegensatz hierzu steht Larix europaea, wo durch innere Peridermbildung im ersten Jahre die parenchymatischen, Harzgänge führenden Blattkissen abgestossen werden; ob auch zwischen den Blattkissen das Periderm in der Tiefe auftritt oder, wie Sanio vermuthet, unmittelbar hypoderm, wie in den Furchen bei Casuarina, ist nicht bekannt. Abies excelsa, Pinus silvestris und nigricans verhalten sich, nach Mohl, bezüglich der ersten Peridermbil-

1) Vöchting, l. c. p. 51.
2) Bot. Ztg. 1859, p. 337.

dung in den Blattkissen, der Lärche ähnlich, nur mit dem Unterschied, dass das Periderm zumal bei Pinus weniger tief einspringt und aussen von den Harzgängen liegt.

Casuarina[1] hat an den Zweiginternodien starke, durch enge Furchen getrennte Längsvorsprünge. Der etwa cylindrische Bastkörper wird umgeben von einer breiten chlorophyllarmen Parenchymzone, welche in den Furchen bis zur Epidermis reicht, in den Vorsprüngen von dieser getrennt ist durch die früher beschriebenen Gewebemassen, durch welche etwa im Niveau des Furchengrundes das Gefässbündel des nächstobern Blattabschnitts läuft.

Die Peridermbildung beginnt in den Furchen und zwar in der subepidermalen Parenchymschicht. Sie setzt sich von jeder Furche aus nach beiden Seiten fort durch eine gegen das Gefässbündel gerichtete Schicht des innern Parenchyms und zuletzt durch einen quer durch den Siebtheil des Bündels gehenden Zellstreifen. Die Peridermschicht schneidet also in den Furchen nur die Epidermis, zwischen denselben die ganzen Blattvorsprünge mit dem äusseren Theile ihrer Gefässbündel ab.

2. Ganz allgemeine Regel ist innere erste Peridermbildung bei den nach dem Dicotylentypus in die Dicke wachsenden Wurzeln[2] und die Initialschicht für dieselbe ist hier stets die der Endodermis innen anliegende Pericambium- oder rhizogene Zellenlage. Bei der Keimpflanze erstreckt sie sich in vielen Fällen von der Wurzel aus aufwärts über das hypocotyle Glied. Ihr Beginn coincidirt mit dem des ausgiebigeren cambialen Dickenwachsthums und durch das Zusammenwirken beider Processe wird in der Regel die ganze ausserhalb des Periderms oder der Endodermis befindliche Rinde gespalten und abgestossen, um bei den im Boden befindlichen Wurzeln sofort der Verwitterung anheimzufallen, über dem Boden befindlichen Theilen dagegen in Form von allmählich vertrocknenden Lappen anzuhaften. Bei rasch anschwellenden Theilen treten diese sehr auffallend hervor; ihre Spaltung von einander geht oft genau in den Längslinien vor sich, in welchen das cambiogene Dickenwachsthum anfangs vorwiegend ausgiebig ist, also in den vor den primären Siebstreifen des Gefässbündels gelegenen. Da diese bei den diarchen Hauptwurzeln mit den Cotyledonen alterniren, so tritt bei solchen eine Spaltung in zwei Lappen ein, deren jeder unter einem Cotyledon liegt, eine bei der mit dem hypocotylen Gliede rasch anschwellenden Wurzel rübenbildender Pflanzen (Brassica Rapa, Raphanus etc.) vielbeschriebene, von Turpin 1830 völlig klargelegte Erscheinung.[3] Bei minder rascher Anschwellung hat der in Rede stehende Abwurf der relativ meist voluminösen primären Rinde oft eine Verminderung der Gesammtdicke des Gliedes zur Folge, welche sich erst durch späteren Zuwachs wieder ausgleicht; die meisten Dicotylen- und Gymnospermen-Wurzeln sind beim Beginn des Secundärzuwachses in Folge des Verlustes der Aussenrinde dünner als vorher.

Der Beginn und Fortgang der Zelltheilungen in dem Periderm der Wurzeln ist zwar nicht in alle Einzelheiten untersucht, entspricht aber, soweit bekannt, den allgemeinen Regeln der Peridermbildung. Ihre Producte sind, nach den durch van Tieghem bekannten Daten, in allen Fällen, auch bei den Coniferen, sowohl Phelloderm als Korklagen. Ersteres bildet eine parenchymatische Aussenschicht von immer relativ geringer Mächtigkeit. Die Korkzellen bilden meist

---

1) Sanio, l. c. — Löw, l. c. Vgl. p. 267. 2) van Tieghem, Symmétrie de Struct. l. c.
3) Turpin, Ann. sc. nat. 1. Sér. Tom. XXI, 298, pl. 5. Vgl. Bot. Ztg. 1873, p. 129, 297.

dünne Häute, selten (z. B. Pistacia Lentiscus) mächtigere rissige Korkmassen. An den mehr oder minder fleischigen Wurzeln krautiger Gewächse ist die zusammenhängende Korkhaut oft ausserordentlich dünn, auf 1—2 Zellenlagen reducirt. Die Abschülferung und Verwitterung der jeweils äussersten Lagen wird bei den im Boden befindlichen Wurzeln durch die Beschaffenheit ihrer Umgebung ohne Zweifel erheblich beschleunigt.

An den Wurzeln der Holzgewächse ist die Gesammtbeschaffenheit der Korkhaut der des Stammes ähnlich. Ueber die speciellen Differenzen, welche zwischen beiden etwa bei derselben Pflanze vorkommen, liegen eingehende Untersuchungen nicht vor. Bei vielen krautigen Pflanzen fällt die relativ grosse Unregelmässigkeit in der Anordnung der gesammten Peridermschicht auf.

Die ebenfalls ganz oder theilweise verkorkten Zellen der Endodermis bilden beim Beginn der Abstossung der Aussenrinde vielfach die äusserste Lage der Korkschicht, um beim weiteren Wachsthum ihrerseits zuerst abgestossen zu werden.

§ 177. Wiederholte Bildung innerer Periderme. Die erste Peridermbildung, mag sie innere oder oberflächliche sein, ist bei manchen Holzgewächsen die einzige, das Periderm folgt dem Dickenwachsthum der von ihm umschlossenen Theile: Fagus. Die bei weitem meisten Gehölze bilden dagegen an Stamm und Aesten nach dem ersten Periderm neue, innere, welche successive in tieferen Rindenschichten entstehen und successive tiefere Gewebezonen als vertrocknende Borke abschneiden. An Wurzeln ist dieser Process auch beobachtet (z. B. Sassafras, Vitis u. a.), jedoch immer in geringer Ausgiebigkeit, im übrigen, soweit bekannt, von den Stämmen nicht verschieden. Genauere Untersuchungen liegen nur für letztere vor.

Bei den Arten, deren erstes Periderm in der Tiefe der Rinde entsteht (Lonicera, Vitis, Clematis, Cupressineen etc.), nehmen auch alle späteren die gleiche Anordnung wie das erste an, schneiden also jedesmal eine, wenn auch nicht immer ganz vollständig und regelmässig ringförmige Rindenschicht ab (Ringelborke, Hanstein). Bei den Arten mit oberflächlichem Erstlingsperiderm dagegen entstehen die successiven inneren in der Form, dass sie, an die jeweils äusserste Peridermlage ansetzend, schuppenförmige Rindenstücke abschneiden (Schuppenborke). Die einzelnen Schuppen haben selbst bei demselben Individuum höchst ungleiche Gestalt und Grösse. Ihre Bildung beginnt an morphologisch nicht bestimmten Orten; an oder unter den Rand der ersten setzt sich die Peridermschicht an, welche neben dieser eine zweite der gleichen Rindenschicht angehörige abtrennt, und ohne erkennbare Regelmässigkeit setzt sich die gleiche Erscheinung rings um die Stammoberfläche fort, die erste Rindenschicht schuppenweise abschneidend und dann in derselben Art eine tiefere ergreifend. Auch die in verschiedener Tiefe einander folgenden Schuppen sind in Gestalt und Grösse von einander verschieden, sie passen nicht aufeinander.

Die Eigenschaften einer Borke hängen, nächst der angegebenen Gliederung, ab von dem Bau des vertrocknenden Gewebes und dem des Periderms, speciell der Korkschichten desselben. In ersterer Beziehung handelt es sich wesentlich um die verschiedenen Grade von Härte und Zähigkeit der vertrocknenden Gewebelagen, bedingt durch das Vorkommen von Faser- und Stein-

sklerenchym zwischen weicheren, beim Eintrocknen oft brüchig werdenden und leicht bröckelnden Geweben. Sodann um die Dicke der jedesmal abgestossenen Gewebezone, welche nach dem Einzelfall aufs mannichfaltigste wechselt und für welche in nachstehenden Beschreibungen specielle Beispiele zu finden sind. In den Korkschichten treten die sämmtlichen oben erwähnten Verschiedenheiten des Baues auf und je nach den Combinationen derselben kommen den einzelnen Arten vielerlei Besonderheiten zu.

In erster Linie tritt die Verschiedenheit in der Cohäsion der Membranen der alten, vertrocknenden Korkzellen hervor. Sind dieselben zart und wenig zähe, so müssen sie zerrissen werden einerseits durch die fortschreitende Dehnung des Stammumfangs, andererseits durch die Schrumpfung der austrocknenden Gewebelagen. Läuft eine so beschaffene Korklage über die Fläche einer vertrocknenden Borkenschicht, so löst sich diese vollständig ab. Ein exquisites Beispiel hierfür ist die bekannte Schuppenborke der Platanen. Die eine Schuppe abgrenzende, nur wenige Lagen starke Korkschicht besteht in ihrem äusseren, der Schuppe anliegenden Theil aus zartwandigen brüchigen Zellen, innen aus den § 24 erwähnten derb- und gelbwandigen. Durch vollständige Zerreissung der zartwandigen Zone wird die Schuppe abgelöst, die derbwandige bleibt, bis zur nächstfolgenden Abschuppung als ziemlich glatte Bedeckung des lebenden Gewebes. Die Rindenoberfläche bleibt hierdurch im Ganzen glatt, nur mit den flachen, dem Umriss der abgeschuppten Stücke entsprechenden, von Jahr zu Jahr wechselnden Unebenheiten. Aehnliches findet statt bei Taxus baccata, bei der als China bicolorata vorkommenden falschen Chinarinde, am Stamme von Arbutus Andrachne, Unedo, Salix amygdalina und Verw.; auch Pirus Malus kann hier genannt werden. Am jüngeren Stamme und an den Wipfelästen von Pinus silvestris und Verw. bestehen die Korkschichten, welche die dünnen kleinen Borkenschuppen abschneiden, aussen und innen aus je einer wenigschichtigen Lage zartwandiger, leicht zerreissender Zellen und zwischen diesen beiden Lagen befindet sich eine 1—2schichtige, von sklerotischen Elementen gebildete; sie reicht nicht immer bis zum Rande der zartwandigen Lagen. Durch Zerreissung der zartwandigen Lagen zerblättert die gesammte Borke und zwar theils in die dünneren, von vertrocknetem Rindengewebe und anhaftenden Korklagen gebildeten eigentlichen Borkenschuppen, theils in papierdicke, zähe, federnde Blättchen, welche die sklerotischen, derben persistenten Schichten der Korkzonen sind.

Auch die blätterige Ringborke von Melaleuca-Arten (zumal M. styphelioides), Callistemon, Vitis, Clematis etc. gehört streng genommen hierher. Sie wird nur in Form faseriger, der Rinde anhaftender Lappen lange festgehalten und am Abfallen gehindert durch die dem vertrocknenden Rindengewebe angehörenden zahlreichen Bastfaserstränge, welche als ein festes spitzmaschiges Fasernetz jede den Stammumfang umfassende abgeschuppte Zone durchsetzen und stützen.

In dem Maasse als die Cohäsion der alten Korkmembranen eine grössere wird, bleiben die von aussen nach innen folgenden Borkenschichten fester aneinander haften, als eine zusammenhängende Kruste, welche mit fortschreitendem Dickenwachsthum successive von aussen her einreisst und allmählich verwittert. Die Gehölze mit dicker, rissig-lappiger Borke, wie Eichen, Birken,

Pappeln, die meisten Weiden, Robinia u. s. f., stellen hierfür allbekannte Beispiele dar; auch die Rinde des alten Stammes von Pinus silvestris sei als Beispiel ausdrücklich erwähnt, weil ihre so auffallende Verschiedenheit von derjenigen junger Stämme und Aeste zwar nicht ausschliesslich, aber doch hauptsächlich in der verschiedenen Cohäsion der vorerwähnten dünnwandigen Korklagen ihren Grund hat. Die weiteren Verschiedenheiten liegen in dem Bau der abgeschuppten, wohl durch massiges Phelloderm veränderten, übrigens noch näher zu studirenden Bastzone. —

Ein nothwendiger directer Zusammenhang zwischen der Richtung der Risse in der Oberfläche und der Gestalt, Grösse u. s. w. der successive abgeschnittenen Borkenschuppen besteht nicht, wenigstens nicht in den typischen hierher gehörigen Fällen. In solchen, welche zwischen diesen und der durch die Platane repräsentirten völligen Abschuppung die Mitte halten, mag er vorkommen.

Zweitens, und unabhängig von der Cohäsion der Membranen, kommt die Dicke und die specielle Structur der gesammten Korkschicht in Betracht und finden in dieser Hinsicht wesentlich dieselben Verschiedenheiten statt, welche oben für die Korkbildung im allgemeinen und für oberflächliche Periderme angegeben wurden.

In den meisten Fällen wohl sind die borkenabschneidenden Korkschichten wenige, nicht viel über zehn Zellenlagen mächtige Häute, die Zellen selbst dabei der platten Form angehörig, z. B. Platanus, Pinus silvestris, oder weit, selbst radial gestreckt (z. B. Melaleuca), successive Schichten gleich oder ungleich.

Andrerseits findet sich auch in manchen Fällen wiederholter innerer Peridermbildung massige Korkproduction, sehr vielschichtige, dicke, dem blossen Auge als breite Zonen erkennbare Lagen. Der Kork gehört in diesen Fällen wohl immer der weitzelligen, dünnwandigen Form an, oder besteht aus dieser und damit abwechselnden concentrischen Zonen platter Elemente. Beispiele hierfür sind Acer campestre mit breiten weichen Korkzonen; die ältere borkenbildende Rinde von Betula alba mit ebenfalls breiten, dem weissen Oberflächenperiderm des jüngern Stammes ähnlich gebauten, jedoch festeren Korkzonen; vor allem aber die Korkeichen. Die Rinde des Stammes von Quercus pseudosuber wird bedeckt von einer an dem untersuchten starken, mindestens 40jährigen Stammstücke bis 2^{cm} dicken, aussen rissigen Korkkruste, welche schlechtem Flaschenkork gleich sieht und, bezüglich der Korkelemente, den gleichen Bau wie dieser hat. Sie schliesst in verschiedener Tiefe zahlreiche, zerstreute, kaum über 2^{mm} dicke, 1^{cm} bis etwa 6^{cm} breite und lange Schuppen vertrockneten Rindengewebes wie Inselchen ein. Die eigentlich Kork liefernden Eichen, speciell Q. Suber haben im spontanen Zustande die Neigung zu ähnlicher Borkebildung, jedoch mit noch weit reichlicherer Korkproduction. Letztere tritt allerdings vorwiegend als Oberflächen-Periderm auf (vgl. p. 565) kann jedoch auch später am völlig intacten Baume von inneren wiederholten Peridermen ausgehen und schmale Rindenstücke zwischen breiten Korkzonen abschneiden[1]). Zum Zwecke der Gewinnung technisch werthvollen Korkes wird die Neigung des Baumes zu wiederholter innerer Peridermbildung bei den

1) Vgl. C. De Candolle, Mém. Soc. phys. de Genève, XVI, 1 (1861), Taf. I, Fig. 2.

Korkeichen und der Birke künstlich benutzt. Mehrfache auch in neuerer Zeit noch hervorgetretene Missverständnisse über die dabei stattfindenden Proceduren und Erscheinungen mögen eine kurze, das rein Technische unberührt lassende Darstellung des Sachverhalts an dieser Stelle rechtfertigen.

Die intacte Korkeiche[1]) bildet auf Stamm und Zweigen das oben beschriebene, die dicke, von aussen einreissende Korkmasse producirende Oberflächen-Periderm. Auch an vieljährigen Aesten und Stämmen wird jene meist allein über der vollständig fortlebenden Rinde beobachtet, die soeben erwähnten inneren Periderme nur ausnahmsweise, was allerdings darin seinen Grund haben kann, dass intacte alte Stämme nur selten zur Untersuchung gekommen sind. Zur Gewinnung des technisch gebrauchten Korks wird der wenig brauchbare, oberflächlich gebildete (sogenannte männliche) ringsum vom Stamm abgelöst (démasclage); zwar vorsichtig und glatt, aber nicht ohne das lebende Rindengewebe — im besten Falle mindestens Phellogenschicht und Phelloderm — überall zu verletzen und blosszulegen. Während dieses nun von der verletzten Oberfläche aus abzusterben beginnt, tritt ein Paar Millimeter unter letzterer, rings um den ganzen Stamm, ein neues Periderm auf, dessen Phellogenschicht eine neue, die aussen von ihr befindliche Rindenportion abstossende Korklage erzeugt. Diese wächst schneller als der männliche Aussenkork, und wird als »weiblicher« technisch verwendet. Die erste Abschälung des männlichen Korkes wird an dem etwa 15jährigen Baume vorgenommen. Eine brauchbare weibliche Korkschicht kommt in etwa 10—12 Jahren zu Stande; eine vorliegende 12jährige hat beispielsweise, ohne weitere Appretur erfahren zu haben, die durchschnittliche Dicke von gegen 3cm. Die hinreichend dicke weibliche Korkschicht wird nun zum Zweck der Verwendung abgeschält wie die männliche, und seitens des Baumes in der oben beschriebenen Weise durch eine innere Peridermbildung von neuem ersetzt. Der gleiche Process kann periodisch wiederholt werden, bis der Baum etwa 150 Jahre zählt. Ihrem Wachsthum unbegrenzt überlassen, kann eine weibliche Korkschicht gewaltige Dicke erreichen; ich habe ein 17cm starkes Stück, freilich von sehr schlechter Qualität vor mir.

Ein ganz ähnliches Verfahren, wie zur Gewinnung des Eichenkorkes, wird in den nordrussischen Gouvernements angewendet zur wiederholten Gewinnung von Korkhäuten der Betula alba. Auch bei diesem Baume ist die nachträglich innen gebildete Korkhaut von der erstgebildeten durch grössere, in dem Vorherrschen zarter weiter Korkzellen begründete Weichheit ausgezeichnet.[2]).

§ 178. Vergleicht man auf Grund der vorstehend und in den § 175—177 angegebenen Daten die untersuchten Holzgewächse bezüglich des Vorkommens und Fehlens der beschriebenen Peridermformen, des Auftretens und periodischen Wechsels der letzteren nach Zeit, Ort und Individuum, so stellen sich folgende Fälle heraus.

1. Wenige dicotyle Holzgewächse, keine Gymnospermen behalten die Epidermis und entbehren jeder Peridermbildung zeitlebens oder durch eine grössere Zahl von Wachsthumsperioden. Hierher gehörige Fälle sind p. 551 angegeben. Acer striatum ist von den mit ausgiebigem Dickenwachsthum versehenen Gehölzen der bemerkenswertheste bekannte Fall; an fussdicken, wenigstens 40—50jährigen Stämmen fand ich die Epidermis noch grösstentheils erhalten, nur vereinzelte locale Peridermflecke, von welchen zudem zweifelhaft bleibt, ob ihre Entstehung nicht durch leichte Verwundungen verursacht war.

2. Bei weitem die Mehrzahl der in Rede stehenden Stämme bilden

---

1) C. De Candolle, l. c. — v. Mohl, Bot. Ztg. 1848, 361. — Siehe auch Flückiger, Pharmacognosie, 334.

2) Vgl. v. Merklin. Mélanges biolog. de l' Académie des S. Pétersbourg. IV (1864) p. 563.

Oberflächen-Periderm; wiederum relativ wenige (Negundo, Ilex, Sophora japonica etc.) erst in der zweiten oder einer noch späteren Vegetationsperiode des Triebes; weitaus die meisten in der ersten Vegetationsperiode, nach vollendeter Streckung und primärer Gewebedifferenzirung des jedesmaligen Internodiums, in unserm Klima durchschnittlich beginnend zwischen Ende Mai (Aesculus) und Ende Juli (Tilia). Verspätete Triebe können vor vollendeter Streckung Periderm bilden. [1]).

Manche Bäume beschränken sich auf die Oberflächen-Peridermbildung zeitlebens oder lange Jahre hindurch. Das Periderm folgt ihrem Dickenwachsthum. Sie haben in Folge hiervon eine glatte Rinde bei dünner Korkhaut, einen rissigen Korküberzug bei massiger Korkentwicklung (Quercus Suber). Lebenslänglich verbleibt dieses Verhalten bei der gewöhnlichen Buche, mindestens sehr viele (gegen 50) Jahre bei Abies pectinata, Carpinus, der Korkeiche u. a. m.

Auch dies ist wiederum, im Vergleich mit der Mehrzahl der Fälle, Ausnahme. Bei weitem die meisten Gehölze dieser Kategorie bilden später in periodischer Wiederholung innere Periderme und werfen das oberflächliche sammt den successive äussern Rindenzonen in Form von Schuppen-Borke ab.

Ueber das Lebensalter, in welchem die innere Peridermbildung und Borkenabschuppung beginnt, liegen wenige hierher gehörige genauere Angaben vor. Bei manchen Bäumen geschieht dies schon früh, bei Ulmus effusa schon in der 3.—4., bei Robinia pseudacacia nach Hartig manchmal schon in der ersten Vegetationsperiode des Triebs. Nach demselben Autor [2]) beginnt sie bei den einheimischen Eichen etwa im 25.—35., den Erlen im 15.—20., den Linden im 10.—12., Salix amygdalina im 8.—10. Lebensjahre; bei anderen borkereicheren Weiden früher. Bei der Birke (B. alba) beginnt an den Stämmen vom 5—6ten Lebensjahre an Borkenbildung, am Fusse anhebend und allmählich aufwärts schreitend, selten über 4 Meter hoch hinauf. Populus tremula behält das glatte Oberflächenperiderm viele Jahre lang, bei P. nigra, pyramidalis wird es früh durch Borkenbildung abgestossen.

Der Stamm von Pinus (silvestris und nigricans beginnt nach Mohl [3]) im 8.—10. Jahre die Bildung seiner dicken Schuppenborke.

3. Eine relativ geringe Zahl oben p. 567 genannter Gehölze bildet ihr erstes Periderm in der Tiefe der Rinde und stösst hierdurch die äussern Lagen dieser sofort ab. Dies geschieht in den bekannten Fällen immer während der ersten Vegetationsperiode des Triebes oder an der Grenze zwischen dieser und der zweiten. In dem weiteren Verhalten treten alsdann folgende verschiedene Erscheinungen auf.

a. Der Trieb bleibt nach Bildung des ersten Periderms von diesem bedeckt, dasselbe folgt dem Dickenwachsthum zeitlebens oder wenigstens Jahre lang und erst in späten Jahren tritt von neuem inneres Periderm und Borkebildung auf. Am Stamm von Cobaea scandens ist, nachdem die Aussenrinde im ersten Jahre abgestossen und die Bastschicht mit einem unregelmässigen Periderm

1) Vgl. Sanio, l. c. p. 41, 58.
2) Vgl. die Beschreibung genannter Bäume in dessen Forstl. Culturpfl.
3) Bot. Ztg. 1859, 338.

umkleidet ist, keine fernere innere Peridermbildung beobachtet. Letztere tritt (nach Hanstein l. c.) ein bei Ribes; ferner bei Punica Granatum, wo der jährige Zweig, nachdem er sich unter der oben bezeichneten Abstossung der äussern Rinde mit Periderm bekleidet, 10—20 Jahre lang in die Dicke wachsen kann, ehe eine neue (wohl Ringel-) Borkenbildung wiederum eine schmale Rindenzone abwirft. Von Nadelhölzern sind hier zu nennen Pinus silvestris und nigricans, bei welchen am Stamm die Borkenabstossung mit dem 8.—10. Jahre beginnt, Larix mit ohngefähr im 18., Abies excelsa mit etwa im 20. Jahre anhebender, dann reichlich wiederholter Schuppenborkenbildung.[1]).

b. Der ersten ringförmigen inneren Peridermbildung folgen successive ebenso geordnete neue, in kurzen, aber nicht näher bestimmten Zeiträumen, und ohne nähere, wenigstens ohne näher bekannte Beziehungen zu dem jährlichen Bastzuwachse. So bei der Mehrzahl der oben genannten Gehölze mit Ringborke, z. B. Melaleuca, Callistemon, Cupressineen etc., deren Rinde sich in wenigen Jahren mit mehreren Borkenlagen bedeckt.

c. In jeder auf die erste folgenden Vegetationsperiode wird eine neue Bastzone erzeugt und am Ende der Periode die gesammte, aus der vorjährigen stammende durch Peridermbildung abgestossen: Vitis, Clematis, Atragene, Caprifolium.

4. Die untersuchten Gehölze zeigen, soweit bekannt, in allen Individuen das gleiche Verhalten oder erbliche individuelle Verschiedenheiten. Beispiele für letztere sind in der Steinbuche, den borkebildenden Korkeichen oben erwähnt; auch die als Kork-Ulme bekannte Abänderung von Ulmus effusa, mit grossen flügelartigen Korkwucherungen an der Oberfläche des im etwa 6ten Jahre abgeworfenen ersten Periderms der jungen Triebe ist hier zu erwähnen.

5. Die beschriebenen Erscheinungen erstrecken sich meist gleichartig über den ganzen Stamm und seine Verzweigungen; doch kommen auch Fälle von nach verschiedenen Höhenzonen verschiedener Peridermbildung vor. So bei Pinus silvestris (p. 571), welcher Baum durch die dicke Borke am unteren Stamme und die feinblättrige an Wipfel und Aesten ausgezeichnet ist von Verwandten, z. B. P. Laricio, bei welchem die dicke Borke bis in den Wipfel reicht. Ferner nach Hartig bei der Birke, deren höhere Stammtheile und Aeste unabhängig von ihrem Alter stets nur vom Oberflächenperiderm bekleidet bleiben. —

§ 179. Lenticellen.[2]). Bei den meisten Periderm bildenden Holzgewächsen sind die bisher beschriebenen gleichförmigen Peridermüberzüge an bestimmten, nachher näher zu bezeichnenden Stellen unterbrochen durch in sie gleichsam eingesetzte und ihnen angehörige Körper, welche De Candolle mit dem Namen Lenticellen, du Petit-Thouars bezeichnender Rindenporen genannt hat. Nur bei relativ wenigen, mit regelmässig wiederholter Ringelborkenbildung versehenen Gehölzen sind Lenticellen bis jetzt vergeblich gesucht wor-

---

1) v. Mohl, l. c.

2) v. Mohl, Unters. üb. d. Lenticellen. Verm. Schr. p. 233; auch 229. — A. Trécul, Cpts. rendus, T. 73, p. 15. — E. Stahl, Entwicklg. u. Anatomie d. Lenticellen. Diss. u. Bot. Ztg. 1873. — G. Haberlandt, Beitr. z. Kenntn. d. Lenticellen. Wiener Acad. Sitzgsber. Bd. 72 (1875).

den: Vitis vinifera, Lonicera italica, periclymenum, Tecoma radicans, Clematis-Arten, Philadelphus-, Deutzia spec., Rubus odoratus; wogegen sie bei andern, den genannten theils systematisch nahe verwandten, theils in Wuchs, Lebensweise und Borkenbildung mit ihnen übereinstimmenden Pflanzen auftreten, wie bei den nicht kletternden Loniceren, Solanum Dulcamara mit Ringelborke; Ampelopsis, Periploca, Wistaria sinensis u. a.

Die Species, welche überhaupt Lenticellen bilden, besitzen diese sowohl am Stamm und seinen Verzweigungen als an den Wurzeln.

Ihrem Bau nach (vgl. Fig. 221, auch unten Fig. 222 u. 223) kann man die Lenticelle für die meisten Fälle zutreffend bezeichnen als eine örtliche, biconvexe, oft sowohl über die Oberfläche als nach innen vorspringende Anschwellung des Periderms, welche sich vor dem übrigen auszeichnet durch luftführende enge

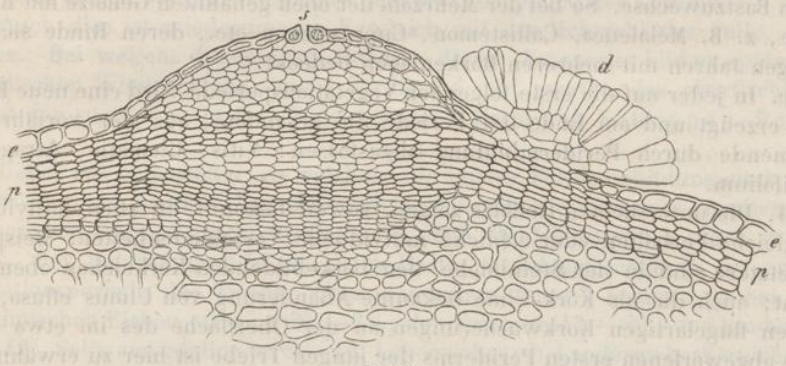


Fig. 221.

Intercellularräume zwischen den abgerundeten Kanten ihrer Kork-, Phellodermund Meristemzellen. Vermittelst jener stehen, wie experimentell nachzuweisen ist, die intercellularen Lufträume des Rindenparenchyms zur Zeit activer Vegetation mit der umgebenden Luft in offener Verbindung; während der Vegetationsruhe kann diese Verbindung durch eine wenigschichtige gewöhnliche Korkhaut unterbrochen werden.

Eingehendere Untersuchung zeigt in der ausgebildeten Lenticelle eine an die des angrenzenden Periderms sich anschliessende phellogene Meristemschicht, welche, soweit sie der Lenticelle angehört, entweder in der gleichen Fläche liegt, wie die ringsum befindliche, oder nach innen, oder seltener nach aussen (z. B. alte Lenticelle von Ginkgo) ausgebuchtet ist. Ihre Zellen sind der des umgebenden Periderms entweder annähernd gleich gestaltet oder, nicht selten, in tangentialer Richtung schmäler. Einmal vorhanden verhält sich die Meristemschicht der Lenticellen bezüglich ihrer Gewebeproduction ähnlich dem übrigen phellogenen Meristem. Sie bildet immer gleich diesem nach innen zu

Fig. 221. Querschnitt durch die Rindenoberfläche eines jährigen Triebs von Betula alba (145). *e*, *e* Epidermis. *s* Spaltöffnung. *d* Drüsenschuppe. *p*–*p* Oberflächen-Periderm mit unter der Spaltöffnung eingeschalteter Lenticelle. In dieser zwei derbere, dichtere Tangentialstreifen sichtbar; die engen lufthaltigen Intercellularräume aber, der schwachen Vergrösserung halber, in dem ganzen innern Theil nicht gezeichnet.

Phelloderm, und zwar in ausgiebigem Maasse — bis zu 40 Zellen in jeder Radialreihe stark z. B. bei alten Lenticellen von Ginkgo. Auf der Aussenfläche werden, nach Art der Korkzellen und wie diese in radiale Reihen geordnet, erstlich und hauptsächlich die von Stahl als Füllzellen der Lenticelle bezeichneten Elemente gebildet: ohngefähr isodiametrische, in ihrer Form ähnlich den Korkzellen nach Species verschiedene Zellen mit dünner farbloser Membran, welche lange Zeit hindurch Cellulosereaction zeigt, erst mit dem spätern Alter sich bräunt (verkorkt?), im übrigen keine Structureigenthümlichkeiten erkennen lässt; und mit persistirendem, farblosem, einen Zellkern und manchmal kleine Mengen Amylum enthaltendem Protoplasma-Wandbeleg, welcher ebenfalls farblosen Zellsaft umschliesst. Eine bemerkenswerthe, nicht hinreichend untersuchte Eigenthümlichkeit der Füllzellen, zumal jüngerer, ist ihre Hygroskopicität, wenn dieser Ausdruck erlaubt ist, d. h. ihre Neigung, Wasser aufzunehmen und hierdurch anzuschwellen. Die oft auffallende wulstige Schwellung der Lenticellen am lebenden Baum bei nasser Witterung hat hierin ihren Grund; und es ist ferner bekannt,[1]) dass nach Eintauchung in Wasser das jüngere Füllgewebe zu einer weissen Masse anschwillt, welche aus der berstenden Umgebung vorquillt, in Lappen und Fragmente unregelmässig zerklüftet wird und schliesslich an der Oberfläche in die einzelnen, abgerundeten Zellen zerfällt. Es tritt hierbei, wenigstens in manchen Fällen, eine dauernde erhebliche Grössenzunahme der Zellen, zumal in radialer Richtung ein; die rundlich-isodiametrischen Füllzellen von Sambucus nigra z. B. strecken sich zu radial gestellten Cylindern, welche bis 4 mal länger als breit werden.

In den nachher näher zu besprechenden Fällen der Lenticellenbildung unter Spaltöffnungen weichen die erstentstandenen, oberflächlichsten Füllzellen von den beschriebenen dadurch ab, dass sie unregelmässig, nicht in radiale Reihen geordnet sind.

Gleich dem der Lenticelle angehörenden Phelloderm sind die Füllzellen an ihren radialen Kanten abgerundet und zwischen diesen befinden sich luftführende, die oben erwähnte Communication der Rinden-Intercellularräume mit der umgebenden Luft vermittelnde Interstitien. Die Abrundung ist entweder auf die schmalen Kanten beschränkt, die übrigen Wandflächen eben und miteinander in fester Verbindung (z. B. Ginkgo, Sambucus, Lonicera); oder die Wände sind auf dem grössten Theil der Fläche abgerundet, die Zellen daher nur in losem Zusammenhang, sie bilden, zumal trocken, eine lockre, pulverige Masse, z. B. Prunus avium, Pirus malus, Robinia, Betula, Aesculus, Gleditschia. In letzterm Falle wird die Füllzellmasse dadurch zusammengehalten, dass immer mit einigen lockeren Füllzelllagen abwechselnd einige Lagen platter, untereinander und mit den angrenzenden lockern fest, aber nicht lückenlos verbundener Zellen gebildet werden.

In der ebenfalls pulverig lockeren Füllmasse von Quercus Suber fand ich diese Einrichtung nicht, der Zusammenhalt kommt hier dadurch zu Stande, dass die ganze Lenticelle in die zähe feste Korkmasse eingeschlossen und hierdurch vor dem Zerfallen geschützt ist, wie unten noch deutlicher werden wird.

---

1) De Candolle, Ann. sc. nat. 1826, VII, p. 5. — v. Mohl, Flora 1832, Verm. Schriften, p. 229. — Unger, Flora 1836, 577 ff.

Die festeren Lagen in den lockeren Lenticellen treten unabhängig von den Grenzen der Vegetationsperioden auf; Fig. 221 zeigt deren z. B. zwei in einer vom diesjährigen Birkentriebe am 5. Juni entnommenen Lenticelle. Bei ältern Lenticellen aber, auch bei denen mit fester Füllung, tritt bei manchen Bäumen am Schlusse jeder Vegetationsperiode über ihre ganze Fläche die Bildung einer lückenlosen Korkschicht ein; im Beginn der nächsten Vegetationsperiode werden dann wieder Füllzellen von der Meristemschicht aus nachgeschoben. Wo eine solche Korkschicht am Schlusse jeder Vegetationsperiode auftritt (z. B. Ginkgo), bezeichnet sie die Grenzen jährlicher Zuwachszonen.

Durch die lückenlosen Korkschichten wird ein Verschluss der innen befindlichen luftführenden Intercellularräume bewirkt; jene sind daher »Verschlussschichten«. Der Verschluss ist aber ein temporärer, indem die successiven Korkschichten durch die nachgeschobene Füllung wieder gesprengt werden.

Bei den eine herbstliche Verschlussschicht bildenden Bäumen ist diese, nach Stahl, schon vor der Zeit des Laubabfalls vorhanden. Der Nachschub von Füllzellen unter ihr beginnt mit der nächsten Vegetationsperiode, muss aber nicht sofortige Sprengung und Oeffnung der Luftcommunication zur Folge haben, da diese selbstverständlich von dem Verhältniss zwischen dem durch den Nachschub ausgeübten Drucke und dem durch die Verschlussschicht geleisteten Widerstande abhängt. Thatsächlich tritt dieselbe, nach Haberlandt's Versuchen [1]) zu urtheilen, gewöhnlich erst nach völliger Belaubung der Gehölze oder selbst nach abgelaufener Blüthezeit solcher, welche nach Belaubung blühen, ein, wenngleich nach des Autors eigenem Urtheil aus diesen Versuchen allein kein sicherer Schluss gezogen werden kann, vielmehr genauere Aufschlüsse durch anatomische Untersuchungen gesucht werden müssen.

Die jeweils äussersten Lagen der Lenticelle erfahren, in dem Maasse als Dickenzuwachs und Nachschub vom Phellogen aus fortschreiten, die gleichen passiven Veränderungen wie die Korkschichten: Vertrocknen und allmähliche Verwitterung.

Die Productivität der Phellogenschicht in einer Lenticelle ist, zumal in centrifugaler (der Succession der Theilungswände nach centripetaler) Richtung in der Regel eine grössere als ausserhalb der Lenticellen, diese ragen daher als convexe Körper über die umgebende Peridermfläche vor. Nur bei solchen Gehölzen welche, wie Ulmus, Liquidambar, Evonymus europaeus, Acer campestre flügelartig vorspringende Korkwucherungen bilden, tritt in gewissem Sinne das Umgekehrte ein, die Lenticellen liegen in den Vertiefungen zwischen jenen Flügeln. Bei den dicken Korküberzügen von Quercus Suber, deren Unebenheiten der Hauptsache nach durch mechanisches Einreissen zu Stande kommen, treten die Lenticellen gleichfalls nicht über die Oberfläche; sie durchsetzen dieselben vielmehr in Form radialer, unregelmässig eingeschnürt-cylindrischer, aus lockerer beim Trocknen braun werdender Füllzellmasse bestehender Säulen, welche von der verwitternden Oberfläche bis zum Phellogen reichen und Jedem, der einen Korkstöpsel gesehen hat, als die braunpulverigen, senkrecht zu den Jahresschichten verlaufenden Streifen bekannt sind.

Eine Lenticelle, welche einem persistenten Periderm angehört, das mit dem

1) l. c. p. 16.

Dickenwachsthum des Triebes successive an Umfang zunimmt, zeigt bezüglich ihres eigenen Wachsthums in die Breite nach den Species verschiedenes Verhalten. Bei einer Anzahl Baumarten, wie Prunus avium, Betula, Abies pectinata, Tamarix indica nimmt jede Lenticelle in anscheinend ohngefähr demselben Maasse an Breite zu wie der Umfang des Triebes. Auf alten Stämmen oder Aesten sieht man die Lenticellen als grosse quergestellte Ringabschnitte. Wenn auch genaue Messungen fehlen, so kann doch für diese Fälle mit annähernder Genauigkeit ausgesagt werden, dass der Phellogenabschnitt der Lenticelle dem Dilatationswachsthum in derselben Weise, wie für das übrige Periderma bekannt ist, folgt und andauernd Lenticellengewebe bildet.

In andern Fällen, z. B. Fraxinus excelsior, Ornus, Ailantus, Quercus Suber, nehmen die Lenticellen mit den Jahren an Breite wenig oder nicht zu, oder selbst ab. In einer dritten Reihe endlich, z. B. bei Pirus malus, Rhamnus Frangula, Broussonetia, Tsuga canadensis, auch Quercus Suber kann eine Lenticelle in mehrere kleinere, durch dichtes Periderm getrennte zerlegt werden. Letzterer Fall kann nur dadurch zu Stande kommen, dass an bestimmten Stellen des Lenticellenphellogens von einem bestimmten Zeitpunkte (wohl immer dem der herbstlichen Korkschichtbildung) an statt Füllgewebe nur Kork gebildet wird. Der gleiche Process muss von der Peripherie gegen die Mitte der Lenticelle fortschreitend stattfinden, wenn diese an Flächengrösse abnimmt. Bei Gleichbleiben oder geringer Zunahme letzterer ist es fraglich, ob der soeben genannte Vorgang, in dem Maasse als das Phellogen der Lenticelle dilatirt wird, statt hat; oder ob, was minder wahrscheinlich ist, dieses letztere an der gesammten Dilatation der Rinde keinen oder einen geringern Antheil hat als das Periderm ausserhalb der Lenticellen.

Nach dem Gesagten kann sich die absolute Grösse der Lenticellen bei dem gleichen Individuum mit dem Alter beträchtlich ändern, der Querdurchmesser bei sehr lange mitwachsenden die Grösse von 1 Cm. und mehr erreichen. Die ursprüngliche und bei den wenig in die Breite wachsenden bleibende Flächengrösse mag auf durchschnittlich ohngefähr 1 ^{mm} anzugeben sein. Bei rasch abgestossenen Peridermen, z. B. dem der Platane kommen erheblich kleinere, mit blossem Auge kaum deutlich unterscheidbare Lenticellen vor.

Die Entstehung der Lenticellen zeigt bezüglich des Ortes und des Modus ihrer Bildung Verschiedenheiten nach der Lage des Periderms, welchem sie angehören.

Wo der Sitz der ersten Peridermbildung die Epidermis oder die subepidermale, oder wie bei oben genannten Leguminosen eine wenig tiefere Parenchymschicht ist, entstehen die Lenticellen unter den Spaltöffnungen, und zwar eine unter einer Spaltöffnung, wenn diese wenig zahlreich, und gleichförmig zerstreut stehen, z. B. Sambucus nigra, Prunus Cerasus, Ligustrum vulgare, Syringa persica, Salix fragilis, Rhus typhinum, Fraxinus Ornus, Robinia pseudacacia u. v. a; — oder, bei gruppenweiser Zusammenstellung der Stomata eine Lenticelle unter jeder Gruppe, z. B. Populus-Arten, Juglans regia, Hedera Regnoriana; die Spaltöffnung, unter der die Lenticelle angelegt wurde, steht nach vorgeschrittenerer Entwickelung dieser über deren Mitte, andere benachbarte können im Umkreis stehen; z. B. Evonymus europaeus, Persica vulgaris, Cornus sanguinea.

Auch bei minder zahlreichen Spaltöffnungen kann übrigens ein Theil dieser an der Lenticellenbildung unbetheiligt bleiben, wie besonders an den unten zu besprechenden horizontalen Trieben hervortritt, bei welchen die Zahl der Lenticellen auf der Oberseite kleiner als auf der Unterseite ist. Die Spaltöffnungen sind hier in den untersuchten Fällen auf beiden Seiten gleich zahlreich und jedenfalls auf der obern an dem gleichen Flächenstück immer zahlreicher als die Lenticellen.

Die Lenticellenbildung unter Spaltöffnungen beginnt mit Wachsthum und Theilungen der an diesen Orten gelegenen Parenchymzellen. (Fig. 222, 223, vgl. auch Fig. 221, p. 576.) Die Theilungen geschehen zunächst wechselnd nach verschiedenen Richtungen. Ihre Producte, oder wohl auch noch ungetheilte Zellen wachsen vorwiegend in senkrecht gegen die Epidermis gehender Richtung; ihre Kanten runden sich ab, der ursprüngliche Chlorophyllinhalt schwindet, die Zellen erhalten die Eigenschaften zarter farbloser Füllzellen. Die gleichen Veränderungen erstrecken sich nun von dem ursprünglichen Ausgangsorte weiter in den Umkreis und in die Tiefe. In dem Maasse als dies geschieht, nehmen die ferneren Theilungswände bald mehr regelmässige und gleichmässige tangentiale Stellung an, derart dass zuletzt die früher besprochene, meist nach innen concave, phellogene Meristemschicht auftritt. Die ausserhalb dieser gelegene Füllzellmasse, in welcher die Theilungen bald aufhören, wird in Folge eigenen Wachsthums und dauernden phellogenen Nachschubs

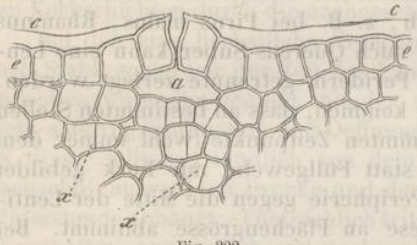


Fig. 222.

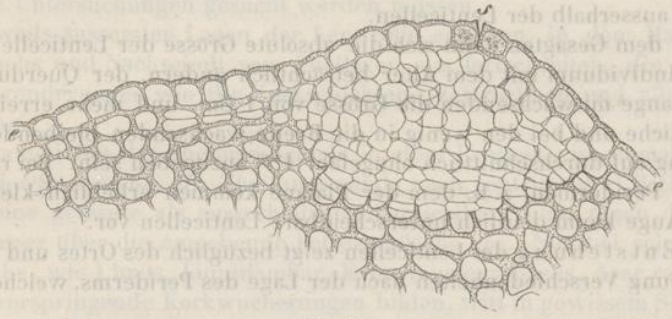


Fig. 223.

Fig. 222. Querschnitt durch ein junges Zweiginternodium von Betula alba (375). *e—e* Epidermis; *a* Athemhöhle unter einer Spaltöffnung. *c* die von *e* durch eine (mittelst Alkohol entfernte) Secretschicht bis zum Spalteneingang abgehobene Cuticula. Bei *x* erste Anfänge der Theilungen, welche das Füllgewebe anlegen.

Fig. 223. Querschnitt durch eine Lenticelle von Betula alba. Aelteres Stadium wie Fig. 222 (etwa 280). *e* Epidermis. *s* Spaltöffnung, unter dieser das Füllgewebe der Lenticelle, innen das phellogene Meristem dieser. Am Rande der Lenticelle beginnt beiderseits die Tangentialtheilung im hypodermen Parenchym, welche das Oberflächenperiderm anlegt.

mehr und mehr nach aussen gedrängt, wölbt die Epidermis erst empor, um sie schliesslich in einer durch die oder durch eine der Spaltöffnungen gehenden Längsspalte zu durchbrechen und aus dieser hervorzutreten. Die aus dem immer weiter klaffenden Riss getretenen Füllzellen vertrocknen alsdann sammt den ihnen anhängenden Epidermisfetzen; sie sind die oben erwähnten, nicht radial geordneten, den spaltöffnungsständigen Lenticellen eigenthümlichen Elemente der Füllmasse.

Der Beginn der Lenticellenbildung hebt an dem jungen Trieb in der Regel schon früh an, vor vollendeter Längsstreckung und vor der übrigen Peridermbildung. Letztere geht vielmehr der Regel nach von den Rändern der Lenticellen aus, sobald sich in diesen ihre Phellogenschicht gebildet hat, und setzt sich von da aus über die Trieboberfläche fort. Ausnahmen hiervon sind selten und anscheinend nur individuell[1]). Allerdings folgen beide Vorgänge einander oft unmittelbar, so dass man ohne grossen Fehler von gleichzeitigem Auftreten von Periderm und Lenticellen reden kann. An Trieben mit langlebiger Epidermis dagegen (Sophora japonica, Rosa canina, Negundo, Acer striatum) erscheinen die Lenticellen schon im ersten Jahre, also lange vor der Weiterverbreitung des Periderms.

Es ist selbstverständlich, dass, je nachdem die Peridermanlegung in oder unter der Epidermis erfolgt, einzelne Verschiedenheiten bezüglich der beschriebenen Verhältnisse, zumal des Anschlusses der Phellogenabschnitte aneinander stattfinden. Für dieselben sei auf Stahl's Arbeit verwiesen.

In den Oberflächenperidermen werden soviel bekannt alle ursprünglichen Lenticellen in der beschriebenen Weise unter Spaltöffnungen gebildet.

Unabhängig von Spaltöffnungen tritt zweitens die Lenticellenbildung an in Entstehung begriffenen oder schon älteren Peridermen ein, indem, wie kurz gesagt werden kann, die phellogene Meristemschicht an circumscripten Stellen anstatt gewöhnlichen Periderms Lenticellengewebe erzeugt. Beginnt dieses, nachdem schon Korkschichten vorhanden sind, so werden letztere durch die wachsende Lenticelle gesprengt. Eine nähere Beschreibung dieser Vorgänge ist nach dem oben Angegebenen überflüssig; für einige Specialfälle, auch für die nicht streng hierhergehörige eigenthümliche Lenticellenbildung in den Blattinsertionsstellen bei Abies pectinata, sei wiederum auf Stahl's Arbeit verwiesen.

Von Spaltöffnungen unabhängige Lenticellen entstehen (mit selbstverständlicher Ausnahme der überhaupt lenticellenlosen Pflanzen) auf den inneren Peridermen, sowohl den erstgebildeten als den wiederholten, zugleich mit der Anlegung der übrigen Peridermschicht.

Nach Stahl's Beobachtungen an Pirus Malus und nach Haberlandt's unten zu erwähnenden Zählungen können sie aber auch auf älteren, länger in Wachsthum begriffenen, sowohl oberflächlich als endogen entstandenen, zwischen den erstvorhandenen successive neu gebildet werden.

Letztere Neubildungen vermehren die Zahl der Lenticellen eines der Dilatation folgenden Periderms. Die auf wiederholten Peridermen auftretenden

1) Siehe Stahl, l. c. 23.

ersetzen diejenigen Lenticellen, welche durch die Borkeabscheidung verloren gehen. Wird die Borke in Schuppen abgestossen, wie bei Platanus, Pirus malus, so erscheinen die neuen auf der durch die Abstossung blossgelegten Fläche. Bei Bäumen mit längsrissiger haftender Borke, wie Robinia, Prunus domestica, Populus-Arten, Ginkgo, liegen die lebenden Lenticellen im Grunde der Längsfurchen. Die ersten Rindenrisse gehen durch die erstgebildeten Lenticellen selbst und bewirken für diese die bezeichnete Stellung; neue entstehen dann in den durch späteres Einreissen im Grunde der Furchen successive entblössten Peridermschichten. Nach den wenigen vorhandenen Zählungen und nach Schätzung nimmt die Zahl der auf dem gleichen Querabschnitt befindlichen Lenticellen mit der Dilatation stetig zu, wenigstens bei vielen Bäumen; und wahrscheinlich wohl in um so höherem Maasse, je geringer das Dilatationswachsthum der einzelnen Lenticelle ist.

Die Vertheilung der Lenticellen an einem Triebe richtet sich, den bisher besprochenen Thatsachen zufolge, im Allgemeinen nach der der Spaltöffnungen, dem Bau der älteren Rindenoberfläche, Borkeform u. s. w. Hierzu kommt noch eine von allen diesen Verhältnissen unabhängige Erscheinung, nämlich dass die Vertheilung zwar an aufrechten Trieben ringsum gleichförmig ist, an horizontal gewachsenen aber die Oberseite weniger Lenticellen hat als die Unterseite. Der Unterschied zwischen beiden Seiten ist verschieden je nach den Species und je nach dem Alter der Triebe eines Baumes; in letzterer Beziehung derart, dass er in der Jugend am grössten ist und sich mit fortschreitendem Dickenwachsthum mehr und mehr ausgleicht. Von den von Haberlandt hierfür bei einer Anzahl Baumspecies (Gleditschia-Arten, Tilia, Ulmus campestris) gefundenen Zahlen seien hier einige, zugleich um die successive Vermehrung der Gesammtmenge der Lenticellen zu veranschaulichen, mitgetheilt; die Zahl der Oberseite als Zähler, die der Unterseite als Nenner eines Bruches geschrieben.

20^{cm} langes Zweigstück von

Gleditschia triacanthos:	1jährig: $\frac{73}{210}$;	3—5jähr.: $\frac{110}{241}$;	10—15jähr.: $\frac{150}{290}$,
Ulmus campestris:	– $\frac{55}{70}$;	– $\frac{66}{78}$;	– $\frac{95}{96}$.

Capitel XVI.

Anomaler Dickenzuwachs bei Dicotyledonen und Gymnospermen.

§ 180. Das secundäre Dickenwachsthum von Stamm und Wurzel ist bei einer Anzahl Dicotyledonen und Gymnospermen von demjenigen verschieden, welches nach seinem Vorkommen bei der überwiegenden Mehrzahl das normale heisst; es wird daher anomal genannt.

Den Anomalien können erstlich schon jene nicht seltenen Fälle zugerechnet werden, wo in Folge stark excentrischen Wachsthums des Holzkörpers, bei

ringsum annähernd gleichstarkem Rindenzuwachs, Stamm oder Wurzel Formen erhalten, welche von den gewöhnlichen annähernd conischen oder cylindrischen erheblich abweichen; wo aber die übrigen Verhältnisse die normalen sind. Hierher gehört als exquisiter Fall der von Schacht[1]) beschriebene aufrechte Stamm von Heritiera Fomes, welcher, soweit die Beschreibung ein Urtheil gestattet, in sonst normaler Weise, anfänglich ringsum gleichmässig, dann aber ganz vorwiegend an zwei einander gegenüberliegenden Kanten in die Dicke wächst, so dass er die Gestalt eines z. B. bei $1^1/_2$ Fuss Breite nur 1 Zoll dicken Brettes erhält. In sehr auffallender Form treten solche Erscheinungen auf bei Lianenstämmen: Cissus-, Piper-Arten mit bandförmigem Stamme[2]); Cassia quinquangulata[3]) mit tief fünf- und mehrlappigem Stammquerschnitt, dessen Vorsprünge vor den Blattorthostichen stehen; Lantana spec.[4]) mit vier durch tiefe Furchen getrennten Längsvorsprüngen, welche regelmässig mit den Blattinsertionen alterniren u. a. m. Bei genannten Lianen tritt im Alter oft eine Spaltung des ganzen Stammes in den Furchen ein. Wiederum hierher gehörige, minder regelmässige Ungleichheiten finden sich nicht selten bei Wurzeln, charakteristisch z. B. bei der von Ononis spinosa, welche Wigand[5]) beschreibt. Alle diese Erscheinungen stellen in anatomischer Beziehung nur exquisite Fälle der allgemein verbreiteten Erscheinung excentrisch-ungleicher Ausbildung der Holzschichten dar, welche den angeführten Beispielen als specifische Eigenthümlichkeit zukommt, während sie bei anderen Gewächsen als individuelle oder durch nachweisbare physiologische Ursachen hervorgerufene Erscheinung eintreten kann. Sie sind daher hier, unter Verweisung auf § 138 und 140, von der weiteren Betrachtung auszuschliessen.

§ 181. Gegenstand besonderer anatomischer Betrachtung sind vielmehr diejenigen Wachsthumsanomalien, welche durch andere Anordnung der das Wachsthum unterhaltenden Initialschichten, andere Vertheilung der Gewebe, besondere Dilatationserscheinungen von den normalen Fällen verschieden sind. Es ist von vornherein festzuhalten, dass auch die zu besprechenden Anomalien von den gewöhnlichen, zumeist ganz nach dem normalen Dicotyledonentypus gebauten Anfängen ausgehen; dass es sich auch bei ihnen handelt um Neubildung von secundärem Holz und secundärem Baste, welche sich aus denselben Gewebearten wie die normalen aufbauen; dass die Bildung jener von Folgemeristemen und Cambiumschichten ausgeht, welche sich, wenn einmal vorhanden, den normalen im Wesentlichen gleich oder sehr ähnlich verhalten; und dass endlich die den cambiogenen Zuwachs begleitenden Erscheinungen, wie Dilatation, Peridermbildung u. s. w., an und für sich ebenfalls denen der normalen Fälle gleich sind. Es werden daher auch dieselben Benennungen angewendet werden, und zwar in demselben Sinne, wie in den vorstehenden Paragraphen, soweit nicht besondere Modificationen durch besondere Ausdrücke angegeben sind.

Die zu betrachtenden Verhältnisse sind von einander und von den normalen qualitativ und quantitativ in sehr ungleichem Grade verschieden, untereinander

1) Lehrb. I, p. 344.
2) Crüger, Bot. Ztg. 1850, 121.
3) Crüger, ibid. 1851, 469.
4) Fr. Müller, Bot. Ztg. 1866.
5) Flora, 1856, p. 673.

und mit normalen durch mancherlei Uebergänge verbunden. Sieht man von letzteren ab, so handelt es sich um folgende Haupterscheinungen.

1. Anomale Vertheilung der Gewebe in Holz- und Bastzone, bei normal angelegtem, normal orientirtem, und dauernd normal thätigem Cambium: § 182—186.

2. Anomale Anlegung und Stellung von Cambium, Holz und Bast; und zwar:

a) Ausser dem normalen Cambiumring tritt ein zweiter, ihm concentrischer an der Innengrenze des Holzrings auf: § 187.

b) Anstatt des einen normalen Cambiumringes im Bündelring treten um die primären Gefässbündel mehrere getrennte Cambien nebeneinander auf, sei es je um ein Gefässbündel, sei es je um eine Gefässbündelgruppe eines. Ihre Stellung zwischen Gefäss- und Siebtheil des oder der Bündel und die Anordnung der secundären Holz- und Bastproduction in Beziehung auf diese sind den normalen gleich: § 188, 189, selten umgekehrt: § 190. Ihre Productivität ist (im Vergleich zu c)) dauernd. Man kann sie, zum Unterschied von dem normalen allgemeinen, partielle Cambien nennen, die aus ihnen hervorgehenden secundären Zuwachsringe resp. Zonen partielle Zuwachs- resp. Holz- und Bastringe im Gegensatz zu dem normalen allgemeinen Ring. Der Kürze halber wird oft schlechtweg vom Holzring geredet, wenn der gesammte Ring gemeint ist.

c) Erneuerte Zuwachszonen. Der Dickenzuwachs beginnt normal, bleibt dann stehen, wird fortgesetzt durch eine neue Cambiumzone, welche ausserhalb der ersten im Parenchym aus Folgemeristem entsteht, und diese sowohl wie eine unbestimmte Anzahl folgender kann sich der ersten gleich verhalten und gleich dieser durch eine neue ersetzt werden. Die successiven Zonen resp. Cambien sind annähernd concentrisch und entstehen in centrifugaler Folge; ihre Anordnung und Productivität, so lange sie dauert, sind normal. § 191.

d) Extrafasciculares Cambium: die Cambiumzone geht nicht gleich der normalen durch den primären Bündelring, sondern liegt ganz ausserhalb desselben; die Anordnung der Producte ihrer Thätigkeit ist von der normalen verschieden: § 192 und 196.

3. Anomale Dilatation des inneren alten dem Holzkörper angehörenden Parenchyms, meist verbunden mit Auftreten neuer, aus Folgemeristem hervorgehender intercalarer Holz-, Bast- und Cambiumzonen: § 193, 194.

Alle diese Haupterscheinungen zeigen nicht nur vielfach gegenseitige Annäherungen, sondern kommen auch mannichfaltig miteinander combinirt vor. Die nachstehende Darstellung der concreten Fälle ist allerdings möglichst nach ihnen geordnet, kann aber nicht streng nach ihnen eingetheilt werden, wenn sie nicht alle Anschaulichkeit aufgeben und endlose Wiederholungen bringen soll. Die bei den einzelnen Rubriken angegebenen Paragraphen bezeichnen meist nur diejenigen Stellen, wo die hauptsächlichsten Beispiele für dieselben zu finden sind.

Die Consequenzen des Dickenzuwachses bezüglich der Veränderungen der peripherischen Theile, Dilatation, Verschiebungen, nachträgliche Metamorphosen in der Rinde, Peridermbildungen sind bei den anomalen Stämmen im

Allgemeinen die gleichen und in gleicher Weise variirt wie beim normalen Secundärzuwachs. Im Einzelnen sind sie noch wenig untersucht. Sie werden daher in Nachstehendem nur gelegentlich und kurz berücksichtigt werden.

Wo sich Cambium, Holz- und Baststränge aus Folgemeristem entwickeln, entsteht dieses immer durch Theilung von Parenchymzellen, diese sind wie gewöhnlich meist relativ kurz, jene genannten Gewebe aber aus langgestreckten Elementen aufgebaut. Jene Neubildungen müssen daher Verschiebung und Verdrängung der vorhandenen Gewebe zur Folge haben. Mit Ausnahme des einen, von Radlkofer, Nägeli und Eichler untersuchten und discutirten, unten zu erwähnenden Falles von Cocculus palmatus sind über diese Erscheinungen genauere Beobachtungen nicht angestellt.

Wie fast alle anatomischen Eigenthümlichkeiten sind auch die Anomalien des secundären Dickenwachsthums theils augenscheinliche Anpassungserscheinungen, zum Theil selbst aus mechanischen Ursachen direct zu erklären; anderntheils unerklärte, als vererbt zu betrachtende anatomische Charaktere. In die erste Kategorie gehören die Anomalien der windenden und kletternden Lianenstämme aus den verschiedensten Familien, deren nicht kletternde Angehörigen normales Wachsthum besitzen, wie den Bignoniaceen, Sapindaceen, Leguminosen, Malpighiaceen und anderen unten zu nennenden. Die Lianen aus einzelnen Familien, zumal den Sapindaceen, zeigen, grösstentheils wenigstens, ganz besondere Eigenthümlichkeiten. Andrerseits tritt mehrfach eine merkwürdige Uebereinstimmung hervor zwischen solchen, welche möglichst differenten Familien zugehören, wie z. B. Menispermum und Gnetum, Bignonia und einzelnen Apocyneen u. a. m. — In die zweite Kategorie der unerklärten anatomischen Charactere gehören die für Chenopodiaceen und Verwandte, für Strychnos, Avicennia u. v. a. zu beschreibenden Erscheinungen. Es genügt wohl, hierauf kurz hinzuweisen und weitere Betrachtungen so lange zu unterlassen, als nicht exacte Untersuchungen über die Einzelfälle vorliegen.

§ 182. Als erster und einfachster Fall *anomaler Vertheilung der Gewebe bei normalem Cambium* ist das Verhalten zu nennen, dass die Holzproduction seitens des letztern längsstreifenweise ungleich, an den dabei benachtheiligten Streifen aber die Bastproduction um so ausgiebiger ist. Der Holzkörper erscheint daher für sich allein in bestimmter Form excentrisch ungleich, oder gefurcht, im Querschnitt eingeschnitten gelappt. Die Excentricität wird aber ausgeglichen, die Furchen ausgefüllt durch entsprechend mächtige und entsprechend gestaltete Bastmassen, die Gesammtform des Stammes oder der Wurzel ist der des Holzkörpers unähnlich. Abgesehen von Fällen ganz leichter Ungleichheiten gehört zunächst hierher die Wurzel von *Polygala Senega*,[1]) in welcher in der Regel der Holzkörper nur nach der einen, der Bastkörper nur nach der andern ohngefähren Längshälfte stark in die Dicke wächst. Ersterer erhält im Querschnitt die Form eines mit der Peripherie nach seiner geförderten Seite gekehrten Halbkreises oder eines Kreises mit breitem Ausschnitt an der benachtheiligten Seite. Der Querschnitt der Rinde stellt um die geförderte Holzhälfte einen schmalen Ringabschnitt dar, an der andern Seite

1) Walpers, Bot. Ztg. 1851, p. 297. — Wigand, in Flora l. c. Abbildungen in Wigand, Pharmacognosie, u. Berg, Bot. Ztg. 1857, Taf. I; Atlas, Taf. VIII.

einen grossen Ellipsenabschnitt. An der getrockneten Wurzel springt der geförderte Rindenstreif in Form des bekannten Kiels vor.

§ 183. In weit charakteristischerer Form treten die in Rede stehenden Ungleichheiten auf in den mit tief gefurchtem Holzkörper und in die Furchen einspringenden Bastplatten versehenen Stämmen von Lianen: Bignoniaceen, Phytocrene und anderen unten zu nennenden.

Bei den rankenden Bignoniaceen[1]), Fig. 224—226, beginnt der secundäre Holz- und Bastzuwachs, ausgehend von einem normalen Cambiumring, mit der Bildung einer ringsum gleich dicken, also ebenfalls ringförmigen Holz- und Bastzone von normalem Bau. Letztere wird gegen die primäre Aussenrinde durch eine unterbrochene Faserbündelzone abgegrenzt. In jedem Internodium



Fig. 224.



Fig. 225.


Fig. 226.

sind vier Bündel dieser Zone (*f*) von Anfang grösser als die übrigen. Sie liegen, nach Crüger immer, in vier mit den Blattorthostichen regelmässig alternirenden, auf das gerade gedachte Internodium bezogen senkrechten Ebenen, im Querschnitt also kreuzweise geordnet.

Schon mit Beginn des secundären Dickenzuwachses bleibt nun, in dem vor den vier grossen kreuzständigen Faserbündeln gelegenen Längsstreifen, der Zuwachs des Holzkörpers hinter dem seines übrigen Umfangs zurück, in der

Fig. 224. Anisostichus capreolata Bur. Querschnitt durch einen vierjährigen Ast, dreimal vergr. Die Jahresringe und Markstrahlen im Holzkörper durch Radialstreifen, Bastschicht und Bastplatten durch concentrische Striche angegeben. Die länglichen Figuren in der peripherischen Rinde und die dunkeln Striche in dieser und den vier Platten deuten die Faserstränge an; *f* die vier grösseren dieser. Das Mark punktirt.

Fig. 225. Querschnitt durch einen unbestimmten Bignoniaceenstamm, (Pleonotoma?) aus Schleiden, Grundz.; nat. Gr.

Fig. 226. Melloa populifolia Bur. (Bignonia No. 17, Fr. Müller, Bot. Ztg. 1866). Querschnitt durch einen Ast, zweimal vergr. Rinde und Rindenplatten schraffirt, Holz weiss gelassen. Die vier ersten zurückgebliebenen Holzstreifen mit · bezeichnet, Markscheide radial gestreift, Mark weiss. Die punktirten Stellen rings um die Markscheide sind grosse Parenchyminseln, deren Dilatation später das Holz zerklüftet und sprengt.

---

1) Gaudichaud, Recherches etc. sur l'organographie etc. des végétaux. (Mém. présentées à l' Acad. des sciences Tom. VIII.) Paris 1841. Idem in Archives de botanique II (1833). — A. de Jussieu, Monogr. des Malpighiacées. Archives du Muséum T. III. (1843). — Mettenius in Linnaea Bd. 19 (1847). — Schleiden, Grundzüge, 3. Aufl. II, 165. — Crüger, Bot. Ztg. 1850, p. 101. — v. Mohl, Bot. Ztg. 1855, p. 875. — Bureau, Monogr. des Bignoniacées, Paris 1864, p. 120. — Id. im Bullet. soc. bot. de France, 1872, p. 14. — F. Müller, Bot. Ztg. 1866, p. 65.

Production von secundärem Baste findet das umgekehrte Verhältniss statt. Während im übrigen das Holz in dem für holzige Dicotylen gewöhnlichen Maasse zunimmt und von einer relativ schmalen Bastschicht umgeben bleibt, erscheint es in den vier bezeichneten Längsstreifen erst eingebuchtet und bald durch eine von ebenen Seitenflächen begrenzte, mit fortschreitendem Dickenwachsthum an Tiefe zunehmende Furche unterbrochen, im Querschnitt vierlappig; die Furche aber wird genau ausgefüllt durch eine aussen in die ursprüngliche Rinde übergehende Bastplatte, derart, dass die cylindrische oder kantige Stammoberfläche durch das ungleiche Holzwachsthum keine wesentliche Gestaltveränderung erfährt. Die Cambiumzone umzieht einestheils die vier vorspringenden Abschnitte des Holzkörpers bis an die Ränder der Bastplatten und anderntheils die Aussenfläche der vier im Wachsthum zurückbleibenden Holzstreifen; sie bildet an beiden Orten sowohl Holz als Bast, nur in dem bezeichneten ungleichen Mengenverhältniss. An den Seitenflächen der Bastplatten, von den Rändern bis zur Innenfläche der Furchen, ist sie unterbrochen; sobald die Einbuchtungen des Holzkörpers beginnen, verlieren die Zellen am Rande dieser die cambialen Eigenschaften und nehmen die von Markstrahlenparenchym an. An jedem Rande jedes der somit getrennten acht Abschnitte der Cambiumzone bilden hinfort die diesem nächstangrenzenden Zellen nur Markstrahlenparenchym; die des Randes der vorspringenden Holzabschnitte vorwiegend in der centrifugalen Folge der Holzmarkstrahlen, die im Furchengrunde gelegenen in der centripetalen der Baststrahlen.

Die Seitenflächen jeder Bastplatte werden daher begrenzt durch einen mehr- bis vielreihigen Markstrahl, welcher in einen der Bastplatte angehörenden, centripetal wachsenden und einen dem anstossenden Holzvorsprung zugehörigen, vorwiegend centrifugal wachsenden Radialabschnitt zerfällt. In Folge der ungleichsinnigen Progression ihres Zuwachses findet zwischen beiden Radialabschnitten, mit anderen Worten zwischen den Seitenflächen der Bastplatte und den angrenzenden der Holzvorsprünge, eine stete Verschiebung statt; beide Flächen sind nicht miteinander verwachsen, auf Durchschnitten, auch frischer Internodien, erscheint zwischen beiden oft eine spaltenförmige Lücke; die Bastplatte steht nur an ihrer Aussen- und Innenseite mit der Umgebung in festem Gewebeverband. Wie schon gesagt wurde, erfolgt aber auch von den Cambiumschnitten im Furchengrunde aus ein langsamer Holzzuwachs und in dem Maasse als dieser fortschreitet, tritt eine feste Verwachsung (und meist Verholzung) der Radialabschnitte des Markstrahls ein, soweit die Holzbildung nach aussen reicht.

Der feinere Bau des Holzes zeigt bei den näher untersuchten Arten keine besonders bemerkenswerthen Eigenthümlichkeiten. Seine Stränge bestehen z. B. bei Bignonia (Anisostichus Bur.) capreolata[1]) aus weiten Tüpfelgefässen, engeren spiralfaserigen Tüpfelgefässen und gefässähnlichen Tracheiden, Holzfasern, paratrachealem Strangparenchym und Ersatzfasern; sie werden von zahlreichen ein- bis wenigreihigen Markstrahlen durchsetzt, zu welchen die breiten an den Grenzflächen der vier zurückbleibenden Holzabschnitte hinzukommen. Letztere Abschnitte sind bei genannter Species ausser der angegebe-

1) Vgl. Sanio, Botan. Ztg. 1863, p. 407.

nen Begrenzung von dem übrigen Holze ausgezeichnet durch ihr in Folge des Mangels oder der Spärlichkeit der weiten Tüpfelgefässe dichteres Gefüge. Anderen Arten fehlt diese Differenz zwischen den zurückbleibenden und den vorspringenden Holzstreifen. Die Gattung Clytostoma ist nach Bureau von den meisten andern durch sehr dichtes compactes Holz, mit sehr engen Gefässen ausgezeichnet. Auch die Rinde ist im Allgemeinen von normalem Bau. Der Bast besteht aus normalem Weichbast, welcher von schmalen concentrischen unterbrochenen Bastfaserzonen durchsetzt wird. Speciell in den Bastplatten sind die erstgebildeten secundären Weichbastzonen schmal, wenig dicker als die mit ihnen abwechselnden Faserzonen, die später gebildeten oft von durchschnittlich viel grösserem, übrigens wechselnd ungleichem Radialdurchmesser. Der Weichbast besteht, zumal in den Platten aus den schon im V. Capitel erwähnten, meist weiten Siebröhren, welche in der gewöhnlichen Form von zarten Cambiformzellen umgeben sind. Auch hier sind, nach Gattungen und Arten, mannichfaltige Specialdifferenzen vorhanden.

In den bisher beschriebenen Erscheinungen stimmen sämmtliche rankende und mit vier einspringenden Bastplatten versehene Bignoniaceen überein. Ausnahmsweise und als individuelle Abweichung findet sich statt der Zahl Vier die Fünfzahl. Bezüglich weiteren Verhaltens finden Verschiedenheiten statt, welche nach Bureau mit den auf Blüthen- und Fruchtbildung gegründeten Gattungsdifferenzen genau in Correlation stehen.

Die Zahl der zurückbleibenden Holzstreifen und einspringenden Bastplatten bleibt bei einer Anzahl Genera immer auf die beschriebenen Vier beschränkt. Bei zahlreichen anderen dagegen treten zu den vier primären Platten mit dem fortschreitenden Dickenwachsthum successive neue hinzu, welche sich von ihrer Entstehung an den zugehörigen primären in allen wesentlichen Punkten gleich verhalten und in den gewöhnlichen regelmässigen Fällen so geordnet sind, dass jede Bastplatte nächsthöherer Ordnung den Holzvorsprung, an welchem sie entsteht, in zwei annähernd gleiche Lappen theilt (Fig. 226). Sämmtliche Bastplatten gleicher Ordnung entstehen annähernd gleichzeitig, springen daher annähernd gleichweit nach innen vor, die successive von 4 auf 8, 16, 32 vermehrten Lappen des Holzkörpers zeigen daher regelmässige dichotome Theilung und Anordnung. In höherem Alter des Stammes können diese Verhältnisse unregelmässiger werden.

Bei manchen Gattungen hat jede einzelne Bastplatte ausschliesslich die beschriebenen Wachsthumserscheinungen, bleibt daher immer überall gleich breit. Bei anderen dagegen werden die Platten nach aussen stufenweise breiter dadurch, dass von jedem Holzvorsprung, nachdem er um ein Bestimmtes in die Dicke gewachsen, der die Bastplatte begrenzende Radialstreif seinerseits im Wachsthum zurückbleibt, während der diesem angrenzende Cambiumabschnitt eine schmale Bastplatte in der oben beschriebenen Weise bildet und der erstvorhandenen seitlich anfügt. Indem der gleiche Vorgang sich mit fortschreitendem Dickenzuwachs periodisch — vielleicht jahresschichtweise? — wiederholt, wird jede Bastplatte beiderseits nach aussen stufenartig breiter. Jeder Stufenabschnitt derselben sowohl wie der zu ihm gehörige zurückbleibende radiale Holzstreif hat die oben für die primären beschriebenen Eigenschaften. Je nach dem Einzelfall entsteht jede successive Stufenordnung zu beiden Seiten einer

Platte und sämmtlicher Platten eines Stammquerschnitts in mehr oder minder gleicher Entfernung von der Mitte, die gesammte Stufenanordnung wird hierdurch in verschiedenem Grade regelmässig oder unregelmässig. Vgl. Fig. 225, 226. —

Die beschriebene Verbreiterung der Bastplatten nach aussen ist eine bleibende, wenn die Holzabschnitte, welche die successiven Stufen begrenzen, sich bei fernerem Zuwachs derart verbreitern, dass die Grenzflächen gerade radial gestellt bleiben. (Fig. 225). Es kommt aber bei bestimmten Genera vor, dass die Holzabschnitte an den Seiten der Bastplatten beim Dickenwachsthum nicht nur in der Richtung der Radien wachsen, sondern auch in tangentialer Richtung derart successive breiter werden, dass sie sich gegen die Bastplatte drängen und diese zusammendrücken, die Elemente dieser verschiebend und zerstörend. An den successiven Stufen wiederholt sich derselbe Process, so dass ältere Platten abwechselnd breiter und durch die gleichsam in sie eingedrängten einander von beiden Seiten her oft berührenden, selbst übereinandergreifenden Stufenkanten zu ganz schmalen Streifchen zusammengedrückt sind. (Vgl. Fig. 226).

Zu diesen mannichfach variirten Erscheinungen kommen endlich im alten Stamme bei bestimmten Gattungen theils concentrische erneuerte Zuwachsringe, theils Spaltungen des ersten durch nachträgliches intercalares Wachsthum, von welchen in späteren Paragraphen die Rede sein wird.

Die Wurzeln der in Rede stehenden Pflanzen sollen nach Crüger bei vielen Arten dieselbe Lappung des Stammes mit einspringenden Bastplatten wie die Stämme haben, mit dem Unterschiede, dass Zahl und Anordnung der Lappen und Platten minder regelmässig sind. Bureau's Angaben stehen, auch für die von Crüger speciell angeführte Bign. Unguis, hiermit im Widerspruch, indem nach demselben Bastplatten nicht vorhanden sind, sondern die derben, aus Gefässen und Holzfasern bestehenden Massen des Holzkörpers nur mannichfach zerklüftet werden durch Parenchymstreifen, welche theils radial von aussen her einspringen, theils quergestellt sind und die radialen Streifen netzförmig verbinden. In den knolligen Anschwellungen der Wurzeln, welche für die Genera Glaziovia Bur. und Bignonia Bur. charakteristisch sind, ist das Parenchym massenhaft zwischen relativ kleinen Gefäss- und Fasersträngen entwickelt. Es ist hiernach also in diesen Fällen einfach der Bau parenchymreicher Wurzeln vorhanden. Auch bei 2—3jährigen Wurzelästen von An. capreolata finde ich die charakteristische Stammstructur nicht. Der Holzkörper ist im Querschnitt nur leicht undulirt, aus sklerotischen Elementen aufgebaut, mit ein bis wenigreihigen Markstrahlen; die Bastschicht schwach, mit wenig zahlreichen relativ kleinen Siebröhren, und kleinen zerstreuten Fasergruppen an der Aussengrenze; die Aussenrinde, wie schon p. 563 erwähnt, persistent, zartwandig-parenchymatisch und von einem Oberflächenperiderm umgeben. —

Die anatomischen Gattungscharaktere der Bignoniaceenstämme, welche Bureau aufstellt, gründen sich theils auf die Combinationen der verschiedenen oben angegebenen Erscheinungen, theils auf specielle Structurverhältnisse von Holz, Rinde, Periderm, endlich auf die Gesammtform des Stammes. Da es von Interesse ist, die innerhalb einer eng umschriebenen Gruppe nahe verwandter und in der Lebensweise und Anpassung übereinstimmender Pflanzen herrschenden, mit den von Fortpflanzungsorganen entnommenen Gattungscharakteren in Correlation stehenden Structur- und Wachsthumsverschiedenheiten vollständig zu kennen, so möge Bureau's Uebersicht[1]) hier in Kürze wiedergegeben werden, vorbehaltlich späterer Erläuterungen zu den mit * bezeichneten Fällen.

I. Stamm immer nur mit vier einspringenden Bastplatten.

A. Bastplatten immer überall gleichbreit. (Vgl. Fig. 224.)

a. Ohne spätere erneute Holzbildung in der Rinde.

1) Vgl. Bull. soc. bot. de France, l. c.

1. Rindenoberfläche mit dünnem Periderm: Arrabidaea DC.
2. Rindenoberfläche im Alter mit dicker Korkschicht: Paragonia Bur.

*b. Mit späterer erneuter einseitiger Holzbildung in der Rinde und unregelmässiger Gestaltung des Stammes durch dieselbe: Callichlamys Miq.

B. Bastplatten nach aussen stufenförmig verbreitert. (Vgl. Fig. 225.)

a. Stamm cylindrisch oder kantig, ohne Rinne in den Kanten.

a. Ohne Steinelemente in der Rinde.

α. Stufen der Bastplatten breit, d. h. von der Breite mehrerer durch kleine Markstrahlen getrennter Holzstrangabschnitte.

1. Stamm cylindrisch oder kaum vierkantig. Bastplatten lange gleichbreit bleibend, dann mit hohen unregelmässigen Stufen: Petastoma Miers.
2. Stamm cylindrisch, mit feinen später abgestossenen Längsriefen. Stufen der Bastplatten spät auftretend, breit, wenig zahlreich: Stizophyllum Miers.
3. Stamm cylindrisch mit vier schmalen Riefen. Bastplatten breit. Stufen von früher Jugend an vorhanden, so breit oder breiter als hoch: Cuspidaria DC.
4. Stamm wenigstens im Alter vierkantig, Rinde uneben, mit vielen Lenticellen. Bastplatten mit regelmässigen Stufen und einem breiten Markstrahl zwischen je zwei Stufenstreifen: Tynanthus Miers.

β. Stufen nicht breiter als der Zwischenraum zwischen zwei Holzmarkstrahlen. Stamm cylindrisch. Bastplatten mit sehr breiter Mittellamelle: Fridericia Mart.

b. Steinsklerenchym in der Rinde.

1. Stamm vor den Bastplatten etwas abgeflacht. Bastplatten kurz, wenig verbreitert. Stufen nicht breiter als der Zwischenraum zwischen zwei Holzmarkstrahlen. Steinelemente nur in der Aussenrinde und spärlich in dem primären Baste zerstreut: Tanaecium Sw.
2. Stamm cylindrisch. Stufen der Bastplatten wenig zahlreich. Zusammenhängender, 6—7schichtiger Ring von Steinelementen unter der Oberfläche: Adenocalymma Mart.

b. Stamm in der Jugend mit vier vorspringenden Kanten, diese später abgestossen, durch Rinnen ersetzt (vgl. Fig. 225). Stufen der Bastplatten breit, unregelmässig: Pleonotoma Miers.

C. Bastplatten durch tangentiale Verbreiterung der Holzzonen theilweise eingeschnürt und zerdrückt. Junge Triebe achteckig. Ecken später abgestossen, alter Stamm cylindrisch. Rinde dick: Pithecoctenium Mart.

II. Bastplatten successive 4, 8, 16, 32.

A. Holzkörper stets ohne Verschiebung oder Trennung der älteren Zonen durch nachträgliche intercalare Neubildungen.

a. Ohne nachträgliche Holzbildung in der Rinde.

a. Junge Triebe cylindrisch ohne abzustossende Kanten.

α. Steinelemente in der Aussenrinde und sehr zahlreich in der äusseren Bastregion, Bastplatten mit unregelmässigen Stufen: Phryganocydia Mart.

β. Ohne Steinelemente in der Rinde.

† Die vier ersten Bastplatten lang und schmal, die übrigen kurz und breit. Rinde mit rothem Farbstoff: Cydista Miers.

†† Alle Bastplatten gleich gestaltet. Rinde ohne den rothen Farbstoff.

1. Stamm seilartig gedreht, aussen mit acht abgerundeten Vorsprüngen. Bastplatten successiven Alters wenig an Länge verschieden, alle sehr schmal und mit wenigen

Stufen; die vier ersten aussen mit breiten dichtgestellten Markstrahlen. Rinde ohne Siebröhren[1]: Pyrostegia Pr.

2. Stamm nicht seilartig. Holz sehr dicht, mit sehr engen Fasern und Gefässen. Bastplatten sehr zahlreich, Stufen hoch, breit, unregelmässig, Markstrahlen zwischen der mittleren Lamelle und den seitlichen einer Platte kaum breiter, als die übrigen. Mark sehr schmal: Clytostoma Miers.
3. Stamm nicht oder wenig seilartig. Holztextur locker, porös. Stufen der Bastplatten sehr spärlich. Markstrahlen zwischen der Mittellamelle und den seitlichen breit, auffallend. Mark breit, in der Mitte schwindend: Anemopaegma Mart.
4. Stamm nicht seilartig. Zahlreiche Bastplatten mit sehr schmalen Stufen und breitem Markstrahl jederseits ihrer Mittellamelle: Lundia DC.
5. Stamm seilartig. Holz mit weiten Gefässen. Bastplatten durch die angrenzenden Holzstufen wechselnd eingeschnürt und zerdrückt. (Zuweilen Holzbildung in der Rinde, vor den Bastplatten *): Distictis Mart.

b. Junge Triebe mit sechs später abgestossenen Kanten; alte cylindrisch. Rinde dünn. Zahlreiche sehr ungleiche Bastplatten mit unregelmässigen Stufen: Amphilophium Kth.

b. * Stamm mit concentrischen (erneuerten) Holzringen in der Rinde.

1. Stamm nicht oder wenig seilartig. Markstrahlen fast von gleicher Breite: Haplolophium Cham.
2. Stamm seilartig. Markstrahlen von sehr ungleicher Breite: Glaziovia Bur.

B. * Innere Holzschichten im alten Stamm durch nachträgliche intercalare Neubildungen von Parenchym, Holz und Bast gespalten.

a. Holz mit Jahresringen. Spaltungssegmente wenig zahlreich. In der Bastschicht Holzbündel von anfangs fächerförmigem, sehr bald abgerundetem Querschnitt: Anisostichus Bur. (Fig. 224 u. 237.)
b. Keine Jahresringe. Spaltungssegmente zahlreich, wiederholt zerklüftet, dazwischen neugebildetes Parenchym. Die die Mitte des Stammes einnehmenden Segmente nach allen Seiten gerichtet.

1. Holzsegmente der Stammmitte dreikantig, ungetheilt, alle anderen dichotom gespalten: Melloa Bur. (Fig. 226.)
2. Alle Holzsegmente, sowohl die in der Mitte als die in der Peripherie des Stammes dichotom gespalten: Bignonia Bur.

§ 184. Bau und Wachsthum der Internodien von Phytocrene-Arten[2] stimmen in den Hauptzügen mit denen der rankenden Bignonien überein. Die Unterschiede zwischen beiden bestehen theils in Differenzen der feineren Structur von Holz und Rinde, theils darin, dass die Zahl der ursprünglichen Holzvorsprünge und einspringenden Bastplatten nicht vier, sondern in den untersuchten Exemplaren meist acht, seltener 13 beträgt, Ziffern, welche nach Individuen zu wechseln scheinen. Später eintretende Theilungen der ursprünglichen Holzvorsprünge durch secundäre Bastplatten sind nicht beobachtet, vielmehr steht

1) »pas de cellules grillagées dans l'écorce.« (? Ref.)

2) Griffith, in Wallich, plant. Asiat. rarior. III, p. 216, nach Lindley, Introduction to Botany p. 69. — A. de Jussieu, l. c. — Tréviranus, in Bot. Ztg. 1847, p. 400. — Mettenius, Beitr. z. Botan. p. 50. — v. Mohl, Bot. Ztg. 1855, p. 878.

die Thätigkeit des ersten Cambiums bald still und es treten dann in der Rinde erneute Zuwachszonen auf. Vgl. § 191.

Von den Structurverhältnissen seien hier, unter Verweisung auf Mettenius' Beschreibung und Mohl's Ergänzung derselben, folgende hervorgehoben (Fig. 227).

Das Mark wird umgeben von einer schmalen gleichbreit-ringförmigen Holzzone (Markscheide), welche zwischen wenig verdickten Zellen die in radialen gewöhnlich paarigen Reihen vor den Holzvorsprüngen stehenden Erstlingsgefässe enthält. Nach aussen geht diese Zone über in eine ebenfalls ringförmige, welche von zahlreichen, successive weiter werdenden Tüpfelgefässen, derbwandigen Faserelementen, Strangparenchym und schmalen Markstrahlen gebildet wird. Wesentlich den gleichen Bau behaltend setzt sich diese Tüpfelgefässzone nach aussen in die äquidistanten, im Querschnitt keilförmigen Vorsprünge (*h*) fort. Die im Dickenwachsthum zurückbleibenden Holzstreifen zwischen diesen bestehen dagegen, mit Ausnahme ihres der Markscheide angehörenden inneren Theils, der Hauptmasse nach aus zartwandigen, radial gereihten Zellen, zwischen welchen nur vereinzelte, je von wenigen derbwandigen Elementen

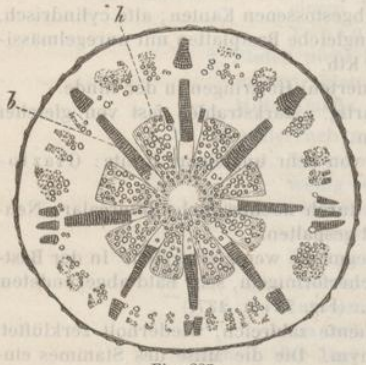


Fig. 227.

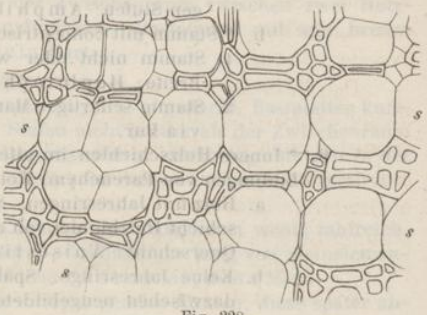


Fig. 228.

begleitete Tüpfelgefässe zerstreut stehen. — Die Bastplatten (*b*) bestehen, ihrer Hauptmasse nach aus den Cap. V erwähnten grossen scharfendigen Siebröhren (Fig. 228, *s*), und zwar liegen diese sehr regelmässig in radialen sowohl wie tangentialen Reihen, in radialer Richtung meistens von einander getrennt durch ein- bis drei- und vierfache concentrische Reihen enger Elemente, selten zu

Fig. 227. Phytocrene spec. Stammquerschnitt, zweimal vergr., von demselben Material wie die von Mettenius beschriebenen. *h* die acht Vorsprünge des grossporigen Holzkörpers, *b* die Bastplatten zwischen diesen. Seitwärts von der einen, rechts von dem mit *h* bezeichneten Holzvorsprung zwei kleine, gleiche. Parenchym von Mark und Rinde sind weiss gelassen. Aussen von dem inneren Zuwachskreis ein erneuerter, welcher, zwischen breiten parenchymatischen Markstrahlen, vor jedem inneren Holzvorsprung mehrere Stränge zeigt, die aus einem relativ grossen, jenem gleich gebauten Holztheil und einem minimalen Basttheil bestehen; und vor jeder inneren Bastplatte einen oder 2—3 grösstentheils dieser gleich gebaute, nur an ihrer Innenseite einen minimalen Holztheil besitzende Stränge. Letzterer konnte in der Fig. kaum angedeutet werden.

Fig. 228. Stück einer Bastplatte aus Fig. 227. (Ohngef. 140.) *s—s* Siebröhren. Die an diese grenzenden einfach contourirten engen Maschen sind Querschnitte von Cambiformzellen, die derb und doppelt contourirten von Bastfasern.

zweien aneinander stossend, in tangentialer Richtung dagegen meist in unmittelbarer Verbindung untereinander, selten durch jene engen Elemente ebenfalls getrennt (Fig. 228). Diese engen Elemente sind grösstentheils Sklerenchymfasern, zum kleinern Theile zarte Cambiformzellen, deren gewöhnlich je 1—2 im Querschnitt einer Siebröhre angrenzen. Die eigenthümliche Vertheilung der derbwandigen und der andern Elemente bewirkt das fast schachbretartige Ansehen des Querschnitts der Platten. An dem äussersten ältesten Theile derselben ist die Anordnung weniger regelmässig, die sklerotischen Elemente mehr vorherrschend. Ein vielreihiger breiter, aus sehr zarten Zellen bestehender Markstrahl begrenzt jede Seitenfläche der Bastplatte und setzt sich neben den zurückbleibenden Holzstreifen markwärts fort. Er scheint, wie bei den Bignonien, bei nicht ganz jungen Exemplaren aus zwei sich verschiebenden Radialabschnitten zu bestehen. Von stufenförmiger Verbreiterung der Bastplatten nach Aussen sind wenigstens Andeutungen vorhanden. Aussen von der die Holzvorsprünge umgebenden Cambiumzone, also in der normal orientirten Bastschicht, kommen hie und da sehr unregelmässig zerstreute kleine unregelmässige Gruppen der gleichen Gewebearten vor, welche die Bastplatten bilden. Ausser diesen Gruppen scheint, nach Querschnitten, die in Rede stehende Bastschicht in ihrem bei weitem grössten Theile keine Siebröhren zu enthalten, vielmehr nur aus zartwandigem Parenchym mit vereinzelten dünnen Sklerenchymfasern zusammengesetzt zu sein.

Das Vorstehende ist theils nach Mettenius' Beschreibung, theils nach den dieser zum Grunde liegenden Stammquerschnitten gegeben. Einige andere Querschnitte, auch die Abbildung bei Lindley l. c. zeigen einen in manchen Einzelheiten von dem beschriebenen etwas abweichenden Bau. Ob es sich dabei um individuelle oder Species-Differenzen handelt, ist unentschieden, da Speciesbestimmungen bei dem benutzten Material überhaupt fehlen. Nach Jussieu [1]) käme bei Phytocrene auch dichotome Lappung der Holzvorsprünge vor.

§ 185. Aehnliche Erscheinungen wie bei den Bignonien und Phytocrene, mit ähnlichen Differenzen wie zwischen diesen, finden sich bei Kletterstäuchern verschiedener anderer Familien, in verschiedenem Grade ausgebildet: innerhalb des cylindrischen oder schwach kantigen Stammes flache bis sehr tiefe Einbuchtungen des Holzkörpers und in diese einspringende, entsprechend gestaltete Bastplatten. Abgesehen von einigen vorliegenden, nicht sicher bestimmten und wenig exquisiten Fällen sind hier zu nennen Malpighiaceen aus den Genera Tetrapterys, Banisteria, auch Stigmaphyllon [2]), Peixotoa sp. [3]), Apocyneen aus den Gattungen Condylocarpon [4]), Echites; die Asclepiadee Gymnema silvestre, eine Celastrus- [5]) und eine Tournefortia-Art. [6])

Jene Peixotoa (l. c. Fig. 2) zeigt acht stumpfe, wenig hohe Vorsprünge des Holzkörpers, innerhalb der cylindrischen von gewaltigen rissigen Kork- resp. Borkenmassen umgebenen Aussenrinde. Müller's Tetrapterys (l. c. Fig. 1) zeigt sehr ähnliche Erscheinungen wie die oben p. 590, sub. II erwähnten Bignonien. In jüngern, bis etwa 1 cm dicken runden Stämmchen resp. Aesten hat der Holzkörper sechs durch Bastplatten ausgefüllte scharfe Einschnitte; in stärkeren Stämmen tritt zu diesen, und unter radialer Fortbildung derselben,

1) l. c. p. 122.
2) A. de Jussieu, l. c. p. 106.
3) Fr. Müller, l. c.
4) Idem l. c.
5) Jussieu, l. c. p. 117.
6) Crüger, Bot. Ztg. 1851, 468.

ein- bis zweimalige weitere Spaltung der Holzvorsprünge durch einspringende Bastplatten, also dichotome Lappung des Querschnitts des Holzkörpers ein. Die älteren Theile der Bastplatten werden durch tangentiale Verbreiterung der angrenzenden Holzabschnitte eingeschnürt und zusammengedrückt. Ob die (radialen) Seitenflächen der Bastplatten etwa von einer Cambiumschicht umzogen bleiben, ist unentschieden.

Bei Müller's Condylocarpon (l. c. Fig. 4) ist der Querschnitt des Holzkörpers jüngerer, bis etwa 1cm dicker Zweige rund, ringsum gleich dick. Dann beginnt die Bildung von Einschnitten und sie ausfüllenden Bastplatten — die Zahl der zuerst, gleichzeitig entstehenden scheint drei zu sein —; und zu den ersten, radial weiter wachsenden kommen successive zahlreiche neue, ihnen gleiche, so dass der ältere Holzkörper im Querschnitt reich und unregelmässig dichotom gelappt ist. Auch hier findet in den älteren inneren Theilen streckenweise Einschnürung und völlige Verdrängung der Bastplatten statt durch wulstige Vorsprünge, welche an den Seitenflächen der Holzvorsprünge nachträglich auftreten; ob ausgehend von einer an diesem Orte von Anfang an verbleibenden, oder von einer nachträglich auftretenden Cambiumzone, bleibt auch hier zu untersuchen.

§ 186. Eine weiter als die bisher betrachteten gehende Anomalie der Gewebevertheilung liegt in der Eigenthümlichkeit einiger Holzgewächse, dass sie Holz-, Cambium- und Bastring in der normalen Stellung und ohne besonders bemerkenswerthe Gestaltverhältnisse entwickeln, in dem secundären Baste aber keine Siebröhren bilden, dass letztere vielmehr, mit zartem Parenchym zu Strängen vereinigt, in dem Holzkörper enthalten sind.

Diese Erscheinung findet sich bei Strychnos, und zwar bei allen untersuchten Arten der Gattung, sowohl bei den kletternden, rankenden: Str. colubrina, toxifera, multiflora und der von F. Müller[1]) abgebildeten, nicht näher bestimmten Form, als auch bei den baum- und strauchartigen: Str. nux vomica, brachiata, innocua. Sie tritt ferner, wenn auch in anderer Form als bei Strychnos, auf bei der von F. Müller[2]) als Dicella spec. erwähnten Malpighiacee.

Von der Gattung Strychnos wurden die genannten Arten an trocknem Material untersucht; für die Untersuchung der jüngsten Entwicklungszustände diente ein lebendes Exemplar der als Str. nux vomica im Handel vorkommenden, wohl einer andern Species angehörenden Pflanze.

Die Strychnos-Arten haben im jungen Internodium einen normal orientirten Ring bicollateraler Blattspurbündel. Der nach aussen sehende (äussere) Siebtheil derselben, welcher bei der ersten Differenzirung der Bündel die ersten ausgebildeten (Protophloem-) Elemente erkennen lässt, besteht im fertig gestreckten Internodium aus kleinen Gruppen — etwa 4—6 — enger Elemente, welche kleinen Siebröhrgruppen im Querschnitt durchaus ähnlich sind. Ich will jedoch nicht entscheiden, ob sie wirklich ausgebildete Siebröhren enthalten. Nach jenen Siebtheil-Erstlingen erscheinen am Innenrande des Gefässtheils die ersten Gefässe und etwa gleichzeitig mit ihnen beginnen die Siebgruppen des Innenrandes deutlich zu werden. Die weitere Ausbildung des Gefässtheils geht dann den für Dicotylen normalen Gang; in den inneren Siebgruppen dauert Vermehrung und Wachsthum der Elemente lange an, sie werden beträchtlich gross. Zahlreiche, durch einschichtige Markstrahlen von einander getrennte Zwischenbündelchen verbinden sodann die Spurstränge zum dichten Ring. Die Zwischenbündel erhalten wenigstens theilweise auch jene kleinen äusseren Siebgruppen,

1) l. c. Fig. 10. 2) l. c. p. 59.

aber keine innern; wenigstens fehlen diese den meisten sicher. Eine Vermehrung der Elemente der kleinen äusseren Siebgruppen, wie sie bei den typischen Dicotyledonen mit dem Wachsthum der Gefässtheile gleichen Schritt hält, findet bei Strychnos nicht statt. Vielmehr wird die an jene kleinen äusseren Siebgruppen unmittelbar angrenzende, oder höchstens die nächstinnere, rings um den Stamm gehende Zellschicht zur Mutterschicht des Cambiums. Die Entstehung dieses, das konnte an dem spärlichen disponibeln Material constatirt werden, ist wesentlich die gleiche wie bei den normalen Dicotyledonen; desgleichen die Richtung der die secundären Elemente producirenden Theilungen. In der Succession dieser und der Ausbildung ihrer Producte findet aber die Eigenthümlichkeit statt, dass sie zunächst fast ausschliesslich centrifugal fortschreiten: es wird nur oder fast nur secundäres Holz gebildet. An einem jährigen 1 mm dicken Triebe der lebenden Pflanze, dessen Holzring auf dem Querschnittradius schon 10—12 Elemente, und unter diesen weite Gefässe zählt, liegen in jeder Radialreihe zwischen den äussersten fertigen Holzelementen und jenen kleinen äusseren Siebgruppen nur zwei durch eine Tangentialwand getrennte Zellen oder selbst nur eine zartwandige Zelle. Diese gehören der Cambium- und Zuwachszone an, letztere grenzt also unmittelbar an die primäre Bastzone; sie bildet mit dieser einen schmalen — aussen durch eine dichte Schicht kurzen Sklerenchyms abgegrenzten — Ring um den Holzkörper. Dieses Verhältniss dauert eine Zeit lang; an einem 2,5 mm dicken getrockneten Zweig von Str. nux vomica finde ich die Bastschicht nicht oder kaum stärker. Später ändert es sich aber; ein untersuchtes trockenes Stamm- oder Aststück von St. nux vomica von 135 mm Durchmesser hat eine etwa 0,5 mm dicke sehr vielschichtige Bastzone. Kletternde Species wie Str. toxifera, Str. brachiata u. a. scheinen noch reichlicher secundären Bast zu bilden. Die secundäre Bastschicht hat, bis auf einen wesentlichen Punkt, den Bau und zeigt die Dilatationserscheinungen wie in den normalwüchsigen Dicotyledonen. Speciell bei Str. nux vomica besteht sie aus breiten, durchweg zarten parenchymatischen Markstrahlen, ohne Steinelemente, und zwischen diesen verlaufen, den Holzsträngen correspondirend, schmale Stränge von je einigen Längsreihen gestreckter Zellen mit schrägen oder horizontalen Enden, weicher, mässig dicker, einfach und zerstreut-getüpfelter Seiten- und zarter Querwand. Die Stränge werden von zahlreichen gekammerten Krystallschläuchen begleitet. Sowohl Bastfasern wie Siebröhren fehlen vollständig. Die Siebröhren liegen vielmehr in dem Holz. Dieses hat seiner Hauptmasse nach normale Laubholzstructur. Es besteht bei der in Rede stehenden Species 1) aus breiten, zahlreichen, von liegenden Zellen gebildeten Markstrahlen, 2) schmalen Strängen und Strangabschnitten verschiedener Grade, welche sich aufbauen aus unregelmässig abwechselnden breiten Querzonen sehr derber langer Holzfasern einestheils, und grosszelligem, Tüpfelgefässe enthaltendem Strangparenchym anderntheils. In der durch diese Zusammensetzung im schwach vergrösserten Querschnitt unregelmässig-gebänderten Holzmasse liegen nun zahlreiche, durchschnittlich etwa 0,30 mm dicke Stränge von rundlicher oder breit-elliptischer Querschnittsform. Sie sind durch den ganzen Jahresring zerstreut, gewöhnlich einzeln zwischen zwei Markstrahlen gelegen, und etwas breiter als der sie führende Holzabschnitt, so dass sie beiderseits in die angrenzenden Markstrahlen einspringen; zuweilen gehen sie auch

quer durch 2—3 Holzstränge sammt den zwischenliegenden Markstrahlen. Ihr Längsverlauf folgt ohngefähr dem der Holzstränge, mit dem Unterschiede, dass sie weniger zahlreiche spitzwinklige Anastomosen als diese zeigen. Aufgebaut sind diese Stränge aus Längsreihen zartwandiger farbloser Zellen — und zwar scheint ihr Umfang ausschliesslich von solchen eingenommen zu werden — und zahlreichen stattlichen Siebröhren mit schrägen, leiterartig geordnete Siebfelder tragenden Gliedenden. Geeignete Entwicklungsstadien zeigen leicht, dass diese holzständigen Siebstränge von der Cambiumzone nach innen zu abgeschieden werden. Vgl. Fig. 229. — Die übrigen untersuchten Arten zeigen die gleichen, zum Theil noch stattlichere holzständige Siebstränge und, soweit das trockne Material unterscheiden liess, die gleiche Abwesenheit der Siebröhren im Baste.

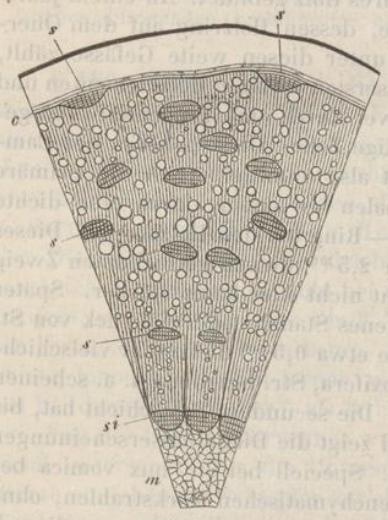


Fig. 229.

Alle untersuchten Arten haben an der Grenze zwischen Bast und Aussenrinde einen mächtigen dauernden Steinsklerenchymring und meist einzelne Sklerenchymfasern an dessen Aussenseite. Bei Str. brachiata und toxifera kommen hierzu massenhafte Steinsklerenchymgruppen im secundären Bast. Die parenchymatische Aussenrinde bildet bei allen an der Oberfläche ein starkes Periderm, zumal bei Str. innocua eine dicke, weiche Korkmasse. — Ueber den Bau des Holzes der anderen Arten sei nur bemerkt, dass es sich von dem der Str. nux vomica durch weit grössere relative Menge der derben Fasern unterscheidet, im übrigen keine allgemein bemerkenswerthen Eigenheiten zeigt. Die Detailverhältnisse sind noch näher zu untersuchen. — Von verwandten Loganiaceen fand ich bei Logania longifolia und floribunda bicollaterale Blattspurbündel, aber normalen Bast und keine Siebröhren im Holze. Gaertnera longifolia, Sykesia spec. und Fagraea lanceolata zeigen ganz normalen Dicotyledonenbau, auch keine bicollateralen Spurstränge.

Von der genannten Dicella liegen nur einige trockene, etwa 5—6 mm dicke, von Fr. Müller mitgetheilte, theils ziemlich runde, theils stark excentrisch entwickelte Stammstücke vor. Das runde Mark wird zunächst umgeben von einem überall gleich breiten, etwa acht Zellen dicken Ringe enger, regelmässig radial gereihter gewöhnlicher Holzelemente. Das übrige secundäre Holz besteht der Hauptmasse nach aus dickwandigen Tüpfelgefässen und Fasern, nebst einreihigen Markstrahlen, anderntheils aus zartwandigen Gewebemassen, welche von weiten Parenchymzellen, Siebröhren und engen, drusenführenden Krystallschläuchen gebildet, und gegen die derbwandige Masse hin durch eine

Fig. 229. Strychnos, unbestimmte ostindische Species. Stück eines Querschnitts durch einen Zweig (20). *m* Mark. *c* Cambiumzone, zwischen beiden Holzkörper mit zahlreichen grossen Gefässen. *si* Siebröhrenbündel an der Markgrenze; *s* im Holze liegende, die zwei äussersten an der Grenze der Cambiumzone, im Begriff aus dieser hervorzugehen.

fast ununterbrochene Schicht gekammerter Krystallschläuche mit kleinen klinorrhombischen Krystallen begrenzt werden. Dieses zarte, siebröhrenführende Gewebe ist in dem derben gefässführenden vertheilt in Form von anastomosirenden platten Strängen, welche im Querschnitt unregelmässig concentrische, sehr ungleich grosse und ungleich gestaltete, öfters wellig gekrümmte, manchmal anastomosirende Ringabschnitte darstellen. Dieselben bilden in dem Querschnitte Bänder und Zonen, welche der derben Holzmasse eingesetzt und durchschnittlich kleiner und schmäler sind als die mit ihnen abwechselnden derben Partien; Erscheinungen, welche dem ganzen Querschnitt ein eigenthümlich fein gebändertes, fast marmorirtes Aussehen geben. — Soviel bis jetzt an dem trocknen spröden Material ermittelt werden konnte, entsteht die ganze beschriebene Holzmasse an der Innenseite einer zarten, einschichtigen Cambiumzone. Diese wird umzogen von einer dünnen Rinde, welche keine nennenswerthen Besonderheiten zeigt, ausser dass in ihrer schmalen, zerstreute Fasern und viele kleine Krystalldrusen führenden secundären Bastschicht Siebröhren nicht gefunden werden konnten.

Weitere Structurdetails sind in den vorstehenden Andeutungen sowohl für Strychnos als Dicella theils absichtlich unerwähnt geblieben, theils bedürfen sie noch genauerer Untersuchung.

§ 187. Das Auftreten eines Cambium- und Secundärzuwachsringes an der Innenseite des aussen normal wachsenden Holzrings ist von Sanio[1]) im Stamme von Tecoma radicans entdeckt worden. Die Blattspurstränge des normal beschaffenen Bündelrings[2]), mit Ausnahme der senkrecht unter dem nächsthöhern Blattpaar stehenden, werden auf ihrer Markseite, vor den primordialen Spiralgefässen, in der Jugend begrenzt von einem kleinen Strange zarter Zellen, welche enger bleiben als die ringsum befindlichen. Die durch allseitswendige Längstheilung entstandene innerste, an das grosszellige Mark grenzende Zellgruppe jedes Stranges hört bald auf zu wachsen (einzelne ihrer Reihen dürften sich zu Siebröhren ausbilden). Die äusseren Lagen werden zu gestrecktem, später derbwandigem Parenchym. In einer mittleren Lage tritt, wenn das normale Cambium auf der Aussenseite des Holzrings sein Wachsthum begonnen hat, radiale Dehnung und tangentiale Theilung ein, und dieser Vorgang setzt sich, wie bei der Entstehung eines normalen Cambiums, von jeder Gruppe aus seitwärts fort über eine längs der ganzen Innenseite des Holzrings verlaufende Ringschicht. Diese bildet nun, gleich einem normalen Cambium, nur in räumlich umgekehrter Richtung, Holz und Bast, ersteres an die über die Innenfläche des Ringes gehende Parenchymzone anlagernd, den Bast markwärts schiebend. Beiderlei Producte des innern Cambiums sind in ihrem Bau dem secundären Holz und Bast des normalen äusseren Rings gleich, sie haben wie diese sowohl Markstrahlen als Jahresringe. Ihr allerdings sehr wenig ausgiebiger Zuwachs drängt das Anfangs breite Mark mehr und mehr zusammen. Wie lange der Vorgang dauert, wann er eventuell nach gänzlicher Verdrängung des Marks aus mechanischen Ursachen sein Ende erreicht, in welcher Beziehung er etwa zu dem häufigen Aufreissen alter Stämme steht, ist nicht untersucht.

1) Bot. Ztg. 1864, p. 61, 228.
2) Vgl. Nägeli, Beitr. I, p. 107.

Andeutungen einer ähnlichen Bildung scheinen nach Sanio[1]) bei Rumex crispus vorzukommen, doch sind hierüber noch fernere Untersuchungen nothwendig.

§ 188. Mehrere, in demselben Querschnitt nebeneinander liegende partielle Cambien und Zuwachsringe treten in der exquisitesten Ausbildung auf bei den seit Gaudichaud[2]) vielbeschriebenen Holzstämmen rankender Sapindaceen aus der Genera Serjania, Paullinia, Thinouia. Der Querschnitt in Rede stehender Stämme zeigt mehrere gesonderte Holzringe von einer gemeinsamen Rinde umschlossen, und zwar bei den meisten einen die Mitte einnehmenden grössern Hauptring und mehrere kleinere Aussenringe im Umkreis (Fig. 230, 231); seltener fünf, oder ausnahmsweise 6—7 peripherische Ringe ohne mittleren Hauptring. Radlkofer nennt den erstgenannten Bau zusammengesetzten, den zweiten getheilten Holzkörper. In beiden Fällen wird jeder Holzring rings umgeben von einer normalen, dauernd thätigen Cambiumzone und einer ebenfalls normalen Bastschicht. Jeder umschliesst ein,

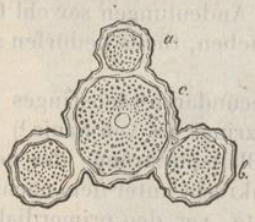


Fig. 230.

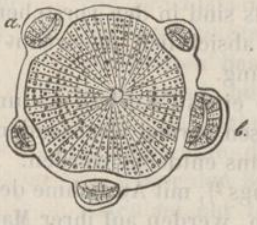


Fig. 231.



Fig. 232.

wenn auch oft unscheinbares Mark, in dessen nächster Umgebung schon Jussieu Spiralgefässe nachwies. Der Länge nach verfolgt, verlaufen die Holz- und Bastringe in den Internodien getrennt nebeneinander; in den Knoten stehen sie, in nachher noch anzugebender Form, miteinander in Verbindung, so dass für die zusammengesetzten Holzkörper die Meinung aufkommen konnte, die kleinen äussern seien dem Hauptstamm der Länge nach angewachsene Holz- und Bast-

Fig. 230 und 231. Querschnitte durch Stämme von nicht näher bestimmten Serjania- oder Paullinia-Arten. Nat. Gr. Aus Schleiden, Grundz. *a*, *b* Aussenringe, *c* Hauptring des zusammengesetzten Holzkörpers. Die Rinde ist in beiden Figuren weiss, die Holzkörper (im strengen Sinne) der Vertheilung der Gefässe entsprechend punktirt. Markstrahlen in Fig. 231 deutlich, in 230 nicht; auch das Mark ist in den Aussenringen letzterer Figur nicht angegeben.

Fig. 232. Serjania caracasana. Querschnitt durch ein junges Internodium nahe über dem Knoten (10). Nach Nägeli. Innerhalb des Sklerenchymrings *s* der Hauptring *h* und vier Aussenringe; links unten ein Aussenring in den Hauptring sich öffnend. Die schwarzen nach dem Mark gehenden Prominenzen der Ringe sind die primären Spurstränge.

---

1) Bot. Ztg. 1865, p. 179.

2) Recherches, etc. l. c. Tab. XVIII. — Vgl. ferner A. de Jussieu, Monogr. des Malpighiacées, l. c. — Schleiden, Grundzüge (3. Aufl.) II, p. 166. — Tréviranus, Bot. Ztg. 1847, p. 393. — Crüger, Bot. Ztg. 1851, p. 481. — Schacht, Lehrbuch II, p. 58. — Netto, Comptes rendus Tom. 57 (1863) p. 554 und Ann. sc. natur. 4. Sér. Tom. 20, p. 166. — Nägeli, Dickenwachsthum d. Sapindac. vgl. p. 478. — Radlkofer, Atti del Congresso botan. ten. in Firenze 1874, p. 60 und Monographie d. Gattung Serjania, München 1875.

körper axillärer Zweige. Die beschriebene Zusammensetzung kommt den Stämmen von Anbeginn der Gewebedifferenzirung an zu (Fig. 232).

Das Verständniss dieses Baues verdankt man Nägeli's entwicklungsgeschichtlicher Untersuchung einer Anzahl Formen mit zusammengesetztem Holzkörper.

Die Hauptresultate derselben sind nachstehend, zum Theil mit des Autors eigenen Worten resumirt, auf eine kurze Darstellung der Einzelerscheinungen bei einer und der Differenzen nach den verschiedenen Species muss dagegen, wegen ihrer Complication, verzichtet und auf die Originalarbeit verwiesen werden.

Die Stengel resp. Stämme der in Rede stehenden Pflanzen sind von Anfang an kantig; die Blätter spiralig gestellt; aus dem Blattwinkel entspringen ein Zweig und eine Ranke als Axillarsprossungen. Der Verlauf und die Entwicklung der primären Gefässbündel entsprechen den allgemeinen für Dicotylen gültigen Hauptregeln (Cap. VIII). An jedem Knoten treten drei Blattspurstränge und zwei Axillarspurstränge in den Stengel ein. Sie zeigen im Allgemeinen tangentialschiefen Verlauf, welcher von demjenigen der Stengelkanten mehr oder minder abweicht. Die Mediannstränge haben die Neigung, in drei Sympodien sich zu vereinigen. Beiderlei Spurstränge haben ausserdem meist radialschiefen Verlauf, sie entfernen sich von ihrer Eintrittsstelle in den Knoten an bis zu ihrem Ansatz an einen Strang eines tiefern Knotens mehr und mehr von der Stengeloberfläche. Sämmtliche Stränge sind collateral, manchmal vielleicht [1]) bicollateral.

Bei manchen, mit den hier speciell zu betrachtenden nahe übereinstimmenden Formen, wie dem von Nägeli dargestellten Cardiospermum, Paullinia sp., Serjania mexicana, stehen die Spurstränge im Querschnitt des jungen Internodiums in sehr ungleichen Abständen von der Mitte; sie umgeben ein mit vorspringenden Kanten, selbst eingebuchteten Seiten versehenes Markprisma. Nichtsdestoweniger werden sie durch eine normal orientirte allgemeine Cambiumschicht verbunden und bilden mit einander einen einfachen normalen und normal bleibenden, wenn auch kantigen oder eingefalteten Dicotyledonen-Holz- und Bastkörper.

Bei anderen Formen mit stark schiefem Strangverlauf aber werden die Einfaltungen des primären Bündelrings so tief, dass einzelne Stranggruppen, um bei dem Bilde zu bleiben, von dem Ring nach aussen gleichsam abgeschnürt, ausgeschlossen werden. Die Stränge einer solchen Gruppe stehen in verschiedener Entfernung von einander und von der Mitte des Internodiums. Die in Beziehung auf letztere äusseren der Gruppe orientiren ihren Sieb- und Gefässtheil in derselben Beziehung normal, d. h. kehren letzteren der Stammmitte zu. Bei den anderen dreht sich diese Orientirung derart um, dass sämmtliche Gefässtheile einer ausgeschlossenen Gruppe nach einem gemeinsamen in dieser selbst gelegenen Mittelpunkte sehen. Ein Strang kann auf seinem schiefen Längsverlauf successive verschiedenen Seiten einer ausgeschlossenen Gruppe und dem Hauptring angehören, muss daher alsdann successive Drehungen erfahren.

Diese Anordnungen treten schon bei der ersten Gewebedifferenzirung auf; sie gelten schon für die noch von Meristem umgebenen Initialstränge. Mit der Gewebedifferenzirung nimmt nun der Hauptring, sammt dem von ihm umschlossenen Markkörper, die schon angedeuteten normalen Eigenschaften an. Jede

1) Vgl. Nägeli l. c. p. 35.

ausgeschlossene Gruppe für sich desgleichen; der zwischen ihren einander zugekehrten Gefässtheilen liegende Meristemstrang wird parenchymatisches Mark; an der Grenze ihrer Gefäss- und Siebregion tritt ein normales Cambium ringsum auf. Zwischen Hauptring und Aussenringen gelegene entsprechende schmale Meristemstreifen nehmen den Bau von (wesentlich parenchymatischem) Rindengewebe an, welches sich in die allgemeine Aussenrinde fortsetzt. Innerhalb dieser allgemeinen Rindenhülle ändert sich, wie schon aus dem oben Gesagten hervorgeht, in successiven Querschnitten die Stellung und Gestalt der Ringe; im allgemeinen nach der von Nägeli formulirten Regel: ein Aussenring, den man nach oben oder unten verfolgt, bleibt intact und unverändert bis zum nächsten Knoten. An diesem öffnet er sich in den Hauptring, wobei die primären Stränge ihre gegenseitige Lage wechseln, und setzt sich jenseits des Knotens als Aussenring oder als Falte fort (Vgl. Fig. 232).

Die histiologische Zusammensetzung der erwachsenen Theile bietet, soweit die allerdings nicht sehr eingehenden Untersuchungen reichen, keine wesentlichen Verschiedenheiten von normalem Holz- und Rindenbau dar. Allgemein verbreitet ist das Vorhandensein eines vielschichtigen Sklerenchymfaserrings an der Innengrenze der ringsumgehenden Aussenrinde (Fig. 232). Derselbe ist anfangs überall geschlossen und wird mit fortschreitender Dilatation gesprengt und zerklüftet unter denselben Erscheinungen, welche p. 558 für Aristolochia Sipho erwähnt wurden.

Bei der Gattung Thinouia kommt in dem älteren, mehrjährigen Stamme zu den beschriebenen Erscheinungen hinzu das Auftreten rindenständiger, nach Art der Menispermeen, resp. Leguminosen erneuter Zuwachszonen. Nach Crüger's wohl hierher zu ziehenden Abbildungen [1]) treten dieselben in sehr unregelmässiger Anordnung, theils als concentrische Ringabschnitte, theils als vereinzelte Stränge auf. — Wenn ich Netto richtig verstehe, so treten auch bei Arten mit ursprünglich einfachem Holzring nachträglich erneute peripherische auf.

Radlkofers getheilte Holzkörper, welche einer bestimmten Gruppe der Gattung Serjania eigen sind, unterscheiden sich von den beschriebenen zusammengesetzten, wie schon angedeutet, nur dadurch, dass blos fünf, selten 6—7 peripherische partielle Ringe, ohne mittleren oder Hauptring gebildet werden. Fünf (resp. 6—7) stark nach aussen vorspringende Bündelgruppen, welche nur in den Knoten anastomosiren, sind von Anfang an vorhanden, jede wächst durch ein sie ringsumgebendes Cambium zu einem für sich allein normalen Ring heran.

Nach Radlkofer's Untersuchungen enthalten die meisten der zahlreichen Sapindaceen-Genera nur Arten, welche nicht klettern und normalen Stammbau zeigen. Rankende und kletternde Species kommen zu den Genera: Cardiospermum mit nicht holzigem Stamm und zwar kantigem aber normalem Holzkörper; und Serjania, Paullinia, Urvillea, Thinouia mit vieljährigem holzigem Stamm. Nicht alle Species dieser Gattungen sind aber Lianen und nicht alle, welche solche sind, haben anomalen Bau; viele nur kantigen oder gelappten, aber sonst normalwüchsigen Holzkörper.

Von den 145 Arten der Gattung Serjania haben 84 den in Vorstehendem beschriebenen zusammengesetzten, fünf den getheilten Holzkörper. Der Bau des Holzkörpers, speciell die Modificationen des zusammengesetzten nach Zahl, relativer Grösse, specieller Gestalt und Structur der Aussenringe steht jedesmal in Correlation mit den anderweiten Charak-

1) Bot. Ztg. 1851, Taf. VIII.

teren, nach welchen die Untergruppen der Gattung sich sondern. Die fünf Arten mit getheiltem Holzkörper bilden auch nach anderen Eigenschaften eine natürliche Gruppe.

Von den noch zahlreicheren Paullinia-Arten haben 12 anomalen und zwar zusammengesetzten Holzkörper. —

Thinouia ist durch das beschriebene nachträgliche Auftreten rindenständiger Holzzonen in der Peripherie des zusammengesetzten Holzkörpers ausgezeichnet; ob alle 8—10 Arten der Gattung, ist nicht entschieden.

Von den ebenfalls 8—10 Arten der Gattung Urvillea ist nur bei U. laevis anomaler Bau bekannt, und zwar ist derselbe von dem der übrigen Sapindaceen wesentlich verschieden und im § 193 zu erwähnen.

§ 189. In dem Stamme der Calycantheen bilden die Blattspurstränge, wie p. 267 beschrieben, den Bündelring und vier rindenläufige Bündel. Ersterer wird zu einem normalen Holz- und Bastkörper mit normalem Cambium; die Rindenbündel wachsen mittelst partieller Cambien zu den von Mirbel entdeckten, seither viel beschriebenen[1]) Rindensträngen heran, welche in die Dicke wachsen, so lange der Stamm lebt. Das Rindenbündel ist collateral, anfangs aus einem kleinen Gefässtheil und einem stärkern, quergezogenen Siebtheil gebildet und verkehrt orientirt, d. h. der Siebtheil nach innen, gegen den Holzring, der Gefässtheil nach aussen gekehrt. Letzterer lehnt sich aussen unmittelbar an an die breite, ohngefähr ebene Innenfläche eines starken, im Querschnitt etwa halbmondförmigen Sklerenchymfaserbündels, und wird von dem Siebtheil derart umfasst, dass die Seitenränder dieses auch noch das Faserbündel berühren. Die Grenzschicht zwischen Gefäss- und Siebtheil bleibt nun als Cambium thätig, nach der Seite des ersteren zu Holz, nach der Seite des Siebtheils zu eine Bastzone, welche das Holz umfasst, bildend. Der Rindenstrang wächst auf diese Weise nach Art eines von seinem entsprechenden Baststrange umgebenen einzelnen normalen Holzstrangs, behält aber die verkehrte Orientirung bei. Er behält ferner die breit- und stumpf dreieckige Querschnittsform, welche er mit Hinzurechnung des Faserbündels von Anfang an hat, annähernd bei, abgesehen von irrelevanten Aenderungen, Unregelmässigkeiten, welche mit der Volumsvergrösserung eintreten. Im ersten und bis zum fünften Jahre etwa ist der Holztheil des Stranges gegen den Basttheil verschwindend klein, nur wenig Elemente stark, wenn der Querschnitt des letztern schon vielgliedrige Radialreihen zählt. Später nimmt er an Mächtigkeit erheblich zu; sein Bau wird der eines normalen, durch kleine Markstrahlen getheilten secundären Holzstrangs, selbst mit Jahresringen. Die ihn umgebende Bastzone besteht nur aus Weichbastelementen, und zwar mindestens vorwiegend parenchymatischen; Siebröhren sind noch aufzusuchen. Ihre älteren Schichten erfahren, in dem Maasse als sie von der Cambiumzone wegrücken, Dilatationsveränderungen wie im normalen Baste; sie werden durch ihr eigenes Wachsthum und den seitens der die Rinde umgebenden Peridermschicht ausgeübten Druck in die stark lacunöse Aussenrinde des Stammes hineingedrängt. Die äussere stark dilatirte Bastpartie, welche sich von der minder dilatirten jüngern scharf abgrenzt, ist Woronins' äussere Cambiumzone. Die allgemeine Rinde, welche den Strang umgibt, folgt seinem Wachsthum wie dem des Hauptholzrings durch Dilatation. Im Vergleich zu letzterem ist der Dickenzuwachs der Rindenstränge gering; in dem von Woronin unter-

1) Vgl. p. 267. Ausführliche Literaturangaben bei Woronin l. c.

suchten 23jährigen Stamm beträgt der gesammte Querdurchmesser des stärksten kaum 2 mm, bei 45—55 mm dickem Hauptholzring. Auf der Aussenfläche des Stammes bilden die Rindenstränge stumpfe schwache Vorsprünge. In dem von Mirbel untersuchten sehr alten, drei Zoll, also etwa 80 mm dicken Stamm hatten die vier Rindenstränge Kleinfingerdicke.

Eine Andeutung cambiogenen Dickenwachsthums findet sich auch an den concentrischen Rindenbündeln mancher Melastomaceen (vgl. p. 353), indem eine den Gefässtheil ringsumziehende Cambiumzone die Zahl der Elemente in radialer Richtung vermehrt. Erheblicher Zuwachs findet aber, wenigstens bei den untersuchten Arten, nicht statt, weil die Bündel frühzeitig mit der Aussenrinde als Borke abgestossen werden.

§ 190. Partielle Cambien mit verkehrter Orientirung ihrer Zuwachsproducte kennen wir durch Schmitz[1]) für das Rhizom von Rheum-Arten.

In den knolligen Aesten des Rhizoms von Rh. officinale bilden die collateralen Blattspurstränge einen normalen und durch ein normales Cambium weitergebildeten Bündelring, welcher ein mit der Stärke der Aeste an relativem Umfang zunehmendes grosses Mark umschliesst. Durch dieses verlaufen in der Jugend, in dicht übereinander stehenden, den Knoten entsprechenden Querzonen, quere Stränge, welche die Blattspurstränge miteinander verbinden und untereinander ebenfalls netzartig verbunden sind, theils durch quere Aeste, theils durch verticale, vorzugsweise in der Nähe des Holzrings verlaufende. Alle diese Verbindungsstränge sind Anfangs je ein Bündel von gestreckten Cambiformzellen und Siebröhren; sie stehen mit den Siebtheilen der Blattspurstränge in Continuität, da wo diese ins Blatt ausbiegen. Schon sehr früh tritt rings um jeden solchen Siebstrang eine Cambiumschicht auf und diese bildet nun nach der einen Seite parenchymreiche Holzstränge, nach der anderen Seite diesen correspondirende Weichbaststränge, beiderlei Stränge durch Markstrahlen getrennt. Und zwar schliesst die Bastbildung an den ursprünglichen Siebstrang an, die Bastschicht liegt an der Innenseite des Cambiums, die Holzschicht aber an der Aussenseite. Aus diesem ausgiebig fortschreitenden Wachsthum geht ein Strang hervor, welcher bis über 1 cm dick wird und immer die charakteristische verkehrte Anordnung von Holz und Bast behält. Die zahlreichen, mit demselben Farbstoff wie in der Wurzel (p. 533, 540) versehenen Markstrahlen geben seinem Querschnitt eine reiche radiale Streifung. Durchschnitte dieser Art stellen die für die Rhizomstücke der officinellen Rhabarber charakteristischen »Maserbildungen« oder »Strahlenkreise«[2]) dar. Das Dickenwachsthum der Masersträngе dauert auch nach vollendetem Wachsthum des Markes fort; Folge hiervon ist theilweise Verdrängung des Markes und Verschiebung der Stränge. Das Dickenwachsthum der Stränge reicht ferner bis zu ihrer Ansatzstelle an den ins Blatt austretenden Spurstrang und dauert im letzteren Orte auch dann fort, wenn der wachsende Holzring beide Theile umschlossen hat. Die Masersträngе liegen daher sowohl im Mark als in dem (parenchymatischen) Holze; sie laufen nach ihrer ursprünglichen Anordnung und der nachträglichen

1) Sitzungsber. der naturf. Gesellschaft zu Halle, Decb. 1874. Bot. Ztg. 1875, p. 260.
2) Vgl. Wigand, Pharmacognosie. — Berg, Atlas, Taf. XII.

Verschiebung in sehr verschiedenen Richtungen, man findet ihre strahligen Querschnitte daher sowohl auf queren als auf in anderer Richtung geführten Durchschnitten durch das Rhizom. — Die Menge der Maserstränge ist durchschnittlich um so grösser, je dicker das Rhizom. Dieselbe Erscheinung fand Schmitz am Rhizom von Rheum Emodi, aber nicht an dem der andern bei uns cultivirten Arten.

§ 191. Erneuerte successive Zuwachsringe[1]) sind eine in sehr verschiedenen Einzelformen ziemlich verbreitete Erscheinung. Der allgemeine Gang des durch sie bezeichneten Wachsthumstypus ist folgender. Sowohl im Stamme als in Wurzeln beginnt der secundäre Zuwachs in jeder Hinsicht normal und schreitet eine oft lange Zeit hindurch ebenso normal fort. Dann tritt in dem Parenchym ausserhalb des normalen ersten Cambiums, meist von einzelnen Punkten anhebend und sich dann seitwärts ringsum ausbreitend, durch vorwiegend tangentiale Theilungen die Bildung einer nachträglichen Folgemeristemzone ein, in welcher sich mit Markstrahlen abwechselnde correspondirende Holz- und Baststränge differenziren. Dieselben sind für sich nach Art eines normalen dicotylen Zuwachsrings geordnet, Holz und Bast bleiben durch eine in Bezug auf sie ebenfalls normal orientirte Cambiumzone getrennt und erhalten durch diese weiteren Zuwachs. Ihr Bau ist dem des zugehörigen normalen Secundärzuwachses in allen wesentlichen Punkten gleich. Dem Holze fehlen also auch die Spiralgefässe. Mit dem Auftreten dieses zweiten Cambiums und Ringes ohngefähr gleichzeitig erlischt, wenigstens in den genauer untersuchten Fällen, das Dickenwachsthum des normalen ersten. Wie dieser, so kann der zweite im Wachsthum stehen bleiben und von einem ihm gleichen dritten ersetzt werden und der nämliche Vorgang durch unbestimmtzählige Ordnungen sich wiederholen.

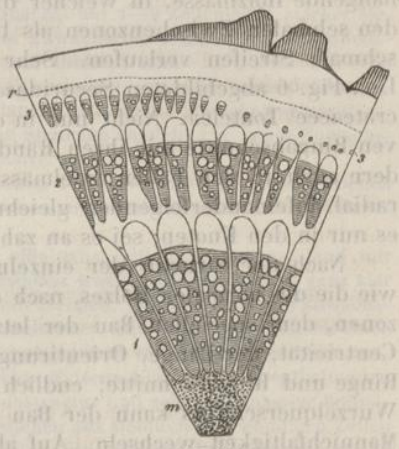


Fig. 233.

Die successiven, aus Holz, Bast und limitirtem Cambium bestehenden Ringe (Fig. 233) seien, wie schon geschehen, kurz Zuwachsringe genannt. Sie werden von einander getrennt durch ungleichnamige Gewebezonen, deren specielle

Fig. 233. Gnetum scandens. Stück eines Zweigquerschnitts (8). *m* Mark. 1, 2, 3 successive Zuwachsringe, der 3te rechts eben im Beginn der Ausbildung, links schon stärker entwickelt. *r* Steinsklerenchymring an der Innenseite der von rissigem Kork bedeckten Aussenrinde. — Rinde, Markstrahlen und Zwischenzonen sind weiss gelassen, die Baststränge desgleichen, aber durch eine einfache Linie begrenzt; die zugehörigen Holzstränge quer schraffirt, mit Aussparung der Querschnitte der grossen Tüpfelgefässe.

1) Vgl. die citirten Arbeiten von Gaudichaud, A. de Jussieu, Mettenius, Cruger, F. Müller, Bureau; ferner die in diesem Paragraphen zu citirenden von Decaisne, Nägeli, Radlkofer, Eichler, und § 192—195.

Qualität nach den zu beschreibenden Einzelfällen eine verschiedene sein kann. Die successiven Ringe können in Kürze concentrisch genannt werden, in sofern die einzelnen Abschnitte aller zu dem organischen Mittelpunkte des ganzen Stamm- oder Wurzelquerschnitts ähnlich orientirt sind. Streng zutreffend ist diese Bezeichnung nicht immer. Vielfach kommt stark excentrische Ausbildung, einseitige Förderung in verschiedenem Sinne vor. Nicht selten werden statt eines ringsum gehenden Ringes nur Abschnitte eines solchen gebildet, und diese dann oft soweit excentrisch, dass sie mit ihren Rändern an nächstinnere Ringe oder Abschnitte anstossen. In platten oder flügelkantigen Lianenstämmen, z. B. mancher Leguminosen[1]) kann man in den Kanten oft kaum mehr von Ringabschnitten, sondern eher von parallelen Streifen oder Bändern reden.

Da die Holztheile der Ringe wie bei normalem Holze meist die Hauptmasse bilden, die Basttheile relativ schwach sind, so bildet bei sehr dicht stehenden, kurzen, wechselnd nach verschiedenen Seiten sehenden und mit den Rändern immer an nächstinnere anschliessenden Ringabschnitten die Gesammtheit jener Holztheile in dem Stamm- oder Wurzelquerschnitt eine zusammenhängende Holzmasse, in welcher die zugehörigen Bastschichten zusammen mit den schmalen Zwischenzonen als bogige, unregelmässig concentrische, relativ schmale Streifen verlaufen. Sehr auffallend ist dies z. B. bei der von Müller l. c. Fig. 6 abgebildeten Securidaca, und der Fig. 7 l. c. dargestellten Hippocrateacee Tontelea. Nicht nur in den letzterwähnten Fällen, wo die successiven Ringabschnitte mit ihren Rändern unmittelbar in Berührung stehen, sondern auch in den Fällen regelmässigerer concentrischer Anordnung stehen die radial aufeinanderfolgenden gleichnamigen Zonen in directer Continuität, sei es nur in den Knoten, sei es an zahlreicheren Orten ihres Längsverlaufes.

Nach der Structur der einzelnen successiven Ringe, die ebenso wechselt wie die des normalen Holzes, nach der relativen Dicke jener und der Zwischenzonen, dem speciellen Bau der letzteren, nach den verschiedenen Graden der Centricität, der Länge, Orientirung, Krümmung, Randvereinigung successiver Ringe und Ringabschnitte, endlich nach der Gesammtform des Stamm- oder Wurzelquerschnitts kann der Bau der in Rede stehenden Theile in endloser Mannichfaltigkeit wechseln. Auf alle hier vorkommenden Fälle einzeln einzugehen, würde zu weit führen. Es mögen daher nur gelegentlich einzelne Beispiele theils in diesem, theils in den von Chenopodiaceen, Phytolacca, Cycadeen handelnden Paragraphen angeführt werden. Vgl. auch die Erklärung von Fig. 227. —

Bezüglich des Ortes der Entstehung der successiv erneuerten Zuwachszonen sind zwei differente Fälle zu unterscheiden

1. Der seltnere Modus ist der, dass alle auf die normale folgenden Zuwachszonen in der primären Aussenrinde entstehen. Er ist für Cocculus laurifolius von Decaisne[2]) entdeckt, später von Nägeli[3]), Radlkofer[4]), Eichler[5]) genau beschrieben worden und kommt den hierher gehörigen Menispermeen

---

1) Vgl. Crüger, Bot. Ztg. 1850, Taf. III, Fig. 19—21, Rhynchosia phaseoloides.
2) Mém. sur les Lardizabalées. Arch. du Muséum d'hist. nat. I (1839).
3) Beitr. I, l. c. 4) Flora 1858, 139.
5) Denkschr. d. bot. Ges. Regensburg, Bd. V, 1.

wohl allgemein zu; er findet ferner statt bei den unten noch zu besprechenden Cycadeen und in dem sonderbar gebauten Stamme der Avicennien.

Im jungen Aste von Cocculus laurifolius wird das enge Mark umgeben von einem normalen Holz- und Bastring wie bei Menispermum (p. 470), mit breiten Markstrahlen und relativ schmalen Strängen. Jeder Bastabschnitt letzterer wird gegen die Aussenrinde abgegrenzt durch einen mehrschichtigen Halbring derber sklerotischer Fasern. Die Aussenrinde ist vorwiegend parenchymatisch, etwa 7—9 Zellschichten einschliesslich der Epidermis stark, ohne besondere Eigenthümlichkeiten. — Das normale Dickenwachsthum der ersten Holz- und Bastzone dauert, soweit bekannt, 1—2 Jahre. Dann hört die Thätigkeit des Cambiums auf. Es beginnt nun in den 2—3 inneren Parenchymschichten der Aussenrinde radiale Streckung, gefolgt von tangentialen Theilungen, welch letztere vorwiegend, wenn auch nicht streng in centripetaler Richtung fortschreiten. Die Dicke der parenchymatischen Rinde steigt hierdurch auf 18—20 Zellenlagen. Von diesen bleiben 10—11 äussere unverändert. 3—4 darauf nach innen folgende Schichten werden zu derben, einen continuirlichen Ring bildenden Steinelementen. Innen von diesem Ring dauern die tangentialen Theilungen, und zwar in vorwiegend centrifugaler Progression fort. Einige der inneren so entstandenen Zellenlagen gehen in den Zustand dauernder, mässig derbwandiger Parenchymzellen über; sie bilden eine die Aussenseite der primären Bastfaserstränge umziehende continuirliche Zone, in welche sich die ihr im Bau ähnlichen primären Markstrahlen direct fortsetzen. Ausserhalb dieser Schicht bleibt ein zunächst nur 1—2 Zellenlagen starker Meristemring, in welchen sich nun weiter der zweite Zuwachsring differenzirt. Die Gliederung dieses ist der des ersten in allen Stücken sehr ähnlich; seine im Querschnitt etwa halbkreisförmigen Baststränge entbehren aber der Faserumkleidung. Nachdem der cambiogene Zuwachs des zweiten Rings eine Zeit lang gedauert, erlischt die Thätigkeit seines Cambiums, zwischen seiner Bastaussengrenze und dem Steinring entsteht ein neuer Zuwachsring auf dieselbe Art wie der zweite, und so successive weiter.

Die Figur 233 gibt von dem wirklichen Aussehen des Querschnitts der beschriebenen und nächstverwandter Stämme ein anschauliches, wenn auch, weil sie einer anderen Pflanze entnommen ist, nicht genaues Bild. —

In dem Stammbau der Avicennien (A. officinalis, nitida, tomentosa) sind mir Weichbast und Cambium an dem zu Gebote stehenden trocknen Material nicht ganz klar geworden, ich beschränke mich daher auf kurze Andeutungen. Der erste normale Zuwachsring umgibt ein weites Mark; sein unregelmässig undulirter Aussenrand wird durch einen nur wenig Unterbrechungen zeigenden Bastfaserring abgegrenzt von der grösstentheils zartparenchymatischen, zerstreute kurze und gestreckte Sklerenchymelemente enthaltenden Aussenrinde. Das Holz zeigt normale Dicotyledonenstructur und sehr regelmässige Radialreihung; die meist mehrreihigen Markstrahlen bestehen aus ziemlich dickwandigen Zellen und setzen sich an vielen Orten in dieser Structur bis zu dem Bastsklerenchymring fort; sie theilen daher als derbwandige Streifen die grösstentheils aus sehr zarten Elementen, mit nur einzelnen eingesprengten Fasern bestehende Bastzone in ungleich grosse, scharf hervortretende Abtheilungen. Der erste Ring wird kaum $^1/_3$mm dick. Dann folgt ein zweiter Zuwachsring, welcher innen direct an die oben genannte Faserzone grenzt, aussen begrenzt wird von einer durchschnittlich 1—2 schichtigen Sklerenchymzone, deren Elemente denen der Faserzone im Querschnitt ähnlich, aber kürzer sind als diese. An diese Zone schliesst sich ein dritter, dann successive zahlreiche Zuwachsringe immer in der gleichen Weise an. Auch die späteren bleiben schmal, an einem 5cm dicken Aste z. B. durchschnittlich nicht breiter als 0,5mm.

Der Bau aller successiven Ringe ist dem des ersten ganz ähnlich; auch die Unterbrechung des Weichbastes durch derbwandige Radialstreifen ist überall vorhanden und zwar derart, dass sie nicht nur durch Markstrahlen, sondern hie und da durch gefässarme, bis zum äusseren Sklerenchymring reichende Holzstränge geschieht. Der Weichbast ist daher vielfach in einzelne, den Siebröhrensträngen von Strychnos ähnliche Stränge zerklüftet. Mit dem Auftreten des jüngsten Ringes hat der Dickenzuwachs des nächstinnern jedesmal aufgehört. Ueber die Entstehung der Ringe konnte nur soviel ermittelt werden, dass aussen von der Sklerenchymgrenze des letzten fertigen, in dem zarten Parenchym der Aussenrinde, eine Meristemzone erscheint. Wenn diese noch sehr schmal, jedenfalls nur

einige wenige Zellen breit ist, tritt der Sklerenchymring an ihrem Aussenrande auf, dann innen die Anfänge von Strängen und Markstrahlen und der Cambiumzone zwischen Holz und Bast. Durch den von letzterer ausgehenden Dickenzuwachs wird der äussere Sklerenchymring nach aussen geschoben. Die mehrerwähnten derbwandigen Unterbrechungen der Bastzone können kaum anders zu Stande kommen, als indem die Cambiumzellen selbst schliesslich zu derbwandigen Dauerelementen werden.

2. In der wohl überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist die Bastzone selbst der Entstehungsort der successiven Zuwachsringe; und zwar entweder ihre äusserste (primäre) Region, wie z. B. bei Phytolacca, oder äussere, ältere Zonen des Secundärbastes. So z. B. bei Wistaria chinensis, bei Lianenstämmen, welche als Bauhinia bezeichnet sind, und anderen, mit der von Crüger als Rhynchosia phaseoloides bezeichneten Leguminose übereinstimmenden. Ferner bei der von Müller (l. c. Fig. 6) als Securidaca und (Fig. 7) als Tontelea? abgebildeten, schon oben erwähnten Liane. Das Gleiche gilt für Gnetum, wenigstens für die Fig. 233 abgebildete Form, für Phytocrene, Fig. 227, nach Eichler für Doliocarpus Rolandri, und wohl auch für diejenigen sogleich zu nennenden Fälle, welche bezüglich der in Rede stehenden Frage noch nicht näher untersucht sind. —

Schon die genannten Beispiele zeigen, dass die hierher gehörigen Erscheinungen bei sehr verschiedenen Familien angehörigen und sehr verschiedenartiger Lebensweise angepassten Pflanzen und Theilen vorkommen. Zunächst treten auch sie in auffallender Verbreitung bei Lianenstämmen auf, und zwar wenigstens vorzugsweise bei windenden, nicht rankenden, wie Wistaria, Mucuna sp. (F. Müller) und anderen schon genannten Leguminosen; Comesperma und Securidaca volubilis aus der Polygaleen-Familie; Tontelea sp. (Hippocrateaceae); Cocculus, -Cissampelosarten und anderen Menispermaceen[1]; Doliocarpus und anderen Dilleniacen[2], Phytocrene, Gnetum; selten auch bei Aristolochien, wie die aus Schleiden's Grundzügen entnommene Fig. 219, p. 565 zeigt. Rankende Lianen sind übrigens nicht streng von der in Rede stehenden Bildung ausgeschlossen, wie ihr Auftreten in älteren Stämmen der Sapindaceen-Gattung Thinouia (p. 600) und der Bignoniaceen Haplolophium und Glaziovia (p. 591) zeigt. Auch die rindenständigen einzelnen Bündel, welche A. de Jussieu bei Anisostichus capreolata beschreibt, dürften hierher gehören. Andrerseits ist hervorzuheben, dass Lianen, welche mit den hier besprochenen Arten nächstverwandt sind, wie Menispermum canadense, die meisten kletternden Aristolochien keine erneuerten Zonen besitzen. Und ferner das Auftreten der letzteren nicht nur im Stamme der nicht kletternden Menispermee Cocculus laurifolius, sondern auch in anderen, nichts weniger als kletternden Formen, wie den schon genannten Avicennien, Phytolacca, Cycadeen, welchen noch Maerua uniflora (Capparidee) aus Ostafrika, mit einem der oben erwähnten Tontelea ähnlichen Stammbau hinzugefügt werden kann. Bei einigen Lianen: Wistaria, Menispermeen, Securidaca volubilis (Crüger) erstreckt sich der beschriebene Bau und Wachsthumsgang auch auf die Wurzeln; die meisten sind in dieser Beziehung noch nicht untersucht. Dagegen findet sich derselbe, soweit bekannt, als allgemeiner Familiencharakter, bei den Wurzeln der Phytolacca-Arten, Chenopodiaceen, Amarantaceen u. a., auch wenn der Stamm ein anderes Verhalten zeigt. Vgl. § 192.

1) Eichler, l. c. und in Flora brasiliens. Fasc. 38, p. 207, Taf. 50, 51. —
2) Crüger, l. c. — Eichler, in Flora brasiliens. Fasc. 31, p. 116. —

Auf die zum Theil gleichfalls hier anschliessenden Wachsthumserscheinungen von Convolvulaceen-Wurzeln wird § 194 zurückkommen.

§ 192. Die Familien der Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctagineen, Mesembryanthema, nach Regnault auch die Tetragonieen, und zwar soweit bekannt alle ihre Angehörigen, zeigen eine Reihe in bestimmten Hauptzügen übereinstimmender, im Einzelnen auch innerhalb der gleichen Familie und selbst Gattung mannichfach verschiedener Wachsthums- und Structuranomalien in Stamm und Wurzeln. Ihnen schliesst sich von den Phytolaccaceen Phytolacca an, während bei der dieser Familie zugezählten Gattung Rivina (R. brasiliensis und aurantiaca) Stamm und Wurzel normalen Bau und Zuwachs haben. [1])

Die gemeinsame Eigenthümlichkeit des Baues der in Rede stehenden Theile besteht darin, dass der secundäre Zuwachs, innerhalb der ringsum gehenden activen Cambiumzone, mehr als einen Kreis distincter, collateraler, begrenztes Wachsthum zeigender Gefässbündel enthält, welche in ungleichnamiges Gewebe, das allgemein als interfasciculares oder Zwischengewebe zu bezeichnen ist, eingesetzt sind.

Dieser Bau kommt, in seinen Einzelformen, auf verschiedenem Wege zu Stande.

1. Im Stengel tritt ein primärer Bündelring, in den Wurzeln der primäre axile Strang auf; in beiden zunächst ein normales und normal producirendes Cambium. Dann erlischt die Thätigkeit dieses und in seinem Umkreis treten in centrifugaler Folge successive erneute und erlöschende Cambien auf, deren jedes einen Kreis distincter Gefässbündel bildet. — Dieser Modus findet statt bei allen untersuchten Wurzeln hierher gehöriger Pflanzen mit Ausnahme der unter 3) zu nennenden; ferner im Stengel von Phytolacca und, nach Regnault's noch zu verfolgenden Angaben zu urtheilen, von Tetragonia und Sesuvium. Je nach dem Einzelfall sind die successiven Ringe verschieden vollständig und regelmässig.

2. In einer Anzahl von Stengeln ist zuerst ein primärer Bündelring vorhanden, bestehend aus Blattspursträngen und vielleicht manchmal auch Zwischenbündeln (p. 470); bei Amarantus-Arten (p. 259) kommen dazu markständige Blattspuren. Noch während der Ausbildung der — collateralen — Bündel

1) Literatur: Chenopodiaceen: Unger, Dicotyledonenstamm, l. p. 260 c. — v. Gernet, Ueber den Bau des Holzkörpers einiger Chenopodiac. Bull. soc. imp. de Moscou, 1859, I, p. 164. Daselbst citirt: Basiner, in v. Baer u. Helmersen, Beitr. z. Kenntn. d. russ. Reichs, Bd. XV. — Sanio, Bot. Ztg. 1863, 410, 1864, 225. — Regnault, in Ann. sc. nat. 4. Ser. Tom. XIV. (1860).

Amarantaceen: Link, Elem. phil. bot. Ed. 2, 444. — Unger, Regnault, l. c. — Sanio, Bot. Ztg. 1864, 229.

Nyctagineen: E. Meyer, de Houttuynia, p. 40. — Unger, Regnault, l. c. — Nägeli, Beitr. I. p. 119. — Sanio, l. c. 1865, 197. — Finger, Anatomie u. Entw. von Mirabilis Jalapa. Diss. Bonn 1873. — Grönlund, Stammens og Grenens anatom. Bygning hos Neea theifera sammenholdt med andre Nyctagineer. Vidensk. Meddelels. nat. Forening Kjöbenhavn, 1872, p. 60.

Mesembryanthemum: Regnault, l. c. — Falkenberg, in Göttinger gel. Anzeigen, 1876, p. 99. Bot. Ztg. 1876, 317.

Phytolacca: Martins, Revue horticole 1855, p. 123 (Bot. Ztg. 1856, p. 582). — Treviranus, Bot. Ztg. 1856, 833. — Regnault, l. c. — Nägeli, Beitr. l. c. p. 26, 118.

tritt rings um die Aussenränder ihrer Siebtheile ein demnach extrafascicularer Cambiumring auf, welcher dauernd thätig bleibt und an seiner Innenseite abwechselnd collaterale Gefässbündel und Zwischengewebe bildet, an seiner Aussenseite eine schwache, nur aus Parenchym bestehende Bastschicht oder selbst gar keinen Bast. So in den untersuchten Stämmchen strauchiger Mesembryanthema, den Stengeln resp. Stämmen von Mirabilis, Oxybaphus und wohl aller Nyctagineen (Pisonia, Boerhavia, Bougainvillea, Neea); von Amarantus retroflexus, Celosia argentea, Alternanthera Verschaffeltii (Amarantaceen); von Chenopodium album, Atriplex patula, Salicornia herbacea.

Zwischen diesen beiden Haupt-Modi oder Typen sind folgende intermediär.

3. In der Wurzel von Mirabilis sind die Erscheinungen des secundären Zuwachses die gleichen wie bei 1 bis zum Auftreten der ersten erneuten Cambiumzone. Diese bleibt dann aber dauernd extrafascicular thätig nach dem Modus 2. Das gleiche Verhalten scheint den Wurzeln von Oxybaphus zuzukommen; die von anderen Nyctagineen sind nicht untersucht.

4. Die Stengel mancher Chenopodien, wie Ch. hybridum, Ch. murale verbinden den Typus 1 mit 2, indem in ihrem primären Bündelring anfänglich ein normales Cambium und ein normaler Secundärzuwachs auftritt wie bei 1, dieser aber bald erlischt und das weitere Dickenwachsthum nach dem Modus 2 durch eine ausserhalb der primären Siebtheile neu auftretende extrafasciculare Cambiumzone fortgesetzt wird. Blitum virgatum, Gomphrena decumbens und globosa, Froelichia gracilis verhalten sich ebenso; ihre schwach verdickten krautigen Stengel zeigen lange Zeit nur ganz normalen Zuwachs, die ausserhalb des Bastrings stehenden Bündel treten spärlich, oft gar nicht auf. —

Bei der nahen Beziehung zwischen 1 und 4 ist es am älteren Stengel nicht möglich zu unterscheiden, ob die ersten Stadien des Dickenzuwachses nach dem einen oder dem andern Modus stattfinden. Für Atriplex Halimus, Obione spec., Salsola Kali, Arthrocnemum fruticosum, Haloxylon ammodendron, Caroxylon arbuscula, Alternanthera spinosa, Aerva javanica, Achyranthes aspera, Pupalia Schimperiana, und nach Regnault's Angaben für die Tetragonieen Galenia, Trianthema und Tetragonella, von welchen die Anfangsstadien nicht untersucht wurden, kann daher hier nur gesagt werden, dass sie jedenfalls einem der beiden Typen angehören.

Es ist hier der Ort, über die angewendeten und anzuwendenden Ausdrücke zunächst eine Bemerkung einzuschalten. Der üblichen und in vorstehenden Capiteln gebrauchten Terminologie entsprechend ist jede normal orientirte und gebaute Zuwachszone auch für die vorliegenden Fälle mit den resp. Namen Cambium, Holz, Bast u. s. w. zu bezeichnen und hat auch die Anwendung dieser Benennungen auf successive erneute und erlöschende Ringzonen keine Schwierigkeit. Für diejenigen Fälle aber (2), wo die Orientirung der den secundären Zuwachs vermittelnden Meristemschicht von Anfang an eine andere ist als die normale, kann die Anwendbarkeit der anderweit geltenden Terminologie in Frage kommen. Auch wenn intermediäre Formen nicht vorhanden wären, ist es wohl auf alle Fälle passend, die Initialschicht jedes Secundärzuwachses auch hier überall Cambium zu nennen, zumal diese Schicht für sich allein immer — abgesehen von noch zu untersuchenden Specialdifferenzen, — die übrigen wesentlichen Eigenschaften normal orientirten Cambiums besitzt. Weil für die sub 2 bezeichnete besondere Orientirung ein besonderer Name erwünscht ist, so ist die Benennung extrafasciculares, d. h. ausserhalb des primären Bündelrings auftretendes Cambium gewählt worden. Geht man von obigen Erwägungen aus, so wird nun consequenter Weise auch für die Fälle extrafascicularen Cambiums der

secundäre Zuwachs, soweit er auf der Innenseite dieses in centrifugaler Folge entsteht, Holz, der centripetal auf der Aussenseite entstehende Bast heissen müssen. Der Bast ist hier, wie bei Strychnos, von dem normalen verschieden durch seinen Bau; das Holz desgleichen, es erinnert ebenfalls an die für Strychnos und Dicella beschriebenen Erscheinungen. Link nennt dieses Holz lignum hybridum, Bastardholz; es dürfte jedoch zweckmässiger sein, diesen auch von Sanio acceptirten wunderlichen Namen aufzugeben und jedesmal den nach den Einzelfällen ohnehin verschiedenen Sachverhalt präcise zu bezeichnen.

Der Bau der einzelnen Zuwachszonen ist, mit Ausnahme weniger unten noch etwas näher zu beschreibender Einzelfälle, noch sehr unvollkommen studirt und ferneren Untersuchungen um so mehr zu empfehlen, als in den Specialerscheinungen jedenfalls nach Arten und Gattungen sehr zahlreiche Differenzen vorkommen. Nachstehendes kann zunächst nur einige Andeutungen hierfür geben.

Wie schon oben hervorgehoben wurde, sind der Bau jeder Cambiumzone, der Gang und die Richtung der Theilungen in derselben im allgemeinen und vorbehaltlich noch zu ermittelnder Einzelheiten die gleichen wie in den normalen Cambien. Das Nämliche gilt für die ursprüngliche radiale Richtung und die eventuellen späteren Verschiebungen der aus den Cambien successive hervorgehenden Gewebemutterzellen resp. Elemente. Für die Fälle extrafascicularen Cambiums ist diesen Sätzen noch hinzuzufügen, erstens dass dieses, soweit die Untersuchungen reichen, immer aus Tangentialtheilung einer einfachen, die Aussenränder der primären Siebtheile berührenden Parenchym- resp. Meristemschicht hervorgeht. Während nun die Differenzirung und Ausdehnung der von ihm umschlossenen Gewebe fortschreitet, speciell die Blattspurbündel auch durch Bildung neuer Elemente an der Grenze zwischen Gefäss- und Siebtheil nach Art collateraler Bündel zu wachsen fortfahren können (vgl. p. 406), beginnt der cambiale Dickenzuwachs. In centrifugaler Folge fortschreitende Längstheilungen der Cambiumzellen fügen radial geordnete secundäre Elemente den primären hinzu, die meisten derselben gehen direct, oder nach höchstens einmaliger weiterer Längstheilung in definitive Gewebeelemente über, sind also junge Holzelemente oder deren directe Mutterzellen. Auf diese Weise entstehen die Elemente des interfasciculären Gewebes, in manchen Fällen auch die der Gefässtheile der Bündel. An bestimmten Orten des Cambiumrings dagegen treten in einer oder in einigen nebeneinander liegenden, von dem Ringe selbst nach innen abgeschiedenen Gewebemutterzellen sofort rasch wiederholte mehrseitswendige Längstheilungen ein und bilden einen Initialstrang (vgl. § 115), aus welchem, in der für die collateralen Bündel allgemein angegebenen Weise, entweder ein ganzes Gefässbündel hervorgeht, oder der Siebtheil eines Gefässbündels, dessen Gefässtheil vorher durch die einfachen centrifugal fortschreitenden Tangentialtheilungen angelegt war. In beiden Fällen schreitet aussen von den Initialsträngen die einfache centrifugale Tangentialtheilung weiter fort, aussen von jedem derselben wird wieder Zwischenbündelgewebe angelegt, und mit der Entfernung des Cambiumrings vom Centrum wiederholt sich der gleiche Process; in demselben Querschnitt successive auf anderen Radien, in successiven Querschnitten mit solcher Stellung der Initialstränge, dass der zu beschreibende Längsverlauf der Bündel zu Stande

kommt. In dem Initialstrang, resp. dem aus ihm hervorgehenden Gefässbündel aber pflegt das Wachsthum noch anzudauern, wenn die Neubildung an seinem Aussenrande schon aufgehört hat. Man findet oft noch tangentiale Theilungen an der Grenzfläche zwischen Sieb- und Gefässtheil eines Bündels, wenn der Cambiumring von dessen Aussenrand schon durch mehrere nicht mehr in Theilung begriffene Zellschichten getrennt ist. —

Zu den centrifugal fortschreitenden cambialen Neubildungen kommen meist auch centripetale, also Bastbildung. So z. B. in strauchigen Mesembryanthema, Obione-, Halimus-Arten u. s. w. In manchen Fällen aber, wie in den ersten Internodien der Keimpflanze von Chenopodium album, Mirabilis Jalapa, ist mir das Auftreten centripetaler Theilungen zweifelhaft geblieben.

Holz und Bast bestehen, wie gesagt wurde, aus collateralen Gefässbündeln und Zwischengewebe. Die Anordnung letzterer ist, wenigstens in den extremen Fällen, verschieden je nach dem Vorhandensein successive erneuter Cambium- und Zuwachsringe oder eines dauernden extrafascicularen Cambiums.

In dem ersteren Falle sind die Bündel geordnet wie die Holz- und Baststränge eines normalen dicotyledonen Ringes. Jedem Holzstrang entspricht ein Baststrang, beide bilden miteinander ein collaterales Gefässbündel. Zwischen zwei Bündeln eines Ringes liegt ein Radialstreif von Zwischengewebe, welcher, mit Bezug auf den Ring selbst, einem normalen Markstrahl gleich ist; je zwei successive Ringe sind durch eine Zone von Zwischengewebe getrennt. Die Entstehung dieser Zone geht, wie unten an Beispielen dargestellt werden wird, von dem Aussenrande der sie innen begrenzenden Bastzone oder dem an diesen Rand aussen zunächst anstossenden Parenchym aus. — Die Bündel successiver Ringe stehen unter einander in Verbindung durch schräg radial verlaufende Aeste, deren Anordnung je nach den unten zu beschreibenden Einzelfällen eine verschiedene ist. Die Zahl der successive abwechselnden Zonen von Bündeln und Zwischengewebe stehen zu derjenigen der jährlichen Wachsthumsperioden in keiner constanten Beziehung, vielmehr wird innerhalb einer Vegetationsperiode eine nicht scharf bestimmte Mehrzahl successiver Zonen gebildet.

In dem zweiten Falle liegen alle Bündel im Holze und wechseln sowohl in radialer als in tangentialer Richtung mit Zwischengewebe ab; entweder so, dass sie in einem Querschnitt ganz unregelmässig in letzterem vertheilt erscheinen, wie z. B. in den starken Holzkörpern strauch- und baumförmiger Chenopodiaceen (Halimus, Arthrocnemum), Nyctagineen (Bougainvillea, Pisonia), Amarantaceen (Aerva, Pupalia[1]), Mesembryanthema; oder dass sie in einem Querschnitt zu unregelmässigen concentrischen Zonen innerhalb des Zwischengewebes geordnet erscheinen, wie bei Salsola, Haloxylon, Caroxylon; der Wurzel, zum Theil auch den Stengeln von Mirabilis. In wieweit diese Zonen bei Holzstämmen mit den Jahresproductionen in Beziehung stehen, ist fraglich, bei Mirabilis findet eine solche nicht statt. Der Länge nach verfolgt zeigen die Bündel sowohl in radialer als tangentialer Richtung Verbindungen untereinander; im Stengel von Mirabilis in den Knoten; in den übrigen untersuchten Fällen auch an andern Orten, indem sie, in undulirtem Verlauf nach beiderlei Richtungen,

1) Mit den genannten Gattungsnamen sind jedesmal speciell die dazu gehörigen oben genannten Arten gemeint.

zur Bildung gestreckter spitzwinkliger Maschen einander wechselnd näher und ferner treten.

Die histiologische Zusammensetzung der Gefässbündel ist im allgemeinen der für collaterale Bündel gültigen gleich, mit der Einschränkung, dass enge Spiral- und Ringgefässe nur den Blattspurbündeln eigen zu sein pflegen; nur die innersten, scheinbar markständigen Secundärbündel von Mirabilis und andern Nyctagineen besitzen gleich jenen ebenfalls Spiralgefässe. In den übrigen secundären Bündeln besteht der Gefässtheil aus Tüpfel-, bei saftig-fleischigen Theilen auch aus Netzgefässen, und noch näher zu untersuchenden parenchymatischen- und Faserelementen. Zwischen beiden letzteren stehen die Gefässe gewöhnlich in einer bis wenigen, mehr oder minder regelmässigen Radialreihen; seltner ein oder das andere Gefäss von den übrigen entfernt im Zwischengewebe. Bei manchen Mesembryanthema scheint minder regelmässige Anordnung vorzukommen, so dass die Gefässe in dem Zwischengewebe »unregelmässig zerstreut« erscheinen.[1]) Der Siebtheil ist im Stamm von Phytolacca vom Bau durchaus normalen typischen Weichbastes; in den andern untersuchten Fällen meist ganz vorwiegend parenchymatisch und mit nur sehr engen und vereinzelten Siebröhren. Diese können daher leicht übersehen werden und sind weiter zu untersuchen; wo ich sie genauer aufsuchte (Mesembryanthemum, Atriplex spec.), hatten sie typische Structur. In allen Fällen sind die Elemente des Siebtheils zu einer eng umschriebenen Gruppe vereinigt, nicht im weitern Umkreis zerstreut. Sklerenchymfasern sind in den secundären Siebtheilen bei keinem der untersuchten Fälle gefunden.

Das Zwischengewebe tritt in den extremen Fällen in zwei differenten Hauptformen auf, nämlich als dünnwandiges grosszelliges Parenchym oder in Form sklerotischer spindelförmiger Holzfasern. Ersteres ist wohl in allen Fällen saftig, reich an Assimilationsproducten und zeigt oft ein auch in weiter Entfernung vom Cambium lange andauerndes, mit Zelltheilungen verbundenes und den gesammten Bau wesentlich beeinflussendes selbständiges Wachsthum. Intermediäre Formen zwischen beiden genannten, derbwandigeres »Holzparenchym« u. s. w. fehlen nicht, bedürfen aber noch genauerer Untersuchung. Auch für die Vertheilung beider Formen gilt das letztere. Hält man sich nur an die hauptsächlichsten Erscheinungen, so treten für das Vorkommen der beiderlei Gewebearten folgende Regeln hervor:

1) Alles Zwischengewebe besteht aus zartem, grosszelligem, an Assimilationsproducten reichem Parenchym. Faserelemente kommen gar nicht vor (Wurzel von Mirabilis) oder nur in unmittelbarer Begleitung der Gefässe, also als Bestandtheile der Stränge. So bei den meisten hierher gehörigen fleischigeren Wurzeln, z. B. Beta; im Stamme von Phytolacca dioica.

2) Das Zwischengewebe besteht sowohl aus Parenchym als aus gestreckt spindelförmigen sklerotischen Faserelementen; und zwar

a) in den ungemein harten Hölzern der Sträucher und Steppenbäumchen aus den Gattungen Halimus, Caroxylon, Haloxylon u. s. w. und den derberen Stämmchen anderer Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctagineen, Mesembryanthema der Haupt- und Grundmasse nach aus letzteren; Parenchym scheint da-

1) Vgl. Falkenberg, l. c.

zwischen in kleineren Gruppen vertheilt zu sein, ähnlich dem Strangparenchym des normalen Holzes, was noch näher zu untersuchen. Es findet sich öfters in auf dem Querschnitt verschieden grossen radialen Streifen; ganz besonders aber fast immer in mehreren Schichten die Siebtheile der Gefässbündel aussen und seitlich umgebend — wo letztere in concentrische Zonen geordnet sind, also auch Parenchym- oder vorwiegend parenchymreiche Zonen bildend. Die Zellen dieses bündelbegleitenden Parenchyms sind theils gleich denjenigen des gewöhnlichen Strangparenchyms fester normaler Hölzer mässig dickwandig, getüpfelt; in den meisten Fällen aber bleiben die den Siebtheil zunächst umgebenden Schichten zartwandig, saftig. Sie füllen mit den Siebtheilen, ähnlich wie die Siebstränge von Strychnos, im Querschnitt rundliche oder oblonge Räume in der derben Holzmasse aus, welche Räume in den trocknen Hölzern in Folge von Schrumpfung des zarten Gewebes gewöhnlich zum grossen Theile leer sind. Ausnahmen von diesem Verhalten fand ich selten, z. B. bei der untersuchten Salsola. — Alle die genannten Elemente sind in den in Rede stehenden festeren Hölzern, soweit die Untersuchungen reichen, ziemlich regelmässig radial gereiht. Für das Holz von Neea gibt Grönlund zahlreiche Markstrahlen an.

b) wenig bemerkenswerth sind die Fälle, in welchen sowohl zartwandiges Parenchym als derbe Faserelemente grössere Massen bilden, welche im Querschnitt als unregelmässige concentrische Zonen oder Inseln mit einander abwechseln; ein Verhalten, welches z. B. bei Chenopodium hybridum vorkommt und von Falkenberg für manche Mesembryanthema angegeben wird.

c) Das zu Anfang der cambialen Thätigkeit gebildete Zwischengewebe nimmt bei extrafascicularem Cambium in manchen Fällen ausschliesslich die Eigenschaften von Parenchym an, die Zellen dieses werden, im Zusammenhang mit noch andauernder starker Dehnung der von ihnen umgebenen Gewebemassen, unter erheblichem eigenem Wachsthum in der Richtung der Querdurchmesser, aus der radialen Anordnung mehr oder minder verschoben. Sie sind daher denen des primären Markes ähnlich geordnet und sie bleiben ferner gleich diesen und den primären Markstrahlen zartwandig, bilden daher mit diesen beiden Theilen eine zusammenhängende weit- und zartzellige Masse. Später, wenn die quere Dehnung des Markes und seiner Nachbarschaft aufhört, folgt auf das markähnliche Zwischengewebe dichtes, nach Art von a) gebaut und geordnet. Da dieses letztere sammt den in ihm stehenden Gefässbündeln dem gewöhnlichen Bilde dichten »Holzes« entspricht, so scheint es im Querschnitt den Holzring allein darzustellen, die von dem weitzelligen innern Gewebe umschlossenen, sowohl primären als secundären Bündel aber sammt und sonders markständig zu sein. Solche scheinbar markständigen Bündel sind von den eigentlich markständigen, d. h. innerhalb des primären Bündelrings stehenden zu unterscheiden (vgl. p. 258). Ihr Vorkommen scheint unter den in Rede stehenden Pflanzen nicht selten zu sein und zwar in zwei Hauptmodificationen. Einmal nämlich werden ausserhalb des primären Bündelrings eine Anzahl Schichten markähnlichen Zwischengewebes gebildet, zwischen den secundären Bündeln nur dichtes; nur der primäre Ring ist alsdann scheinbar markständig — im übrigen dem dichten Secundärring oft sehr genähert. So z. B. bei Chenopodium album, Atriplex patula, Celosia, Achyranthes; bei Amarantus-Arten zugleich mit eigentlich mäntarksdigen Blattspurbündeln. Andererseits tritt auch

noch zwischen den innern Secundärbündeln markähnliches Gewebe auf, so dass der Querschnitt ausser dem primären noch einen oder mehrere scheinbar markständige Bündelkreise zeigt, wie im Stengel von Mirabilis, Oxybaphus und wohl auch anderer Nyctagineen.

Ueber den Bau des Bastes ist für die Formen mit successiven erneuten Ringzonen oben schon das Nöthige gesagt, weil hier, wenn der Ausdruck erlaubt ist, jede Ringzone ihre eigene Bastschicht hat. Für die übrigen Formen sei wiederholt, dass die secundäre Bastschicht, wenn überhaupt vorhanden, soweit die Untersuchungen reichen, nur aus relativ wenigen Lagen radial gereihten Parenchyms besteht, in welchem nicht selten Krystallschläuche zerstreut sind. Bastfasern kommen, zerstreut oder einen dichten Ring bildend, nur in der Aussengrenze der primären Bastschicht der Stengel vor und fehlen bei vielen Arten auch hier; in dem secundären Baste sind sie bei keiner hierher gehörigen Pflanze gefunden.

Zur Veranschaulichung des Gesagten seien ein Paar Beispiele etwas eingehender beschrieben, wenn auch der Raum hier eine erschöpfende Beschreibung der ziemlich complicirten Erscheinungen nirgends gestattet.

1. Erstlich die strauchigen Mesembryanthema. Ich habe dabei besonders eine als M. virens Haw. bestimmte Form im Auge. Andere Arten verhalten sich, auch nach Regnault's und Falkenberg's Andeutungen, dieser im wesentlichen gleich, bei noch anderen, wie dem annuellen M. crystallinum, scheinen grössere Verschiedenheiten vorzukommen. Die Blätter stehen in decussirten Paaren. Der jedenfalls einfache Verlauf der Blattspurbündel ist nicht näher untersucht. In dem jungen, noch wenig gestreckten Internodium stehen dieselben um ein enges Mark zu einem im Querschnitt etwa stumpf rechteckigen Ringe geordnet. Die beiden kürzeren Seiten des Rechtecks werden von den zum nächstobern Blattpaare gehörigen Bündeln eingenommen, die beiden längeren von höher herabkommenden. Die Bündel sind collateral. Ihre Siebtheile werden umgeben von einer rings um den ganzen Ring laufenden mehrschichtigen Zone enger, collenchymatisch-dickwandiger Elemente, und an diese Zone grenzt nach aussen die dicke, grosszellige, von dem p. 309 erwähnten Gefässbündelnetz durchzogene Aussenrinde. Die innerste Grenzschicht dieser (Pleromscheide) ist als Stärkeschicht entwickelt (vgl. p. 431). — Bevor die Ausbildung der Blattspurbündel ihr Ende erreicht hat, beginnen in einer äusseren (aber nicht der äussersten) Schicht der Collenchymzone, also extrafascicular, die cambialen Tangentialtheilungen, und zwar, soweit ich unterscheiden konnte, zuerst an den langen, dann an den kurzen Seiten des Rechtecks, um sich von diesen vier Ausgangsorten über eine ringsumgehende Zellschicht fortzusetzen. Die Tangentialtheilungen und die radiale Reihung ihrer Producte sind von Anfang an sehr regelmässig und bleiben so, weil letztere und das Cambium der mässigen Ausdehnung der innen liegenden Theile überall gleichmässig folgen. Aussen von dem Blattspurkreis wird zunächst eine vielschichtige Zone regelmässig radial geordneten Zwischenbündelgewebes — bei M. virens sklerotische Elemente — gebildet. Weiter nach aussen treten dann in dem mit Ausnahme der zartwandigen Siebtheilumgebung sklerotisch werdenden Zwischengewebe die Gefässbündel auf, im Querschnitt in unterbrochene und unregelmässige, öfters zwischen einander greifende concentrische Ringzonen geordnet. Die Gefässe der Bündel gehen wenigstens zum grössten Theil aus den einfachen cambialen Tangentialtheilungen direct hervor. Ist durch diese der Gefässtheil eines Bündels gebildet, so wird an dessen Aussenseite ein Initialstrang hinzugefügt, aus dessen lebhaften Theilungen der zarte Siebtheil hervorgeht; ob vielleicht auch noch die äussersten Gefässe des Bündels, vermag ich nicht zu sagen. Centripetale Theilungen des Cambiums erzeugen bei Mes. virens, in nicht genau ermittelter Succession, eine aus radial gereihten gestreckten Parenchymzellen gebildete secundäre Bastschicht. Bei Stämmchen, deren Radialreihen im Secundärholz über 50 Elemente zählten, fanden sich nur fünf Zellen in einer Radialreihe des Bastes. — Nach vollendeter Streckung des Internodiums, und bevor der erste Ring secundärer Gefässbündel gebildet ist, wird die dicke Aussenrinde abgestossen

durch eine Peridermbildung, welche von der Stärkeschicht ausgeht; und zwar ist die hierbei auftretende Korkzellenlage über den breiten Seiten des Bündelrings mehrschichtig und aus tangentialer Theilung der Stärkeschicht hervorgegangen; über den schmalen Seiten dagegen streckenweise einschichtig und anscheinend direct durch Verkorkung der Stärkeschicht, ohne vorherige Theilungen entstanden.

Die Wurzeln der Mesembryanthema sind nicht näher untersucht.

2. Aus jedem der paarweise opponirten und decussirten Blätter der Laubsprosse von Mirabilis Jalapa und longiflora (Fig. 234, 235) treten drei Spurstränge in den Sten-

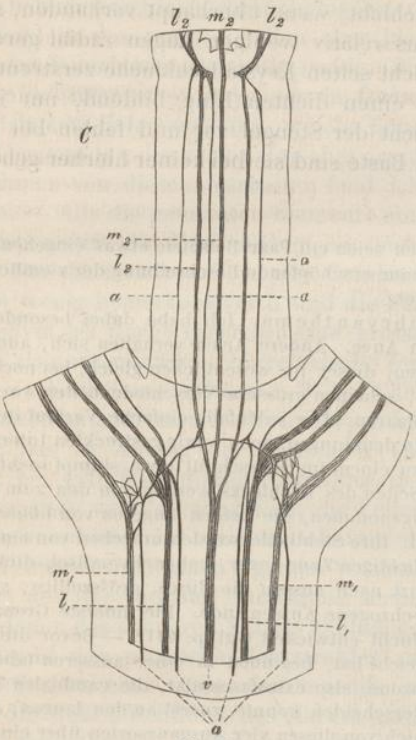


Fig. 234.

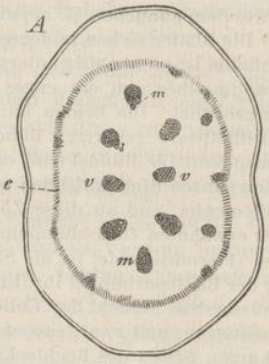


Fig. 235.

gel ein, ein medianer (m) und zwei laterale (l). Sie verlaufen durch ihr Internodium radial senkrecht, am nächstuntern Knoten vereinigt sich jede Spur zu einem einzigen Strang (v), welcher, etwas tiefer ins Mark einspringend, durch das nächste Internodium senkrecht ab-

Fig. 234. Mirabilis Jalapa, Keimpflanze, erster und zweiter epicotyler Knoten; über letzterem der Vegetationspunkt mit dem soeben angelegten dritten Blattpaar durch die zugekehrte Blattbasis durchschimmernd; das Präparat in Kali und Glycerin durchsichtig gemacht, die eine Längshälfte von aussen gesehen und die Gefässbündel in derselben eingezeichnet, m_1 Medianstränge der Blätter des ersten, m_2 Medianstrang des zugekehrten Blattes des zweiten Paares. l_1, l_2 laterale Spurstränge des ersten resp. zweiten Blattpaares. v vereintläufiger Spurstrang. a, a secundäre, scheinbar markständige Stränge.

Fig. 235. Mirabilis Jalapa, Querschnitt durch das junge erste epicotyle Internodium (40). m Medianstränge, v vereintläufige Stränge der durch das Internodium verlaufenden Blattspuren; zwischen m und v jederseits zwei Lateralstränge. c extrafasciculares Cambium; die nach innen vorspringenden Verbreiterungen desselben sind initiale Secundärstränge; zwei der letztern sind durch eine (weiss gelassene) Parenchymschicht vom Cambium getrennt.

steigt, um sich am zweituntern Knoten an die hier vereintläufig werdenden Spuren anzusetzen, anfangs einseitig ausbiegend an eine derselben, dann mittelst eines später entstehenden zweiten Schenkels auch an die anderseitige. Der Querschnitt des jungen Internodiums (s. Fig. 235) zeigt daher zuerst acht Stränge um ein Markprisma geordnet: an jeder dem nächstobern Blattpaar entsprechenden Seite die drei Spurstränge des darüber stehenden Blattes; und mit diesen beiden Spuren alternirend, etwas mehr nach dem Centrum geschoben, die einander gegenüberliegenden vereintläufigen Stränge vom zweitobern Blattpaare. Etwas später treten im Internodium, aussen von dem achtzähligen Bündelringe, neue Bündel auf, und zugleich ist noch etwas weiter nach aussen ein grösstentheils einschichtiger Meristemring, der extrafasciculare Cambiumring (*c*), sichtbar, welcher sich durch die geringe Querschnittsgrösse seiner Zellen von dem mittlerweile grosszellig gewordenen Parenchym an seiner Aussen- und Innenseite scharf abhebt. Betrachten wir zunächst den Längsverlauf der mit dem Cambiumring zugleich sichtbar werdenden neuen Bündel und der nachher noch zu besprechenden etwas später auftretenden (Fig. 234, *a*), so gehen dieselben, aussen von den Blattspursträngen und ohne ganz bestimmte Stellung zu diesen, ringsum in 1 bis 2 Kreise gestellt, senkrecht durch das Internodium. In dem dieses oben und unten begrenzenden Knoten setzen sie sich an die austretenden lateralen Spurstränge an und treten alsbald auch durch eine bogige Queranastomose mit einander in Verbindung. Später wird dieser Ansatz durch das Auftreten sehr zahlreicher Verbindungsästchen im Knoten undeutlich.

Die ersten 1—2 dieser ausserhalb der Blattspuren stehenden Bündel waren immer mit dem Cambiumring zugleich und von ihm durch eine schmale Parenchymzone getrennt als junge Initialstränge sichtbar, es ist aber kaum zweifelhaft, dass sie gleich den nächstfolgenden aus jenem selbst hervorgehen. Sobald der Cambiumring deutlich ist, werden in ihm nämlich successive neue Initialstränge gebildet, welche sich zu den rings um die Blattspuren gestellten Bündeln entwickeln. Eine, vielleicht auch einige nebeneinander liegende Zellen des Cambiumrings theilen sich tangential; aus der oder den inneren geht durch mehrseitwendige Längstheilungen ein Initialstrang hervor, während die äusseren Zellen die centrifugale Tangentialtheilung fortsetzen. Diejenigen Producte der letztern, welche dem Initialstrang aussen angrenzen, nehmen sofort die Eigenschaften relativ weiter Parenchymzellen an, der Initialstrang wird daher von dem successive nach aussen rückenden Cambiumring durch Parenchym getrennt.

Auch zwischen den Initialsträngen findet, mit ihrer Anlegung gleichzeitig, in centrifugaler Folge Parenchymbildung seitens des Cambiums statt. Indem diese langsam andauert, legt der nach aussen rückende Cambiumring an successive wechselnden Punkten seiner Peripherie, in der beschriebenen Weise eine Anzahl neuer Initialstränge an, es gehen somit aus der centrifugal fortschreitenden Thätigkeit desselben jene unregelmässigen, durch zart- und weitzelliges Parenchym getrennten Kreise von Gefässbündeln hervor, welche den Blattspurring umgeben. Die Zahl dieser Bündel ist nach der Stärke der Internodien sehr verschieden, in schwachen Keimpflänzchen oft kaum 8—10, (Fig. 236) in starken blühbaren Trieben 2—3mal soviel. Während der beschriebenen Processe dauert in der Mitte des Internodiumquerschnitts das Wachsthum in der Richtung der Querdurchmesser zunächst fort. Die Gefässbündel vermehren Zahl und Grösse ihrer Elemente nach dem gewöhnlichen

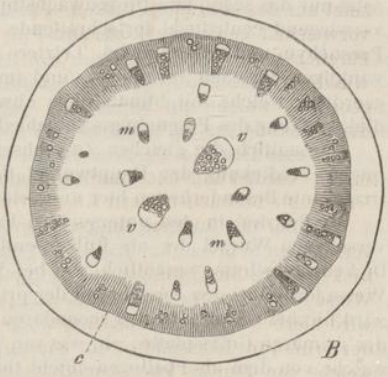


Fig. 236.

Fig. 236. Mirabilis Jalapa. Querschnitt durch das erste epicotyle Internodium eines kleinen, aber schon mehrere Internodien hohen Exemplars (15). *v* und *m* wie in Fig. 235, neben *m* die Lateralstränge. Rings um die 8 Spurstränge 9 scheinbar markständige in dem weiss gelassenen Parenchym. Weiter nach aussen der dichte Holzring. *c* Cambiumzone.

Modus — zumal die vereintläufigen Spurstränge (*v*) zeichnen sich meist bald durch beträchtliche Stärke aus; die Zellen des gesammten interfascicularen Parenchyms nehmen überall an Weite zu. Die unmittelbar aus dem Cambium hervorgegangenen Zellen müssen daher aus ihrer ursprünglichen radialen Richtung verschoben werden, und werden dies um so mehr, als die cambialen Theilungen augenscheinlich relativ langsam fortschreiten. Sogar die Zellen des Cambiumrings selbst zeigen vielfach unregelmässig verschobene Anordnung. Schliesslich tritt ein Stadium ein, in welchem die Dehnung des innern Parenchyms aufhört und zugleich die Zelltheilungen im Cambium, ohne ihre Progression zu ändern, rascher und ausgiebiger erfolgen. Es wird daher nunmehr ein Zuwachsring gebildet, welcher aus regelmässig radial gereihten, relativ engen Elementen besteht; und zwar einerseits einer von sklerotischen gestreckten Zellen gebildeten Grundmasse, andrerseits in diese Grundmasse eingesetzten Gefässbündeln, für deren Entstehung und Stellung im Wesentlichen, und ohne auf alle Einzelheiten Rücksicht zu nehmen, das Gleiche wie oben für Mesembryanthemum ausgesagt werden kann. Das ältere Internodium zeigt daher scheinbar markständige Bündel innerhalb eines dichten Holzrings (Fig. 236).

An den dünnen ersten Internodien des Hauptstengels von Keimpflanzen sah ich zuerst kein Bastparenchym von dem Cambium nach aussen abgeschieden werden. Später kann dies eintreten und an den erstarkten Pflanzen ist es immer oder der Regel nach der Fall. Aehnliche, übrigens einfachere Verhältnisse kommen nach Nägeli's Beschreibung bei Pisonia hirtella vor; auch die complicirteren Erscheinungen, welche Nägeli am Internodium von Boerhavia scandens und Bougainvillea spectabilis angibt, werden hier anzuschliessen sein.

Das Dickenwachsthum der Wurzel von Mirabilis beginnt nach dem Modus normaler Dicotyledonen. Vgl. p. 488. Der Gefässstrang ist selten tetrarch[1]), meist diarch, letzterer Fall sei hier allein berücksichtigt. Vor jeder Fläche der Gefässplatte entsteht in der normalen Weise ein parenchymreicher Holz- und Baststrang, vor jeder Kante ein breiter Haupt-Markstrahl. In dem Pericambium wird gleichzeitig ein Periderm angelegt, welches die Aussenrinde abstösst. Der Hauptmarkstrahl besteht ausschliesslich, der Bast grösstentheils aus radial gereihten und sich allmählich in derselben Richtung stark dehnenden Parenchymzellen, welche miteinander eine mächtige Schicht innerhalb des Periderms bilden. In dem peripherischen Theile dieser Schicht, nahe der Phellogenzone des Periderms, tritt dann, wenn die Wurzel stärker anzuschwellen beginnt, ringsum Tangentialtheilung ein und wird durch diese ein neues (erneutes) Cambium gebildet. Die bildende Thätigkeit des ersten, normalen lässt hiermit nach, um bald ganz aufzuhören. — Das zweite Cambium setzt nur das secundäre Dickenwachsthum der Wurzel zeitlebens fort; es bildet durch ganz vorwiegend centrifugal fortschreitende Tangentialtheilungen wechselnd radial geordnetes Parenchym und Gefässbündel. Letztere sind in radialer und tangentialer Richtung zu spitzwinkligen Maschen verbunden, und im Querschnitt in ziemlich regelmässige Ringzonen geordnet, welche mit bündelfreien abwechseln und von diesen auch durch geringere Radialstreckung des Parenchyms verschieden sind, daher sehr in die Augen fallen. —

Wesentlich die gleichen Zuwachserscheinungen treten auf in dem an der rübenförmigen Verdickung der Hauptwurzel theilnehmenden hypocotylen Stengelgliede, dessen irrelevante Besonderheiten hier unerörtert bleiben mögen.[2])

3. Bei der in den untersuchten Fällen immer mit diarchem primärem Gefässbündel versehenen Wurzel der als Rüben cultivirten Formen von Beta beginnt das secundäre Dickenwachsthum wesentlich wie bei Mirabilis und schreitet eine Zeit lang in normaler Weise fort. Das den Aussenrand der primären Bastgruppen umgebende Rindenparenchym wird hierbei vor den beiden secundären Strängen erheblich mächtiger als vor den Kanten der primären Gefässplatte; ob, wie van Tieghem angibt, in Folge einer Phellodermbildung, welche von dem als Phellogenschicht thätigen Pericambium ausgeht, oder in Folge lebhaften Wachsthums der innerhalb des Pericambiums gelegenen parenchymatischen Elemente des primären Bastes (d. h. der primären Siebstränge), will ich nicht entscheiden. Nach einiger Zeit, bei der Hauptwurzel von B. vulgaris wenn sie beiläufig $^1/_2$mm dick ist, beginnt in dieser peripherischen Parenchymschicht jeder Seite die Bildung einer neuen Cambium-

1) van Tieghem, Symmétrie de structure, l. p. 487 c.
2) Vgl. van Tieghem, l. c.

zone, indem eine Ringschicht von Zellen regelmässige successive Tangentialtheilungen zeigt. Indem sich dieser Process von der Mitte der beiden bezeichneten Stellen seitwärts gegen und über die beiden Hauptmarkstrahlen fortsetzt, entsteht eine ringsum geschlossene, in lebhafter, reciproker Tangentialtheilung begriffene Cambiumzone, in dieser differenziren sich Holz- und ihnen correspondirende Baststränge und Markstrahlen, welche wesentlich nach dem Modus des normalen Dickenzuwachses weiter gebildet werden. Später steht das Wachsthum dieser zweiten Zuwachszone still und dieselbe wird ersetzt durch eine neue ihr gleich werdende, deren Entstehung schon vorher, an der Aussengrenze der grösstentheils parenchymatischen zweiten Bastschicht begonnen hat mit Tangentialtheilungen, welche an zerstreuten Punkten anheben und sich von diesen aus seitwärts ringsum ausbreiten. Indem sich der gleiche Vorgang wiederholt, entstehen in der Runkelrübe jene bekannten concentrischen, von Markstrahlen unterbrochenen Holzringe, welche mit grösstentheils parenchymatischen Bastzonen regelmässig abwechseln, und deren Zahl an einer starken jährigen Rübe sechs und mehr betragen kann. In dem Maasse als die Ringe von der Mitte entfernt und hierdurch weiter sind, nimmt die Zahl der Holz- und Baststränge in ihnen zu.

Zwischen den Strängen successiver Ringe finden sich schräg aufsteigende radiale Verbindungsstränge. Ausserdem kann statt eines Rings hie und da ein grösserer oder kleinerer Ringabschnitt auftreten, welcher sich dann mit seinen Rändern an den nächstinnern anschliesst. Auch hier nimmt die hypocotyle Axe unter ähnlichen Erscheinungen wie die Hauptwurzel an der Bildung der Rübe Theil. —

Zu den beschriebenen Erscheinungen cambialer Neubildung treten bei der Rübe jene oben angedeuteten, den definitiven Bau beeinflussenden Wachsthumserscheinungen des älteren, von dem jedesmal activen Cambium schon entfernten Parenchyms. Schon an jungen Wurzeln, an welchen die Bildung der innersten Zuwachszone begonnen hat, sieht man nicht selten die Verbindungszellen (vgl. p. 365), welche die primäre Gefässplatte von den secundären Holzsträngen trennen, sich in die Quere dehnen, theilen, und hiermit einem Parenchymstreifen den Ursprung geben, welcher zwischen die secundären Holzstränge und die primäre Platte eingeschoben ist, beiderlei Theile von einander trennt. Diese Erscheinung kann an beiden oder nur einer Fläche der Platten auftreten. Mit dem weiteren Wachsthum der Wurzel kann der eingeschobene Streif bis 2^{mm} breit werden. Nach aussen geht er continuirlich über in das mit ihm wachsende Parenchym der Umgebung, speciell der Hauptmarkstrahlen. Auch das übrige innere Parenchym, sowohl das den Holzringen angehörige als dasjenige, welches die Hauptmasse der Bastzonen bildet, hat ein unter langsamer Zelltheilung lange nach Auftreten nächstäusserer Cambiumringe andauerndes Wachsthum, dessen Grenzen nicht näher ermittelt sind. In Folge des Wachsthums der Bastzonen in radialer Richtung rücken die successiven Holzringe mehr und mehr auseinander; und die Volumzunahme des Parenchyms in dem einzelnen Holzring entfernt die nicht parenchymatischen Elemente dieses sowohl in Richtung des Radius als der Peripherie von einander; speciell werden die Maschen, welche von den Strängen gebildet werden, durch Dilatation der Markstrahlen erweitert. Ob hierbei ein Mitwachsen der nicht parenchymatischen Holzelemente stattfindet wie in den rindenläufigen Bündeln von Cycas (§ 195), ist unentschieden.

4. In dem Stamme von Phytolacca dioica ist selbstverständlich der Anfang des Zuwachses ein anderer als in den Wurzeln. Der erste Cambiumring tritt in normaler Weise auf in dem von den Blattspursträngen (vgl. p. 259) nebst Zwischenbündeln gebildeten primären Ringe. Die durch die Aussenränder der primären Siebstränge bezeichnete Peripherie dieses wird aussen zunächst umgeben von etwa 2—3 Parenchymschichten; noch weiter nach Aussen folgt ein ziemlich geschlossener Bastfaserring, an welchen dann das grosszellige Parenchym der Aussenrinde anschliesst. Der Bastfaserring ist als Grenze der primären Bastschicht zu betrachten. — Die ihm zunächst innen angrenzenden soeben genannten Parenchymlagen zeigen hinfort, wenigstens vorwiegend, gleich der Aussenrinde nur Dilatationswachsthum. In den auf sie nach innen folgenden Parenchymzellen dagegen, welche also dem Rande der Siebbündel angehören, beginnt, wenn der Zuwachs vom ersten Cambiumring aus eine Zeit lang gedauert hat, starke radiale Dehnung und sofortige tangentiale Theilung. Diese Vorgänge heben an einzelnen, nicht näher bestimmten Punkten der Peripherie an und setzen sich von diesen aus seitwärts über Markstrahlen und Stränge fort zur

Bildung einer die genannte Erscheinung zeigenden Ringschicht. Soweit die Untersuchungen reichen, ist es nur eine, höchstens stellenweise zwei Schichten von Zellen, aus welchen diese hervorgeht. Nach mehreren successiven Tangentialtheilungen hört an der Innenseite der in Rede stehenden Schicht die Theilung auf, ihre Producte wachsen zu stark radial gestreckten Parenchymzellen heran, welche die radiale Reihung, in welcher sie entstanden, ziemlich genau beibehalten. In dem äusseren Theil der Ringzone dauert die Tangentialtheilung an, es treten die Anfänge correspondirender Holz- und Bast- resp. Gefässbündel, mit Markstrahlen alternirend, auf, zu einem Ringe geordnet, welcher nach Art des ersten, durch ein normales Cambium normalen Zuwachs erhält. An der Aussengrenze dieses zweiten, äussern Ringes entsteht auf dieselbe Weise, wie er entstanden ist, später ein dritter und eine diesen vom zweiten trennende Parenchymschicht, derselbe Vorgang kann sich durch fernere Ringordnungen wiederholen. In jedem Ring erlischt die neubildende Thätigkeit seines Cambiums ohngefähr gleichzeitig mit dem Auftreten des nächstäussern. So entstehen die vielbeschriebenen concentrischen und durch breite Parenchymzonen von einander getrennten Gefässbündelringe, deren jährlich gebildete Zahl in einem starken Aste oder Stamm auf sechs und mehr steigen kann. In noch höherem Grade wie in der Betawurzel sind hier die Ringe oft unvollständig und unregelmässig. Verbindungsstränge zwischen den successiven Ringen befinden sich, nach Nägeli, nur in den Knoten.

§ 193. Bei den bisher beschriebenen Anomalien findet der Dickenzuwachs theils dem normalen entsprechend in centrifugaler Progression statt, das Wachsthum der innerhalb des jedesmal activen Cambiums gelegenen Gewebe ist, von pathologischen Möglichkeiten abgesehen, bald beendet, erloschen. Oder es wurde wenigstens ein anderes Verhalten für manche bisher beschriebene Fälle nur gelegentlich angedeutet. Auf diese ist jetzt im Zusammenhang mit anderen zurückzukommen.

Es gibt eine Menge von parenchymreichen Stämmen und Wurzeln, in welchen das alte, von dem activen Cambium weit entfernte Parenchym in allen Regionen des Querschnitts nicht nur die Fähigkeit des Wachsthums und der Neubildung behält, und etwa bei Verwundungen und dergleichen hervortreten lässt, sondern auch in der intacten Pflanze wirklich andauernd wächst, Volumen und Zahl seiner Zellen vermehrt, und Folgemeristeme erzeugt, aus welchen Holz-, Baststränge, Cambien hervorgehen können. In wieweit die fertigen, nicht parenchymatischen Elemente diesem Wachsthum etwa folgen, ist nirgends genau untersucht, wenn man die nicht streng hierher gehörigen Erscheinungen bei Cycadeen (§ 195) bei Seite lässt. Soweit der Augenschein lehrt, verhalten sie sich meistens passiv.

Den bezeichneten Wachsthums- und Neubildungserscheinungen verdankt eine Anzahl der sonderbarsten Anomalien ihre Entstehung; theils wiederum bei Lianenstämmen, theils bei fleischigen dicken Wurzeln und manchen nicht kletternden parenchymreichen Stämmen.

Von der ersten Kategorie, den Lianenstämmen, gibt Crüger eine Anzahl hierher gehöriger Erscheinungen an, welche noch genauerer Untersuchung bedürfen. So sollen die parenchymatischen Zwischenzonen zwischen den ältern successiven Zuwachsschichten von Securidaca volubilis dauernd breiter werden, während für dieses Wachsthum Raum geschaffen wird durch Verbreiterung der radialen Parenchymstreifen in den ausserhalb befindlichen Ringen. Für Dilleniaceen berichtet Crüger Aehnliches.

Viel weiter gehende, die gesammte Gewebeanordnung und selbst die Gestalt der Stämme wesentlich verändernde Wachsthums- und Neubildungsprocesse kommen den Bauhinien, manchen Malpighiaceen, Urvillea, Bignoniaceen zu.

Der anfangs regelmässig gebaute und zusammenhängende Holzkörper wird hier durch Wachsthum, d. h. Dehnung und Zellentheilung von Mark- und Holzparenchymstreifen in Stücke zersprengt, welche innerhalb der Parenchymmassen ein selbständiges Dickenwachsthum mittelst sie umgebenden, theilweise jedenfalls neugebildeten, nach der dem Holze abgekehrten Seite auch Bast bildenden Cambiums besitzen. Zu der wiederholten Spaltung der vorhandenen kann dann noch die Bildung neuer, selbständig weiter wachsender Holzstränge, aus Folgemeristem hinzukommen.

Die oben p. 590, 591 für bestimmte Bignoniaceen-Genera angegebene Spaltung des Holzkörpers kömmt z. B. in dem einfachen und übersichtlichen Falle von Anisostichus capreolata (Fig. 237) zu Stande, indem nach Jahre langer Stabilität im Marke Dehnung und Theilung der Parenchymzellen beginnt, und, vom Marke aus sich radial nach den vier Bastplatten ausbreitend, den Holzkörper in seine vier Hauptabschnitte sprengt. Die von Anfang an im Dickenwachsthum zurückgebliebenen Holzabschnitte werden von den angrenzenden Hauptabschnitten beiderseits abgesprengt oder bleiben mit dem einen verbunden, je nachdem beide sie begrenzende breite Markstrahlen oder nur einer derselben an der Parenchymdehnung sich betheiligen. Auch die vier Bastplatten, resp. ihre parenchymatischen Theile erfahren Verbreiterung; sie werden jedoch wiederum eingeengt dadurch, dass die abgesprengten zurückgebliebenen Holzsegmente auf ihrer Aussenseite beträchtlichen Zuwachs erfahren und fächerförmig verbreitert in die Bastplatte hineinwachsen, und dass auch von den Seitenrändern der Hauptholzabschnitte fächerförmige Excrescenzen hervorwachsen. Jede Holzexcrescenz geht von einem entsprechenden Cambiumabschnitt aus, die der kurzen zurückgebliebenen Abschnitte jedenfalls von dem ursprünglichen, die der Seitenränder der grossen Abschnitte von neuentstandenen; jeder Holzexcrescenz entspricht ferner wenn auch schwache Bastproduction seitens des Cambiumabschnitts. Viel weiter als hier beschrieben und abgebildet ist, wurde der Vorgang bei A. capreolata, wie es scheint auch von Anderen, nicht beobachtet. Bei anderen Bignonien dagegen[1]) geht erstlich Sprengung des Holzkörpers weiter; derselbe zerfällt successive in zahlreiche, seinen Dichotomien im allgemeinen entsprechende Abschnitte, welche durch radiale Parenchymstreifen getrennt sind und welche ein Mittelstück umgeben, in dem der Querschnitt zahlreiche Holzstränge verschiedener Form zeigt. Es ist fraglich, in wieweit die letzteren neu entstanden oder von dem alten Holzkörper durch entsprechende Parenchymwucherung losgesprengt sind. Dass letzteres wenigstens für einen Theil derselben gilt, und von Anfang

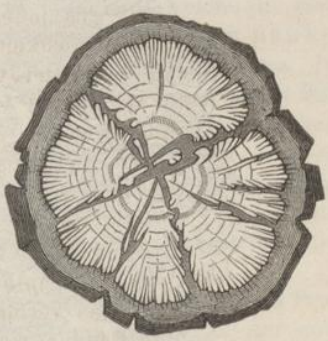


Fig. 237.

Fig. 237. Anisostichus capreolata (Bignonia L.). Querschnitt durch einen alten Stamm. Nat. Gr. Vgl. den jungen Stamm, Fig. 224, p. 586. Die vier vorspringenden Abschnitte des Holzkörpers sind durch Verbreiterung des Markes und der Bastplatten bis zur Mitte vollständig von einander gesprengt. Drei der kleinen, zurückgebliebenen Holzabschnitte liegen gleichfalls losgetrennt, an dem peripherischen Rande fächerförmig verbreitert, in dem ungleichnamigen Gewebe. Zwei der vier Hauptholzabschnitte weiterhin radial gespalten, der links unten stehende bis zum Mark. Von den Rändern der Holzabschnitte zahlreiche Excrescenzen fächerförmig in die Bast- und Parenchymplatten ragend. — Bast und Parenchym schattirt, Holz bis auf Andeutung von Jahresringgrenzen und Markstrahlen weiss gelassen. — Aussen ist die Rinde von rissiger Borke umgeben, welche schwarz gezeichnet ist. —

1) Vgl. Crüger, Bot. Ztg. 1850, I, Taf. II.

an gewissermassen vorbereitet ist, wird wahrscheinlich durch die Parenchyminseln, welche in dem jungen, noch ungetheilten Holzkörper von Melloa populifolia (Fig. 226) nahe der Markscheide liegen. In dem alten Stamme ist der Holzkörper durch breite Parenchym- und Baststreifen überall zerklüftet und speciell eine Anzahl centraler Stränge von den peripherischen abgetrennt.

Die getrennten Holzabschnitte ihrerseits wachsen nach allen Seiten weiter in die Dicke, sei es durch sie umziehende Abschnitte des ursprünglichen, sei es durch neugebildetes Cambium; und es ist auch wohl daran kein Zweifel, dass letzteres an der dem Holz abgekehrten Seite immer neue Bastelemente bildet. Welches Gewirre von Holzsegmenten und sie trennenden Streifen durch das beschriebene Wachsthum und successive weiter gehende Zerklüftung entstehen kann, veranschaulichen Crüger's allerdings nicht sehr naturgetreue Figuren von Bignonia unguis[1]) und die aus Schleiden's Grundzügen reproducirte Fig. 238, welche Crüger für den Querschnitt eines alten Bignoniastammes, Schleiden für den einer Bauhinia hält.

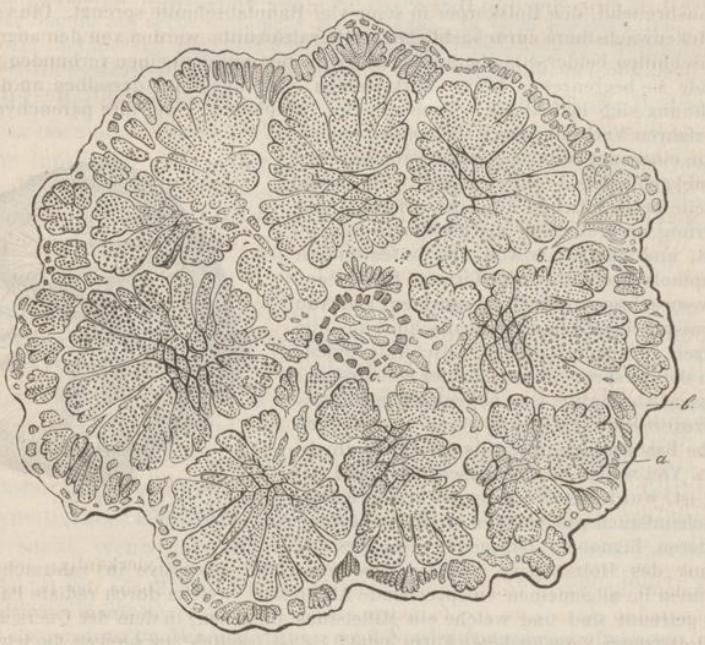


Fig. 238.

Aehnliche Erscheinungen der Sprengung und des selbständigen Weiterwachsens innerhalb des mitwachsenden Parenchyms zeigt der anfangs mehr oder minder gelappte Holzkörper kletternder Malpighiaceen[2]). Besondere Gat-

Fig. 238. Bauhinia spec. Querschnitt eines Stammes, 2/3 der nat. Grösse, aus Schleiden's Grundzügen. *a* alle punktirten Figuren Holzportionen, zum Theil mit auffallend grossen Tüpfelgefässen. *c* durch weissliche Farbe sich auszeichnende Holzbündel mit radialen geraden Markstrahlen in einen einfachen Kreis gestellt (wohl die gesprengte, ursprünglich enge Markscheide). — Mit Ausnahme des Kreises (*c*) besteht das übrige Holz zum grossen Theile aus Parenchym und die Markstrahlen verlaufen wellig gebogen. Die weiss gelassenen Streifen (*b*) zwischen und ringsum die Holzstränge sind Parenchym- und Bastmassen. —

1) Bot. Ztg. 1850, Tafel II. 2) Vgl. A. de Jussieu, l. c. — Crüger, l. c. u. oben, p. 593.

tungseigenthümlichkeiten sind zur Zeit von dieser Familie nicht bestimmt anzugeben. Die Sprengung der Markscheide und des übrigen Holzkörpers durch das Wachsthum der Parenchymmassen, das selbständige Dickenwachsthum der für sich eines besonderen Markes entbehrenden, getrennten Holzabschnitte hat schon Jussieu hier klar dargestellt, wenn man davon absieht, dass er das wachsende intercalare Parenchym öfters (von aussen) eindringendes Rindengewebe nennt. An einem 1 cm dicken lebenden Aste von Stigmaphyllum ciliatum habe ich die Dilatation des Markes und von ihm ausgehender radialer Parenchymstreifen des parenchymreichen Holzes, die hierdurch eintretende Sprengung und Zerklüftung erst der Markscheide, dann der äusseren Holzregionen, das Auftreten neuer, auch neuen Bast bildender Cambiumzonen an den getrennten Holzabschnitten, endlich auch das Auftreten neuer, aus Folgemeristem entstehender, selbständig in die Dicke wachsender Holz- und Baststränge in dem Mark selbst direct verfolgen können. Die Veränderungen gehen an dem beobachteten Aste aus von einer einen Draht umschlingenden, starkem Druck ausgesetzten, angeschwollenen Stelle, eine Thatsache, welche zeigt, dass dieselben durch mechanische Ursachen wenigstens gefördert werden.

Aehnliche anatomische Veränderungen sind es jedenfalls, welche die vielfache Zerklüftung der Holzkörper in den alten Stämmen kletternder Bauhinien[1]), speciell der Section Caulotretus, hervorrufen, von welchen die Fig. 238, welche nach Schleiden einer Bauhinia zugehört, ein ohngefähres Bild geben mag. Bei diesen Lianen kommt aber zu den in Rede stehenden Erscheinungen noch eine andere, an anderen Formen wenigstens nicht sichergestellte hinzu, nämlich ein lange andauerndes Längenwachsthum der älteren Holzschichten, welches wohl ebenfalls grossentheils auf Rechnung des Parenchyms zu setzen sein wird, und welches die Ursache der eigenthümlichen Krümmungen der bandförmigen Stämme resp. Aeste dieser Pflanzen sein muss.

Nach den bekannten, allerdings noch sehr der Vervollständigung und Prüfung bedürftigen Thatsachen finden hier folgende, streng genommen nur zum Theil hierhergehörige Verhältnisse statt.

Die jungen zweizeilig beblätterten Internodien sind stumpf vierkantig. Das Mark hat im Querschnitt die Form eines Kreuzes, dessen Arme in der Ebene der beiden Blattorthostichen und in einer dazu rechtwinkligen liegen. Es wird von einem normalen, grösstentheils aus relativ engen und derbwandigen, radial geordneten Elementen bestehenden, daher dichten Holzring (Markscheide) umgeben, welcher seinerseits zwischen den Armen des Markkreuzes dicker als über denselben, also im Querschnitt rundlich oder stumpf achteckig ist. An diese kaum 1 mm dick werdende Zone setzt sich, scharf von ihr abgegrenzt, mit fortschreitendem Dickenwachsthum ein weicheres Holz, bestehend aus weiten Tüpfelgefässen, engen derben Sklerenchymfasern und zartwandigem, anscheinend unverholztem Strangparenchym; die genannten Elemente je nach den Arten, wenigstens je nach den meist nicht genau bestimmten untersuchten Exemplaren, in verschiedener, hier nicht eingehend zu beschreibender Vertheilung. Zahlreiche schmale, und hie und da einzelne sehr breite, an dem trocknen Material durch den braunen Inhalt ihrer Zellen ausgezeichnete kleine Markstrahlen durchsetzen die Holzstränge. Sie sind wie gewöhnlich mit ihren peripherischen Enden senkrecht gegen die Oberfläche gerichtet, an den flachen Theilen des Stammes zugleich in einem nach den Rändern zu convexen Bogen gegen die Mitte gekrümmt. Der so beschaffene Holzkörper wächst nun vorzugsweise an den zwei mit den

1) Vgl. Gaudichaud, l. c., Tab. XVIII, Fig. 2, 3.

Blattorthostichen alternirenden Seiten in die Dicke, derart dass der ganze Stamm die Gestalt einer an beiden Rändern abgerundeten bandförmigen Platte erhält. Senkrecht zur Oberfläche der Platte findet der Holzzuwachs überall in weit geringerem Maasse statt, in dem Verhältniss, dass auch über dem Marke die gesammte Dicke des Stammes nicht grösser, oft selbst geringer ist als seitwärts.

An der einen Fläche ist der Zuwachs meist stärker als an der andern, so dass das Mark letzterer genähert bleibt. Locale Ungleichheiten des Zuwachses führen bei den meisten, aber nicht allen vorliegenden Exemplaren zur Bildung ungleich starker und wenig regelmässiger Längswülste und Furchen. Die Rinde zeigt keine allgemein bemerkenswerthen Structureigenthümlichkeiten, sie ist, abgesehen von zahlreichen localen Unregelmässigkeiten, rings um den Stamm durchschnittlich gleich dick.

Aeltere, etwa 40—50mm breite und 10mm dicke bandförmige Aeste von Caulotretus zeigen in ihrer Form die Eigenthümlichkeit, dass ihr Rand beträchtlich kürzer ist als die Mitte, diese daher stark und oft sehr regelmässig rechtwinklig zur Fläche undulirt, die Wellung in der Mittellinie rings um das Mark am stärksten, am Rande gar nicht vorhanden ist, und gegen diesen hin allmählich abnimmt.[1] Jedem Wellenberg und jedem Wellenthal, d. h. jedem Orte stärkster Ausbiegung nach beiden Stammflächen entspricht die Insertion eines Blattes resp. Axillarsprosses; dieselbe steht in den untersuchten Fällen etwas höher (in akroskoper Richtung) als letztbezeichneter Ort. Junge Triebe dagegen, auch solche, welche schon platt bandförmig sind, z. B. ein vorliegender von etwa 10mm Breite und 3—4mm Dicke, zeigen die Undulationen nicht oder kaum angedeutet; mit dem Alter nehmen letztere an Steilheit zu.

Nach diesen Daten muss die Wellung darin ihren Grund haben, dass mit dem successiven Dickenwachsthum entweder der Rand der Platte absolut kürzer oder die Mitte absolut länger wird als zu Anfang. Ersteres ist a priori unwahrscheinlich und wird durch keine directe Beobachtung auch nur wahrscheinlicher gemacht. Das andere Verhalten könnte, vorbehaltlich der noch fehlenden genauen Grössenbestimmungen, theilweise Erklärung finden in der Annahme, dass wie in vielen normalwüchsigen Stämmen (p. 520) die Elemente der successiven Zuwachszone an Länge zunehmen, hier aber an den Rändern der Platte in geringerem Maasse als in der Mitte. Diese Erklärung reicht aber keinesfalls aus, weil die successive Verlängerung der Mitte in der ältesten, das Mark umgebenden Zone am grössten ist. Das Gleiche gilt von dem Erklärungsversuch, welchen Netto[2] gegeben hat. Wird die Annahme einer Verkürzung der Plattenränder ausgeschlossen, so bleibt nur die andere übrig, dass in den alten Zonen ein andauerndes Längenwachsthum stattfindet; und da nach den sonstigen, von Laubhölzern bekannten Daten solches für die übrigen Elemente zwar nicht ausgeschlossen, aber doch minder wahrscheinlich, Wachsthumserscheinungen aber anderwärts in dem älteren Parenchym nachweisbar sind, ist der anatomische Grund der Verlängerung zunächst in diesen zu suchen. Für die Prüfung dieser Annahme und die Klarlegung der aus ihr nothwendig folgenden anatomischen Veränderungen in den alten Zonen bedarf es noch genauerer Untersuchungen, insbesondere Grössenbestimmungen. —

An alten Stämmen nehmen die wulstigen Vorsprünge des Holzkörpers an Mächtigkeit, die Parenchyminseln an Breite zu. Die schliessliche Zerklüftung des ersteren in die selbständig wachsenden Stücke und Lappen (Fig. 238) kann kaum anders als auf die oben angegebene Weise zu Stande kommen, ist aber auch noch näher zu untersuchen. Auf die Wurzeln setzen sich, nach Crüger, die Structuranomalien nicht fort. —

In den in Rede stehenden Stämmen folgt das gesammte, die isolirten Holzsegmente umgebende parenchymatische Gewebe und Periderm dem ungleichen Wachsthum dieser lange Zeit durch entsprechende Dilatation.

Zumal bei den Malpighiaceen und den Bauhinien gehen aber mit der fortschreitenden Dickenzunahme die Wachsthumsungleichheiten soweit, dass auch die zwischen den Holzkörpern liegenden Gewebemassen gesprengt werden.

---

1) Vgl. die Abbildung in Duchartre, Elém. de botanique, p. 166, Fig. 77.

2) Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. VI, p. 317 ff.

An den Trennungsflächen findet Peridermbildung statt; vielleicht auch, was nicht näher untersucht ist, Abstossung einzelner Gewebestreifen als Borke. Der Stamm erscheint jetzt in mehr oder minder zahlreiche Längsstränge gespalten, deren jeder mit einer besondern, von Periderm überzogenen Rinde bedeckt ist, und welche in der mannichfaltigsten Weise parallel nebeneinander stehend oder durcheinander geflochten, streckenweise getrennt und dann wieder vereinigt sind. —

Das oben angedeutete Verhalten des Stammes von Urvillea laevis[1]) gehört darum hierher, weil es im 2. oder 3. Lebensjahre damit beginnt, dass der Holzkörper nach Art der Malpighiaceen dreilappig wird. Durch Wachsthum des Markstrahlparenchyms in die Breite werden dann die den Lappen entsprechenden drei Abschnitte des Holzes von einander getrennt, und jeder derselben, sammt dem zugehörigen Drittel des Markes, mit einer hinfort Holz und Bast bildenden Cambiumzone umgeben, so dass der Stamm drei gesondert wachsende Holzbastkörper enthält.

Als minder auffallende und eingreifende innere Neubildungen schliessen sich hier an die wohl aus Folgemeristem nachträglich entstehenden Holzstränge, welche Crüger l. c. im Marke von Doliocarpus, Argyreia u. a. beschreibt. Ob die zwischen Parenchym liegenden, im Querschnitt gelappten Holzmassen, welche Oliver[2]) im Stämmchen von Acanthophyllum (aus der Caryophylleen-Familie) beschreibt, hierher gehören, ist zweifelhaft.

Mehr in das Gebiet der pathologischen Ueberwallungs- und Regenerationserscheinungen dürfte die von Crüger beschriebene Bastbildung auf der Innenfläche alter hohler Stämme von Carica Papaya zu rechnen sein.

§ 194. Andrerseits schliessen sich die Wachsthums- und Neubildungsprocesse im alten, innern und vom activen und normalen Cambiumring entfernten Parenchym des Holzkörpers fleischiger Wurzeln hier an. Für Beta sind dieselben schon p. 617 beschrieben worden. Sie gehen hier nicht über das Wachsthum des Parenchyms selbst und die daraus folgenden Dislocationen anderer Gewebe hinaus. Neubildungen von Folgemeristem und von Cambium, Holz- und Baststrängen finden sich dagegen, wie Trécul[3]) zuerst zeigte, in der alten Wurzel von Myrrhis odorata, nach Schmitz' Untersuchungen[4]) in den fleischigen Wurzeln von Convolvulaceen, Rumex-Arten, nach Stahl[5]) in den Bryonia-Wurzeln, und dürften in ähnlichen Theilen häufiger zu finden sein. Auch die für Sedum Telephium beschriebenen Partialringe schliessen sich hier an; die maserige Structur dicker Sumbulwurzeln dürfte gleichfalls in dem Auftreten partialer Holzstränge im alten, ursprünglich normalen Holzkörper ihre Erklärung finden.

Die Wurzeln von Myrrhis odorata haben anfangs immer normalen Bau und Dickenzuwachs, sie können denselben auch zeitlebens behalten und dabei grosse Dicke erreichen. Bei den meisten dagegen tritt aber, nachdem der normale Zuwachs längere Zeit

1) Radlkofer, Atti, l. c. p. 63. — Gaudichaud, l. c. Tab. XVIII, Fig. 20.
2) Transact. Linn. Soc. London. Vol. XXII, p. 289.
3) Comptes rendus, 23. Juli u. 6. Aug. 1866 (Tom. LXIII).
4) Sitzgsber. d. naturf. Ges. zu Halle, Juli 1874. Vgl. Bot. Ztg. 1875, p. 677.
5) Mündliche Mittheilung.

gedauert hat, in dem inneren Parenchym des Holzkörpers, in einiger Entfernung von der Mitte, die Bildung radial gereihten Folgemeristems durch tangentiale Theilungen ein, von einem Punkte beginnend und sich durch eine ringsum die Wurzel gehende Ringzone ausbreitend. Diese Zone nimmt die Eigenschaften eines für sich allein normalen Cambiums an, welches von seiner äusseren, an das peripherische Holz grenzenden Seite aus nach innen zu, also in centrifugaler Folge, mit Markstrahlen abwechselnde Baststränge von normalem Bau anfügt, und nachher auf der seiner Bastschicht abgekehrten, also nach aussen sehenden Seite Holzstränge bildet, welche sich genau an die umgebenden Holzstrangabschnitte ansetzen und in centripetaler, also verkehrter Richtung Zuwachs erhalten. Diese Erscheinung trifft man in fast allen 1cm und darüber starken Wurzeln. In dem peripherischen normalen Holze kann dann nach Trécul eine zweite innere Folgemeristem- resp. Cambiumschicht in derselben Weise wie die erste entstehen; dieselbe bildet, wenn ich recht verstehe, ebenfalls in centrifugaler Folge eine neue Bastschicht. Zuletzt kann noch zwischen den verkehrten und den sie aussen begrenzenden Holzsträngen ein neues Cambium auftreten, welches ebenfalls eine Bastschicht bildet.

Ist letzteres geschehen, so besteht also die Wurzel aus folgenden concentrischen Lagen: 1. Normale Rinde mit Bastschicht. 2. Normales Cambium. 3. Holzschicht, normal orientirt. 4. Zweites inneres Cambium. 5. Bastschicht. 6. Holzschicht, normal orientirt. 7. Bastschicht. 8. Drittes inneres Cambium. 9. Holzschicht, umgekehrt orientirt. 10. Cambium. 11. Bastschicht. 12. Axiler Holzstrang. Dieser Befund Trécul's dürfte übrigens nur einen speciellen Fall der mancherlei hier möglichen Combinationen concentrischer Neubildungszonen darstellen. Die jedesmal peripherischen Zonen folgen der inneren Neubildung durch Dilatation und an dem normalen Cambium dauert der normale Zuwachs fort. Ausserdem kann sich aber auch rings um einzelne Holzstränge irgend einer Zone aus Folgemeristem eine Cambiumzone bilden, durch welche der einzelne partielle Strang selbständigen Dickenzuwachs nebst Bastumkleidung erhält.

In den von Schmitz untersuchten Wurzeln und auch manchen Stämmen von Convolvulaceen treten mehrerlei Anomalien auf, nämlich erstens im Parenchym des alten Holzkörpers entstehende neue, durch partiale Cambien wachsende Holz- und Baststränge, zweitens Bildungen, welche in der Rinde entstehen und sich an das Auftreten successiv erneuerter Cambien (p. 607) am ersten anschliessen, wenn sie auch, wie oben schon angedeutet, nicht immer streng zu diesen gerechnet werden können; und drittens Combinationen beider Processe.

In dem alten Parenchym des Wurzelholzkörpers treten, ohne dass zunächst die Thätigkeit des normalen Ringes erlischt, neue partiale Cambien auf, theils anschliessend an normal entstandene Gefässstränge, theils an solche Stränge, welche getrennt von jenen aus Folgemeristem im Parenchym entstanden sind; in beiden Fällen in verschiedenem Maasse neues secundäres Holz und Bast für sich allein in normaler Folge und Orientirung producirend. In dem Maasse als alles dies geschieht, wird das ursprüngliche Gewebe verschoben und verdrängt, bis zu dem Grade, dass schliesslich die ganze Wurzel aus unregelmässig gruppirten, im Querschnitt unregelmässig gelappten Holzbaststrängen bestehen kann, deren jeder seinen eigenen Cambiumring besitzt. Noch mehr Unordnung kann eintreten dadurch, dass der ursprüngliche normale Cambiumring seine Thätigkeit einstellt, ganz undeutlich wird; und dass in den partialen Holzkörpern abermals neue thätige Cambiumschichten auftreten wie zuvor in dem ursprünglichen. In mannichfachen Einzelformen, deren Beschreibung hier zu weit führen würde, treten diese Erscheinungen auf z. B. in den Wurzeln von Convolvulus Scammonia, Ipomoea Purga.

Bei sehr vielen Convolvulaceen-Wurzeln, sowohl perennirenden als auch z. B. ganz regelmässig bei der einjährigen Pharbitis hispida Choisy (Ipomoea purpurea) tritt die andere Erscheinung auf: es entstehen, aus Folgemeristem, in dem Parenchym der Secundärrinde, dicht ausserhalb der Baststränge, neue, mittelst ihres eigenen Cambiums weiter Holz und Bast bildende Stränge. Der Entstehungsmodus ist wesentlich der gleiche wie bei der Bildung erneuter Cambiumringe in der Peripherie älterer erlöschender. Es kann sich auch wie bei dieser der gleiche Process in successive weiter aussen liegenden Zonen wiederholen. Eine Verschiedenheit von dem typischen Processe der Bildung erneuter Cambien findet aber erstens insofern statt, als die Production seitens des normalen Cambiums mit dem Auftreten der neuen Stränge nicht erlischt, sondern fortdauert; und als in den

meisten Fällen wenigstens durch die Neubildung nicht geschlossene Cambiumringe oder Ringabschnitte entstehen, welche mit Markstrahlen wechselnde Holz- und Baststränge in normaler Orientirung produciren; sondern getrennte Stränge, deren jeder mehr oder minder vollständig ringsum sein eigenes Cambium und von diesem aus Holz- und Bastzuwachs erhält.

Der gesammte Querschnitt wird daher dem der Sapindaceenstämme einigermassen ähnlich: ein centraler, normaler, runder Holzkörper, umgeben von einer Anzahl kleinerer in einfacher, späterhin auch mehrfacher Reihe. Der Längsverlauf der peripherischen Stränge ist unregelmässig undulirt; sie stehen seitlich miteinander und mit dem normalen Holzkörper durch Anastomosen vielfach in Verbindung. Die beschriebene Erscheinung findet sich bei den ausdauernden Stämmen einiger Arten. Jussieu[1]) gibt für C. malabaricus in einem 8cm dicken Stamme 8—9 unregelmässige concentrische Ringe an, und fand ähnliches im Stamme mehrerer unbestimmter Arten. Von der Wurzel der Ipomoea Turpethum ist dasselbe Verhalten längst bekannt, die Wurzeln anderer Arten zeigen das Gleiche, und zwar derart, dass die corticalen Stränge nur in der Wurzel und nicht im Stengel auftreten. In der holzigen Wurzel der rothen Gartenwinde (Pharb. hispida) sind sie reichlich entwickelt, gehen aber nur bis ins hypocotyle Glied hinauf und fliessen hier mit dünnen Enden in den stark verdickten normalen Holzkörper über.

Beide Processe, die Neubildung von Strängen im Parenchym des älteren Holzes und in der Rinde, können combinirt sein in der Turpethwurzel und in den Wurzeln, welche als Mechoacanna und Stipites Jalapae im Droguenhandel vorkommen. Und zwar betrifft dann die Neubildung der xylogenen Stränge theils den ursprünglichen normalen Holzkörper, theils kann sie sich auch auf die rindenständigen erstrecken.

Wie oben, p. 243, angegeben[2]), ist die das massige, stärkeerfüllte Parenchym der rübenförmigen Seitenwurzel von Sedum Telephium und Verwandten von Gefässbündeln, welche im Querschnitt in einen Ring gestellt sind, durchzogen. Bei manchen Arten, z. B. Sedum Fabaria, werden diese Bündel überall durch einen einfachen, normalen Cambiumring, welcher wenig productiv ist, verbunden. Dasselbe findet auch bei S. Telephium zuweilen statt, und zwar selbst bei einzelnen Wurzeln solcher Stöcke, die im Uebrigen das sogleich zu nennende Verhalten zeigen. Dieses, welches bei S. Telephium die Regel ist, besteht darin, dass an der Insertionsstelle der Wurzel ein einfacher normaler glatter Cambiumring die Bündel verbindet; weiter gegen die angeschwollene Mitte der Wurzel hin buchtet sich der Ring zwischen je zwei Bündeln ein, und zwar, je näher der Spitze um so tiefer, bis zu dem Grade, dass er schon über der Mitte in ebenso viele gesonderte partielle Ringe getrennt wird, als Einbuchtungen oder ursprüngliche Gefässbündel vorhanden waren. Die getrennten Ringe sind im Querschnitt in einen Kreis gestellt und durch Parenchymstreifen von einander geschieden. Jeder hat eine geschlossene, wenig productive Cambiumschicht, welche holz- und bastwärts vorzugsweise Parenchym bildet, auf der gegen die Mitte des Partialrings sehenden Holzseite einzelne kleine Gefässgruppen, auf der Bastseite, letzteren correspondirend, jene p. 337 erwähnten kleinen Gruppen enger Weichbastelemente. Gegen die Spitze der Wurzel hin öffnen und vereinigen sich die partiellen Ringe wieder zur Bildung eines normalen Wurzelholzkörpers. Vgl. Koch, l. c.

§ 195. Der Bau des Cycadeenstammes[3]) soll hier, mit Bezugnahme

1) l. c. p. 123.

2) Nachträgl. Anmerkung. L. Koch (Verhandl. d. Naturhist. Vereins in Heidelberg Bd. I, Heft 4) hat neuerdings gezeigt, dass der in Rede stehende Gefässbündelring nichts weiter ist, als sehr isolirte Gefässgruppen eines vorwiegend parenchymatischen Wurzelholzkörpers, welcher aus einem typischen radialen Wurzelbündel hervorgeht, dessen ursprüngliche Elemente in dem massigen Parenchym bisher übersehen worden waren. Die rübenförmigen Sedum-Wurzeln stellen somit einen Specialfall sehr parenchymreicher typischer Dicotyledonen-Wurzeln dar. Hiernach ist das oben Gesagte zu berichtigen.

3) A. Brongniart, Rech. sur l' organisation de la tige des Cycadées. Ann. sc. nat. 1. Sér. XVI, 369; Id. Archives du Muséum, I. — v. Mohl, Ueber d. Bau d. Cycadeenstammes. Abh. d. Münchn. Acad. I, 397; Verm. Schriften, p. 195. — Miquel, Ueber d. Bau e. Stammes etc. von Cycas circinalis. Linnaea, Bd. XVIII, 125. — Karsten, Organogr. d. Zamia muricata, in

auf p. 266 im Zusammenhang betrachtet werden, weil eine Trennung der primären Gewebeanordnung von den mancherlei secundären Veränderungen ohne übergrosse Störung der Anschaulichkeit nicht wohl durchzuführen wäre.

Zur vorläufigen Orientirung sei zunächst hervorgehoben, dass derselbe Anfangs immer in den Hauptzügen die für Dicotyledonen und Gymnospermen typische Gewebeanordnung besitzt, d. h. einen aus dem primären Blattspurring hervorgehenden normalen Holz-, Bast- und Cambiumring, welcher die Aussenrinde von dem Marke trennt. Die beiden letztgenannten Regionen sind immer relativ stark; bei dem alten, von Miquel untersuchten Stamm von Cycas circinalis betrug z. B. die Dicke der Aussenrinde bis über 7^{cm}, der Durchmesser des Markcylinders 10^{cm}. Sie bestehen gleich den Markstrahlen aus relativ dünnwandigem, dauernd amylumreichem Parenchym und werden von dem oben p. 456 beschriebenen System verzweigter Gummi- oder Schleimkanäle durchzogen; die Rinde wird von einer oberflächlichen Peridermschicht bedeckt. Die zweierlei Blätter stehen bekanntlich in schraubiger Anordnung und so dicht übereinander, dass die fleischigen, schuppenartig verbreiterten Blattbasen mit den Flächen einander aufliegen. Die zahlreichen Gefässbündel der Blattbasis sind in der Insertionsfläche zu zwei Spursträngen vereinigt, welche getrennt und symmetrisch neben der Mitte der Insertionsfläche in den Stamm eintreten, um sofort symmetrisch divergirend, also der eine rechts, der andere links, bogig durch die Rinde abzusteigen, zuletzt in den Bündelring einzutreten und in diesem dann radial-senkrecht weiter hinab zu gehen. Dieser letzte Theil ihres Weges und ihr endlicher unterer Ansatz ist nicht näher untersucht. Die Länge des auf die Horizontalebene projicirten und als kreisförmig gedachten Bogens, welchen jeder Spurstrang bis zu seinem Eintritt in den Bündelring durch die Rinde beschreibt, ist nicht genau bestimmt, scheint auch nicht immer gleich zu sein, beträgt aber bei Cycas revoluta nach Schätzung mindestens 145^0—150^0, ohne jedoch 180^0, also die Vereinigung beider Stränge, zu erreichen. Im Anfange seines von der Blattinsertion ab- und einwärts verfolgten Verlaufs geht jeder Strang eine lange Strecke weit dicht innerhalb der Blattinsertionsflächen, also dicht innerhalb der Rindenoberfläche des Stammes her, von dieser nur wenig divergirend, und zwar nicht ganz horizontal, aber nur wenig abwärts gehend. In der letzten etwa der Höhe einer Blattinsertion gleichen Strecke des Weges läuft er steiler ein- und abwärts bis in den Bündelring. Nur in der ersten Jugend ist das beschriebene Verhalten rein vorhanden. Ein durchsichtig gemachter dicker Querschnitt durch das kurz-conische beblätterte Stammende zeigt die Blattspuren der jüngsten, obersten Blätter als einfache, mit der Entfernung vom Scheitel an Weite zunehmende symmetrische Bogenpaare in der jungen Rinde (Fig. 239). Dicht unter dem conisch verjüngten Ende nimmt der Stamm und der Bündelring mehr oder minder Cylinderform an; und wenn, oder schon bevor die Bögen beim fortschreitenden Längenwachsthum des Scheitels in die cylindrische Region zu liegen kommen, wird die ursprüngliche Anordnung modificirt durch das Auftreten von Verbindungszweigen. Dieselben sind ihrer Richtung nach erstens solche, welche in der Richtung der Bögen

---

Abh. d. Berliner Acad. v. 1856, p. 193. — Mettenius, Beitr. z. Anat. d. Cycadeen. Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wissensch. VII, p. 567.

selbst längs der Stammperipherie verlaufen; sie verbinden die beiden zu einem Blatte gehörigen Bögen auf der diesem abgekehrten Seite zu einem ringförmigen, nur an seinen beiden ins Blatt austretenden Enden offenen queren Gürtel, welcher manchmal selbst zwischen den Austrittsstellen durch eine Queranastomose geschlossen werden kann. Gleichzeitig mit den beschriebenen Verbindungen treten zweitens zwischen benachbarten Gürteln Anastomosen auf, in nicht näher bestimmter Zahl und Anordnung; und andere, welche im allgemeinen in radialer Richtung von den Gürteln einwärts und schräg abwärts laufen, um sich an die Stränge des primären Bündelrings anzusetzen. Bei Zamia muricata gehen, nach Mettenius, diese radialen Verbindungen unverzweigt und ziemlich gerade von dem Bündelring zu den Gürteln. Bei Cycas revoluta, Dioon, Encephalartos horridus theilen sie sich, von dem Bündelring aus verfolgt, meist in zwei divergirende Zweige, welche sich weiter verästeln und mit ihren Verzweigungen

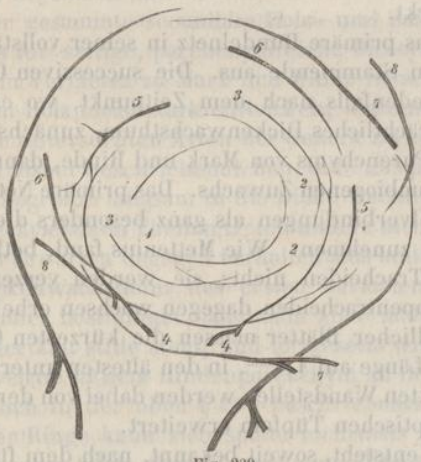


Fig. 239.



Fig. 240.

theils unter einander anastomosiren, theils an die Gürtel treten. Die Gesammtheit aller dieser Verzweigungen bildet ein reiches und unregelmässiges corticales Bündelnetz (Fig. 240). Für ein Exemplar von Cycas revoluta fand Met-

Fig. 239. Cycas revoluta. Verlauf der Blattspurbündel in einem dicken, in Kali durchsichtig gemachten, von seiner scheitelsichtigen Fläche gesehenen Querschnitt dicht unter dem Vegetationspunkt einer Seitenknospe; schwach vergr. Die Bündel, welche in verschiedenen, aber nahe über einander liegenden Ebenen verlaufen, sind in die Ebene des Papiers zusammengezeichnet, derart, dass die Austrittsstelle am dunkelsten gehalten und jeder Strang von dieser ab bis zu dem Punkte gezeichnet ist, wo er steil nach unten biegt; die Bündel der successiven acht jüngsten Blätter sind successive beziffert, 1 die des jüngsten, obersten, u. s. f.; die des ältesten, 9. nicht beziffert. Zwischen 4, 5, 7 und 8 Radialverbindungen beginnend.

Fig. 240. Cycas revoluta. Querschnitt mit 6 Blattbasen, nahe dem Scheitel einer kleinen, aus einer Seitenknospe erzogenen Pflanze; nat. Gr. Parenchym von Mark, Rinde und Blättern weiss gehalten, die durch den Schnitt frei gelegten Gefässbündel als Striche, die quer durchschnittenen als Punkte gezeichnet. Der innere Kreis ist der das noch sehr enge junge Mark umgebende Bündelring; er besteht aus den unteren Theilen höher herabkommender Spurstränge. Ausserhalb desselben die zarten Anfänge der Radialverbindungen.

tenius, dass von den den Ring verlassenden Strängen oder Bündelstämmen 9—11 auf ein Blatt kommen. —

Die durchschnittliche Stärke der Gürtel, Radialverbindungen und ihrer Zweige, die specielle Richtung ihres Verlaufs u. s. f. zeigen mancherlei hier nicht aufzuzählende Verschiedenheiten theils nach Species und Individuen, theils, zumal bei Dioon, je nachdem sie zu Laub- oder zu Schuppenblättern gehören. Bei starken Stämmen von Cycas, Encephalartos erreicht die absolute Dicke der stärksten $^1/_2{}^{mm}$ und darüber. — Sämmtliche Bündel dieses ursprünglichen Systems, welches das primäre Bündelnetz heissen mag, sind collateral; tracheale und Siebröhren zwischen radiale Parenchymreihen in Radialreihen gestellt, welche auch ihrerseits von Parenchym unterbrochen sind; die trachealen Elemente an der Markgrenze durch Dehnung des Parenchyms später oft auseinander gezerrt. Alle trachealen Elemente sind, wie schon p. 172 und 349 angedeutet ist, Tracheiden, die innersten Erstlinge spiralfaserig, die meisten treppenförmig-quermaschig verdickt.

Soweit bekannt, bildet sich das primäre Bündelnetz in seiner vollständigen Gliederung schon nahe unter dem Stammende aus. Die successiven Querabschnitte des Stammes, erfahren jedenfalls nach dem Zeitpunkt, wo es schon vollständig vorhanden ist, ein beträchtliches Dickenwachsthum, zunächst durch die noch dauernde Dehnung des Parenchyms von Mark und Rinde, dann durch den nachher zu beschreibenden cambiogenen Zuwachs. Das primäre Netz bleibt hierbei erhalten, sowohl die Radialverbindungen als ganz besonders die Gürtel müssen daher an Länge dauernd zunehmen. Wie Mettenius fand, betheiligen sich hierbei die spiralfaserigen Tracheiden nicht; sie werden verzerrt und schliesslich unkenntlich. Die Treppentracheiden dagegen wachsen erheblich in die Länge; in den Gürteln jugendlicher Blätter massen die kürzesten $0{,}09^{mm}$; in denen älterer Stämme stieg die Länge auf $1{,}4^{mm}$, in den ältesten untersuchten Stämmen auf $4{,}5^{mm}$. Die unverdickten Wandstellen werden dabei von der Gestalt schmaler Querspalten zu breit elliptischen Tüpfeln erweitert.

In dem primären Bündelring entsteht, soweit bekannt, nach dem für Dicotylen und Gymnospermen normalen Modus eine Cambiumzone, welche ebenfalls im allgemeinen in normalem Gange Holz und Bast producirt. Die Stränge dieser beiden Theile stehen im Querschnitt zwischen breiten, vielreihigen grossen Markstrahlen, welche der Länge nach, von Aussen gesehen, spitzwinkelige Maschen zwischen den undulirt verlaufenden Strängen darstellen. Durch diese Maschen treten sämmtliche Blattspuren und Radialverbindungen des primären Bündelnetzes zwischen den secundären Strängen von ihren inneren Ansatzstellen in die Rinde. Das Markstrahlparenchym, welches sie umgibt, besteht aus grossen, radial gestreckten Zellen, welche mit dem fortschreitenden Dickenzuwachs nur wenige tangentiale Theilungen erfahren, so dass man fast von einer Unterbrechung der Cambiumschicht durch grosszelliges Parenchym an den bezeichneten Orten reden kann. Schon aus diesen Thatsachen ergibt sich, und durch weitere Verfolgung wird bestätigt, dass die Cambiumzone in den im Bündelring senkrecht absteigenden unteren Enden der Blattspurstränge entsteht, und dass die obern, in den Ring bogig eintretenden Theile dieser an der Bildung derselben keinen Antheil haben. Es ist übrigens noch genauer zu untersuchen, in wieweit eine Betheiligung der Radialverbindungen an Ring und

Cambium stattfindet, und ob etwa noch sonstige Zwischenstränge hinzukommen.

Einmal angelegt, bildet die Cambiumzone in normaler Weise Holz und Bast. Beide behalten regelmässige Radialreihung, und sowohl Tracheen als Siebröhren stehen in zahlreichen schmalen, durch dünnwandiges Parenchym unterbrochenen ein- bis mehrreihigen Radialstreifen zwischen relativ breiten parenchymatischen kleinen Markstrahlen. Die trachealen Elemente des secundären Holzes sind ausschliesslich Tracheiden von mässiger Weite, und entweder auf den radialen Wänden mit mehreren Reihen quergezogener Hoftüpfel versehen (Cycas, Encephalartos), oder mit treppenförmig-netzfaseriger Wand (Zamia spec., Stangeria). Von den Siebröhren wurde schon p. 188 geredet. Sie werden bei Cycas, Dioon und Encephalartos von kleinen Gruppen derber Sklerenchymfasern begleitet, welche bei Zamia und Stangeria fehlen; ausserdem gibt Mettenius vereinzelte gekammerte Krystallschläuche mit klinorrhombischen Krystallen an.

Der gesammte secundäre Holz- und Bastkörper hat demnach im allgemeinen den für saftige, parenchymreiche Dicotyledonenstämme typischen Bau. Er bleibt im Vergleich zu Mark und Rinde immer schmal, der Bast ist im Verhältniss zum Holz meist stark entwickelt, diesem an Dicke oft fast gleich.

Die untersuchten Arten der Genera Zamia, Dioon, auch Stangeria zeigen den bisher beschriebenen Bau, d. h. das primäre Bündelnetz und den normalen, unbegrenzt langsam in die Dicke wachsenden Zuwachsring zeitlebens. Zu den beschriebenen Theilen treten andere nicht hinzu. Die Cycas- und Encephalartosarten dagegen verhalten sich anders. Erstens in sofern, als bei allen das Dickenwachsthum des ersten normalen Ringes ein begrenztes ist, nach nicht näher bestimmter, jedenfalls aber mehr als eine Vegetationsperiode betragender Zeit stille steht, und fortgesetzt wird durch eine erneute Cambiumzone, welche in dem Rindenparenchym an der Aussengrenze der Bastschicht — wesentlich in der oben § 191 beschriebenen Weise — auftritt. Die Erneuerung der Ringe kann sich später mehrmals wiederholen. Miquel's grosser, jedenfalls viele Jahre alter Cycasstamm zählte z. B. 6—8 successive Ringe.

Sowohl der gröbere Bau dieser Ringe als ihre histiologische Zusammensetzung sind die gleichen wie bei dem ersten. Auch der Durchtritt der Radialverbindungen des primären Netzes durch die Markstrahlen verhält sich wie bei jenem. Wie in den meisten Fällen successive erneuter Ringe, welche in früheren Paragraphen beschrieben wurden, sind die Ringe auch hier zwar im Ganzen concentrisch, jedoch mit denselben Unregelmässigkeiten, welche oben mehrfach erwähnt sind. Gewöhnlich sind die verschiedenen Abschnitte eines Ringes ungleich stark. Hie und da biegt sich der Rand eines Abschnitts gegen den nächstinneren Ring und tritt mit ihm in Continuität: die successiven Zonen stehen daher, in nicht genauer bestimmten Längsstreifen, in unmittelbarem Zusammenhang. Die Dicke, welche die successiven Ringe erreichen, nimmt mit ihrer Entfernung von der Mitte ab, sie bleiben also im Vergleich zu Rinde und Mark ebenfalls schmal; in Miquel's mehrerwähntem altem Stamme z. B. beträgt die Gesammtdicke der 6—8 Ringe kaum ein Drittel des Querschnittsradius; die absolute Dicke der einzelnen schwankt zwischen 0,5 und 2^{cm}. — Ein anderes Verhältniss findet an dem verkehrt conischen Grunde von Stämmen

statt, welche aus Seitenknospen erzogen sind. Ein vorliegendes Stück von Cycas revoluta hat z. B. unten einen ohngefähren Querschnittsradius von 22mm, wovon etwa 5mm auf das Mark, 5 auf die Rinde und 12 auf die vier ohngefähr gleichstarken Holzringe miteinander kommen; 130mm höher kommen schon wieder von 29mm Querschnittsradius 15 auf das Mark, 9 auf die Rinde und nur 5 auf die zwei Holzringe, von denen der äussere erst in Entstehung begriffen ist. —

Beide mit successive erneuten Ringen versehene Genera haben zweitens ausser den beschriebenen noch accessorische Strangsysteme, und zwar Cycas ein rindenständiges, Encephalartos ein markständiges.

Letzteres besteht im erwachsenen Stamme aus zahlreichen durch das ganze Mark vertheilten Strängen, welche undulirt der Länge nach verlaufen und miteinander und mit der Innenfläche des Holzrings durch nach allen Seiten gerichtete Zweige in Verbindung stehen. Sie bilden ein reiches Geflecht, welches dem Mark eigen ist, in die Rinde keine Zweige abgibt. Nach Mettenius treten die Stränge erst spät auf, denn sie fehlten in dem untersuchten faustgrossen Stämmchen von E. horridus in der ganzen oberen Hälfte. Sie können hiernach bis auf weiteres der Kategorie der stammeigenen markständigen Bündel angeschlossen werden, welche p. 264 für andere Fälle beschrieben sind. — Die Markstränge sind collateral; ihr Gefässtheil entbehrt nach Mettenius immer der Spiral- und Ringtracheiden, er hat (nach wenig vollständiger Untersuchung an E. caffer) im Wesentlichen den Bau der zugehörigen Secundär-Holzstränge der Ringe und scheint ein lange andauerndes, wenn auch sehr langsames Dickenwachsthum zu besitzen. Die stärkeren Stränge in dem Stamme letztgenannter Species sind etwa 1mm dick.

Das accessorische corticale Rindensystem von Cycas, welches Miquel bei C. circinalis, Mettenius bei C. revoluta fand, entsteht nach des Letzteren Beschreibung aus Folgemeristemsträngen in dem Rindenparenchym. Longitudinale Zellreihen des letzteren »erfahren eine Theilung in kleinere Zellen und werden in cambiale Stränge übergeführt, die allmählich zu kleinen Holzkörpern anwachsen.« Es scheint, als ob sich solcher Stränge mit dem Alter eine Zeit lang successive neue bilden können; wenigstens fanden sie sich in jungen Individuen spärlich, in alten zahlreich. Doch könnte diese Differenz auch eine rein individuelle sein und bedürfen alle die genetischen Verhältnisse noch fernerer Untersuchung.

Die Anordnung der Stränge wird für den untersuchten alten Stamm, in welchem sie zahlreich und stark entwickelt waren, von Mettenius im Wesentlichen folgendermassen geschildert. Sie stehen im Querschnitt in mehreren unregelmässigen Ringzonen. Sie verlaufen, wellig gekrümmt, in verticaler Richtung, mit den Gürteln also und den Radialverbindungen sich kreuzend. Scheitelwärts lassen sie sich immer verfolgen bis zur sehr breiten Basis der Laubblätter. Hier sitzen sie, und zwar immer mehrere ungleich starke, theils den beiden vom Gürtel in die Blattbasis austretenden Schenkeln, theils den ersten Verzweigungen dieser in der Blattbasis selbst an, — die stärksten der Regel nach an der ersten Gabelung —; und von dieser Ansatzstelle steigen sie im Stamme herab, nach verschieden langem Verlaufe sich entweder mit gleichnamigen, theils von derselben Blattbasis, theils höher herabkommenden vereinigend, oder sich mit ihrem unteren Ende oder einem Seitenzweig an einen

Gürtel oder an eine Radialverbindung ansetzend. Freie blinde Enden sind nicht vorhanden; ebenso wenig ein Zusammenhang mit dem Bündelsystem von Seitenknospen oder Wurzeln.

Der Bau der corticalen Stränge ist der, dass ihre Mitte von einem engen parenchymatischen Markprisma eingenommen und dieses rings successive umgeben ist von einem Holz-, Cambium- und schwachen Bastring. Seitens des Cambiums findet ein dauernder, wenn auch langsamer Zuwachs statt, so dass in alten Stämmen die Dicke des Stranges auf 2 bis 5,6^{mm} steigt. Holz und Bast sind von zartzelligen, mit dem Zuwachs successive vermehrten Markstrahlen durchzogen, zwischen welchen die Strangelemente ähnlich wie in den Ringen vertheilt sind. Die Tracheiden des Holzes sind bei C. revoluta meist treppennetzfaserig verdickt, nur wenige mit Hoftüpfeln versehen; spiralfaserige fehlen. An den Ansatzstellen tritt in sofern eine Veränderung des Baues ein, als das Mark verschwindet; die Elemente eines Stranges treten dann jeweils mit gleichnamigen des andern in Contiguität.

Der Secundärzuwachs der untersuchten Cycadeen-Wurzeln[1]) stimmt, gleich der p. 370 besprochenen primären Structur, anfangs immer mit dem der typischen Dicotylen- und Gymnospermenwurzeln, und zwar der parenchymreichen, fleischigen im Allgemeinen überein. Der Bau der secundären Strangelemente ist dem des zugehörigen Stammholzes im Wesentlichen gleich. Einzelheiten über dieselbe und ihre Vertheilung vgl. bei Mettenius l. c. Für die untersuchten Wurzeln von Encephalartos (E. caffer, longifolius) ist dem nichts Wesentliches hinzuzufügen; wenigstens zeigten 3^{cm} starke Seitenwurzeln keine bemerkenswerthe weitere Erscheinung als sehr erhebliche Dehnung des innern Parenchyms und Distorsionen der Holzstränge in Folge derselben. Auch wird, soweit die Sache verfolgt werden konnte, bei diesen Pflanzen die primäre Aussenrinde durch Periderm frühzeitig abgestossen. — Während hiernach die beschriebene Wurzel in der Kategorie 2) der p. 531 beschriebenen fleischigen Wurzeln gehört, ist Cycas revoluta in die Kategorie 1) a) zu stellen. Der Secundärzuwachs ist hier schwach, die amylumreiche Primärrinde an fingerdicken Wurzeln noch lebendig und nur auf ihrer Aussenfläche von einer Peridermschicht bedeckt. Wie lange sie persistirt, ist nicht bekannt. Mit dem höhern Alter der Wurzel tritt, nach Mettenius, ein Erlöschen der Thätigkeit des ersten Cambiumrings und eine Erneuerung derselben durch einen peripherischen ein, »und schreitet das weitere Wachsthum in voller Uebereinstimmung mit dem des Stammes fort.«

Ueber die durch eingedrungenen Nostoc verursachten büschelig-dichotomen Excrescenzen der Cycadeenwurzeln vgl. Reinke, l. c.

§ 196. Der Bau des Stammes von Welwitschia mirabilis[2]) ist, der sonderbaren Gestalt entsprechend, wunderlich. Er ist auch, in Folge der Schwierigkeit, welche die Beschaffenheit älterer trockner Exemplare der Präparation entgegenstellt, und des Mangels junger und frischer Exemplare in vieler

1) Mettenius, l. c. — van Tieghem, Reinke, l. p. 370 c.

2) I. D. Hooker, On Welwitschia. Transact. Linn. Society. London, Vol. XXIV. — Strasburger, Die Coniferen u. d. Gnetaceen, p. 374.

Hinsicht noch unvollständig erforscht. Nach den vorliegenden Daten, welche sich fast ausschliesslich auf den secundären Dickenzuwachs beziehen, schliesst er sich in der Anordnung der Gewebe theils an manche anomale Dicotylen, theils an bestimmte secundär verdickte Monocotyledonen, in dem histiologischen Aufbau an andere Gnetaceen an.

Die jüngsten Pflanzen, welche man kennt, haben einen rundlichen, etwa nussgrossen Stamm, welcher sich abwärts fortsetzt in eine starke, mit relativ kleinen Seitenästen versehene Pfahlwurzel. Der rundliche Stamm, der Stock von Hooker genannt, hat eine convexe, unebene Scheitelfläche, die Krone, an welcher in den untersuchten Exemplaren keine Spur eines eigenen Vegetationspunktes zu finden ist. Der stumpfe Rand, mittelst dessen die Krone in die Seitenfläche des Stammes übergeht, wird grösstentheils umfasst von den sich fast berührenden Insertionsflächen zweier opponirter zungenförmiger Blätter — welche mit Grund für die beiden persistenten Cotyledonen gehalten werden —; und zwar ist jedes dieser Blätter inserirt im Grunde einer tiefen ringförmigen Furche, welche so eng ist, dass sie von der Blattbasis locker ausgefüllt wird.

Es ist bekannt, dass die Pflanze diese Gliederung zeitlebens beibehält und nur die eine wesentliche Gestaltveränderung erfährt, dass der obere Theil des Stammes in centrifugaler Progression dauernd in die Breite wächst, so dass er die Gestalt einer oblongen zweilappigen Scheibe erhält, in deren stumpfen, mehr oder minder aufgerichteten Randlappen die Blattfurchen liegen. Diese sammt den Blattbasen nehmen in gleichem Verhältniss wie der Stamm an Umfang zu, die Blätter selbst wachsen zeitlebens an ihrem Grunde und in basipetaler Richtung in die Länge, Stamm, Krone und Wurzel nehmen viele Jahre hindurch an Dicke zu und erreichen colossale Dimensionen.

Eine anatomische Untersuchung ist an den kleinsten Exemplaren nicht vorgenommen worden; wohl aber an solchen, welche kaum ums doppelte grösser sind und an anderen successive herangewachsenen. Alle verhalten sich, soweit die Untersuchungen reichen, in den wesentlichen Punkten des Baues gleich. Stamm und Pfahlwurzel werden, mit Ausnahme der nachher zu betrachtenden Blattinsertionsfurchen, von einer mässig dicken, grösstentheils braunen, rissig-borkigen und sehr harten und spröden Rinde bedeckt. Diese umschliesst eine starke innere Gewebemasse, welche aus Gefässbündeln, blass gelblichem, dünnwandigem Parenchym und jenen p. 140 beschriebenen mächtigen Sklerenchymfasern besteht, die dem Parenchym allerorten und nach allen Richtungen sehend massenhaft eingesetzt sind. Bezüglich des Gefässbündelverlaufs tritt an nicht allzugrossen Exemplaren zunächst hervor eine grosse Anzahl von Bündeln, welche von der Blattinsertion aus radial convergirend gegen das untere Ende des Stammes oder das obere der Pfahlwurzel verlaufen. Sie sind auf eine Ebene geordnet, welche zwischen der Kronenfläche und der Aussenseite des Stammes, jener etwas näher als letzterer, liegt, also annähernd die Gestalt eines Kegelmantels oder einer Kreisfläche hat, je nach dem Grade der Aufrichtung der Kronenränder; sie bilden mit anderen Worten eine der gesammten Krone ähnlich gestaltete und den Flächen dieser ähnlich gerichtete Mittelschicht im Stamme. Hooker nennt sie die Gefässschicht. Es ist zwar nicht direct nachgewiesen, aber kaum zu bezweifeln, dass sich die einzelnen Bündel direct in die Blätter fortsetzen, man kann die Schicht daher die Blattspurschicht

nennen. Genauer betrachtet, besteht sie aus zwei dicht aufeinander liegenden, nur durch schmale Parenchymstreifen getrennten Schichten collateraler Bündel, welche ihre von starken Fasersträngen gestützten Siebtheile gegeneinander, die Gefässtheile also der Krone resp. der Aussenfläche des Stammes zukehren. Verbindungen zwischen beiden Bündelschichten sind wahrscheinlich, aber nicht sicher beobachtet. Die Bündel der einzelnen Lage stehen ziemlich regelmässig nebeneinander, verlaufen undulirt und sind, soweit ermittelt werden konnte, streckenweise in seitlicher Verbindung.

In dem zwischen der Mitte der Krone und der Insertion der Pfahlwurzel gelegenen Mittelfelde der Blattspurschicht ist der Verlauf der Bündel nach Hooker's Darstellung unregelmässiger; sie bilden hier ein wirres Geflecht, von welchem die nachher zu besprechenden Stränge der Wurzel abwärts steigen.

Von den beiden Lagen der Blattspurschicht zweigen sich allenthalben zahlreiche viel kleinere Bündelchen ab, welche in schräger Richtung einerseits gegen die ganze Kronenoberfläche, andrerseits gegen die Aussenseite des Stammes verlaufen, ohne erkennbare Regel nach den verschiedensten Seiten wellig gekrümmt und durch Aeste mit einander verbunden, somit ein reiches, wirres Netz bildend, welches als das peripherische Bündelnetz unterschieden sein mag. Die gegen die Kronenfläche verlaufenden Stränge des Netzes stehen mit denen der Inflorescenzen vielfach in directer Verbindung.

Die Stränge, welche in die Pfahlwurzel absteigen, stehen theils mit denen des Mittelfeldes der Blattspurschicht, theils mit denen des peripherischen Netzes als Abzweigungen in Verbindung, die Hauptrichtung ihres Verlaufes geht gleich der der Wurzel vertical abwärts. Im Querschnitte der letzteren sind sie ziemlich regelmässig in concentrische, durch bündelfreie Zonen von einander getrennte Ringe gestellt, von ähnlichem Aussehen wie die Ringe in Menispermeen- oder Gnetaceenstämmen; und zwar sind die Ringe um so regelmässiger und die Bündel derselben um so grösser, je näher der Mitte. Hooker bildet in Querschnitten dünner Wurzeln 5—7 solche Ringe ab; in einem vorliegenden guten jungen Exemplar kommen dicht unter dem Stamm auf 30^{mm} Querschnittsradius 8 Ringe, von denen die äussersten sehr unregelmässig und kleinsträngig sind. Die Stränge jedes Ringes verlaufen undulirt und seitlich vielfach anastomosirend und zwischen denen successiver Ringe, zumal der äussern kommen gleichfalls zahlreiche schräge Verbindungen vor. Der innerste Ring umschliesst in der Regel ein anscheinend bündelfreies, einem Marke gleichendes rundes Mittelstück, welches z. B. in dem vorliegenden Exemplar etwa 15^{mm} breit ist. Bei genauerer Betrachtung ist dasselbe aber durchaus nicht bündelfrei, sondern enthält eine Mehrzahl kleiner Gefäss-, Sieb- und Fasserstränge, deren Anordnung näher anzugeben die Beschaffenheit des Materials nicht gestattet. In einigen Wurzeln fand Hooker statt eines innersten Ringes zwei excentrische neben einander, um welche sich dann die äussern ziemlich regelmässig zum einfachen Ringsystem ordnen.

Alle Gefässbündel, von denen die Rede war, sind, soweit die Untersuchung reicht, vollkommen ausgebildete collaterale Bündel, welche mit activen Cambien nicht in Berührung stehen; auch das sie umgebende ungleichnamige Gewebe ist fertig ausgebildet. Bei der gewaltigen Massenzunahme der ganzen Pflanze bleibt sich der Bau in den Hauptzügen gleich, die einmal vorhandenen Theile

im wesentlichen unverändert, es kommen zu denselben nur neue, ihnen gleiche aussen hinzu. Dieser Dickenzuwachs geht aus von einer Cambiumschicht, welche dicht unter der Rinde um den ganzen Umfang des Körpers herläuft, an den Blattinsertionen nacher noch zu nennende Besonderheiten zeigt und in der Mitte der Krone älterer Exemplare am wenigsten activ ist. Sie besteht aus einigen Lagen radial gereihter Zellen, welche von den isodiametrischen des angrenzenden Parenchyms durch ihre angegebene Anordnung, ihre dünneren (jedoch auch die hier allverbreiteten Kalkoxalatkörnchen enthaltenden) Wände ausgezeichnet sind, und deren Radialdurchmesser etwa halb so gross ist als der tangentiale und die Höhe. Frische junge Theilungen sind immer in 1—3 aneinandergrenzenden Zellen einer Radialreihe zu beobachten, die Initialschicht also jedenfalls nur eine bis höchstens drei Zellenlagen stark. Die äussersten Gefässbündel stossen an die Cambialschicht an, andere augenscheinlich ältere sind von ihr durch noch radial gereihte, aber in Verschiebung begriffene Parenchymlagen getrennt. Erinnert man sich an das p. 609 für Chenopodiaceen, Amarantaceen, Mirabilis beschriebene, und an die im Cap. XVII für Monocotyledonen anzugebenden Erscheinungen, so zeigen die angeführten Daten, dass Welwitschia ein extrafasciculares Cambium hat, welches an seiner Innenseite in radialer und tangentialer Richtung anastomosirende Gefässbündel, abwechselnd mit interfascicularem Gewebe bildet. Der ganze intracambiale Körper ist in dem p. 608 angegebenen Sinne des Wortes Holzkörper. Nach aussen scheidet das Cambium eine aus Parenchym mit eingesprengten Sklerenchymfasern bestehende Bastschicht ab, wiederum nach dem Typus von Mirabilis und Verwandten. Die Production dieser Secundärrinde muss ausgiebig sein; die lebende Rindenschicht, welche das Cambium umgibt, ist allerdings nur dünn, an einem vorliegenden Querschnitt von der oberen Pfahlwurzel z. B. 16 Parenchymzellen stark; dicke, durch wiederholte innere Peridermbildung abgestossene Borkenkrusten häufen sich aber, wie schon oben erwähnt, auf der älteren Rinde an.

Gegen den Rand des Stammes und die Blattfurche hin wird die Rinde dünner, und die Cambiumschicht weniger deutlich, weil das ganze Gewebe der Randpartie, bis zur Innenfläche der Blattfurche und zur Insertion des Blattes, mit Ausnahme der dünnen äusseren Corticalschicht aus relativ zarten, regelmässig gereihten, augenscheinlich noch in Wachsthum und Theilung begriffenen, also denen des Cambiums ähnlichen Zellen besteht, zwischen denen Sklerenchymfasern und kleine Gefässbündel liegen. An diesem zarten, wenn der Ausdruck erlaubt ist, halbmeristematischen Gewebe sitzt dann die meristematische, in basipetaler Richtung fortwachsende Blattbasis an. Man könnte demnach sagen, das extrafasciculare Cambium gehe allmählich über in das halbmeristematische Gewebe des die Blattfurche umgebenden Randes; doch schien es, als ob selbst hier noch eine in bestimmter Entfernung von der Oberfläche gelegene Cambiumschicht sich unterscheiden lasse. Die hierüber bestehenden Zweifel müssen durch fernere Untersuchungen gelöst werden.

Es ist evident, dass die zeitlebens dauernde Verbreiterung des Randes durch das Wachsthum der halbmeristematischen Gewebemasse geschieht, aus welcher er besteht. Es ist auch klar, dass hierbei die gegen den Rand verlaufenden Bündel des peripherischen Netzes eine Verlängerung randwärts erfahren

müssen und dass besonders auch für die Bündel der Blattspurschicht, welche immer bis in die Blattinsertion reicht, ein intercalarer Wachsthumsheerd in letzterer liegen muss, in welchem sie dauernd einen Längenzuwachs erhalten. In dem Maasse ferner als Blattbasis und Stammrand an Breite zunehmen, vermehrt sich die Zahl der in jenem und in der Blattspurschicht neben einander liegenden Gefässbündel; es müssen daher in letzterer successive neue entstehen, welche sich wahrscheinlich den jedesmal vorhandenen als Zweige anschliessen. Der Modus, nach welchem alle diese Vorgänge stattfinden, ist noch zu untersuchen.

Wenn man von der berechtigten Annahme ausgeht, dass die erwachsene Welwitschia-Pflanze, abgesehen von den successive auftretenden Blüthenzweigen, einfach aus dem Wachsthum des als dicotyledonisch bekannten Embryo hervorgeht und dessen ursprüngliche Gliederung zeitlebens beibehält, so kann man, nach den bekannten anatomischen Thatsachen, für die frühen Wachsthumsstadien folgendes mit Wahrscheinlichkeit aussagen. Von den breiten Insertionsflächen der Cotyledonen geht eine grössere Anzahl ursprünglicher Spurstränge convergirend gegen das zur Pfahlwurzel auswachsende Wurzelende, um sich hier zum axilen Wurzelstrang zu vereinigen. Seitens nächsthöherer Blätter treten keine Stränge zu der Cotyledonarspur hinzu, weil ein blattbildender Vegetationspunkt an der Keimachse überhaupt nicht zur Ausbildung kommt. Der ringförmige »Rand« der Keimachse, welcher die Insertionsflächen der Cotyledonen trägt, nimmt sammt letzteren durch dauerndes intercalares Wachsthum, in centrifugaler Richtung fortschreitend, an Breite zu, derart, dass der Stammscheitel Scheibenform erhält; sein Gewebe bleibt, mit Ausnahme einer dünnen Rindenschicht, dauernd in halbmeristematischem Zustand. Die Blattspurstränge erfahren, in dem Maasse als die Randverbreiterung fortschreitet, in der Blattinsertion einen intercalaren Längenzuwachs und zu den erstvorhandenen treten neue; alle successive hinzukommenden ordnen sich zu der doppelten Blattspurschicht. Gleichzeitig mit dem Beginn dieser Erscheinungen tritt, in nicht genau zu präcisirender Weise, sowohl rings um die ganze Blattspurschicht als um den axilen Wurzelstrang ein extrafasciculares Cambium auf, welches in das halbmeristematische Gewebe des Randes sich fortsetzt, in dem ganzen übrigen Umfang von Stamm und Wurzel als distincte Schicht dauernd thätig bleibt und in centripetaler Folge secundäre Rinde, in centrifugaler den secundären Holzkörper producirt. Letzterer besteht aus den collateralen Gefässbündeln, welche in oben beschriebener Anordnung mit ungleichnamigem Gewebe abwechseln.

Bezüglich des Baues der Gefässbündel ist noch hinzuzufügen, dass dieselben den oben, p. 348, für das Blatt dargestellten sehr ähnlich, auch von ähnlichen Fasersträngen wie diese begleitet, übrigens ihnen nicht völlig gleich sind. Die der Blattspurschicht und der inneren Wurzelkreise sind sammt den zugehörigen Fasersträngen viel grösser als die des Blattes und haben die Form schmaler Platten, deren Ränder dem Aussen- und Innenrande des Bündels entsprechen. Im Einzelnen ist ihr Bau noch zu untersuchen. — Nach Hooker's Angaben treten bei alten Exemplaren im Verlaufe der Bündel, auch der Blattspurschicht, Unregelmässigkeiten ein. Ob es sich dabei etwa um intercalare Neubildungen im Parenchym handelt, ist ungewiss.

Capitel XVII.

Secundärer Dickenzuwachs bei Monocotyledonen und farnartigen Pflanzen.

§ 197. Die meisten Stämme und Wurzeln von Monocotyledonen zeigen nach der primären Gewebedifferenzirung keine secundären anatomischen Veränderungen ausser der zumal bei Wurzeln und Rhizomen oft, aber keineswegs allgemein auftretenden Bildung eines Oberflächen-Periderms. Vgl. § 24 und Fig. 168, p. 375. Die Entstehung und die Eigenschaften dieses sind, soweit bekannt, dem für die Rinde der Dicotyledonen beschriebenen gleich.[1])

Ein cambiogener, Holz und Bast bildender secundärer Dickenzuwachs fehlt den weitaus meisten, auch baumartigen Monocotylen-Stämmen und ihren Wurzeln vollständig. Nach der Ausbildung des primären Bündelcylinders ändert sich die Gewebeanordnung innerhalb der Epidermis oder Peridermschicht nicht mehr. Zwar bestehen Angaben und Controversen darüber, dass die Internodien solcher Stämme, z. B. von Palmen, nach ihrer primären Gewebedifferenzirung und Streckung noch Jahre lang an Umfang zunehmen sollen, eine Erscheinung, welche, wenn sie richtig ist, in Volumenzunahme der vorhandenen Gewebeelemente, nicht in cambiogener Neubildung ihren Grund hat.

Cambium, secundäres Holz und -Bast treten nach den derzeitigen Kenntnissen nur auf bei den mehr oder minder arborescenten Stämmen von Aloineen (Aloe, Lomatophyllum, Yucca) von Beaucarnea und den Dracaeneen (Dracaena, Cordyline, Aletris, u. a.); bei Knollen von Dioscoreaceen: Dioscorea-Arten, Tamus, Testudinaria; und bei Dracaeneen-Wurzeln.[2])

Die primäre Gewebeanordnung der genannten Stämme ist die des Palmentypus (p. 272). Wenn dieselbe mindestens soweit vollendet ist, dass sämmtliche primäre Gefässbündel angelegt und in Ausbildung begriffen sind, tritt die Cambiumschicht auf: bei einer Anzahl Arten, wie Yucca aloifolia, Calodracon Jacquini, Aloe plicatilis, Beaucarnea tuberculata dicht unter dem Stammscheitel, noch vor vollendeter Gewebedifferenzirung in dem betreffenden Querschnitt; bei den meisten Dracaeneen — Dr. reflexa, marginata, Aletris fragrans — dagegen in schon längst differenzirten, ziemlich alten Regionen des Stammes, 14 bis 18 und 22^{cm}, viele Internodien, unter dem langsam in die Länge wachsenden Scheitel. Die Initialschicht des Cambium ist eine durch keine weiteren Besonderheiten ausgezeichnete Parenchymzellenlage, welche

1) Vgl. Sanio, Pringsheim's Jahrb. II, 66.

2) Treviranus, Physiol. I, 197. — Meneghini, Ricerche, l. c. vgl. p. 273. — Unger, Dicotyledonenstamm (l. c. vgl. p. 260) p. 46. — Schleiden, Grundzüge, (3. Aufl.) II, 159. — Schacht, Lehrb. I, 329 et passim. — Nägeli, Beitr. I, 21. — Millardet, Anatomie etc des Yucca et Dracaena. Mém. soc. des sc. nat. de Cherbourg, Tom. XI. — Rauwenhoff, Bydr. tot de Kenntn. v. Dracaena Draco. Amsterd. 1864 (nach Wossidlo). — Wossidlo, Ueber Wachsth u. Struct. d. Drachenbäume. Progr. Breslau 1868 (hier ältere Literatur). — Falkenberg, Vegetationsorg. d. Monocotyledonen. Stuttg. 1876. —

rings um die Aussenfläche des Bündelcylinders, also extrafascicular verläuft. Sie grenzt dicht an die äussersten Blattspurbündel und ist jedenfalls dem Pleromcylinder zuzurechnen.

Radiales Wachsthum und tangentiale, in reciproker Richtung wiederholte Theilungen dieser Schicht produciren in centrifugaler Folge secundäres Holz, in centripetaler secundäre Rinde, in demselben Gange und ähnlicher Anordnung wie bei den p. 608 beschriebenen extrafascicularen Cambien, also secundäre Gefässbündel abwechselnd mit interfascicularem, bei den hier in Rede stehenden Pflanzen der Hauptmasse nach immer parenchymatischem Gewebe. Vgl. Fig. 241. Die eigentliche Initialschicht bleibt hierbei wohl immer eine einfache Zellenlage. Sowohl ihre als die zunächst aus ihr hervorgegangenen Zellen haben den p. 481 für Cambium und Jungzuwachs beschriebenen einfachen Bau. Die Gestalt beider ist die aufrechter rechteckiger Prismen, welche je nach dem Einzelfall etwa 2—4mal höher als breit sind.

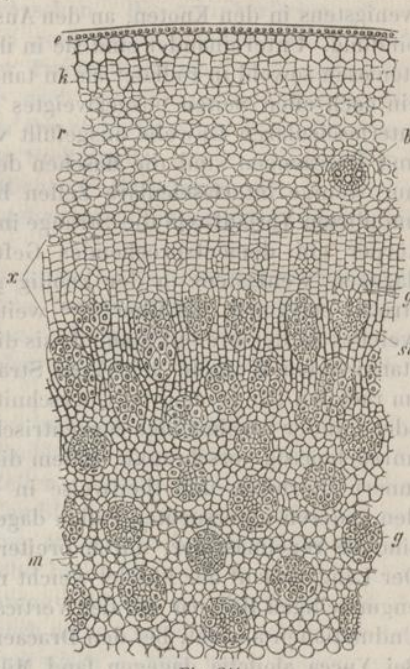


Fig. 241.

Die nach dem Entwicklungsalter in verschiedenem Verhältniss kürzern Seiten ihrer rechteckigen Grundflächen sind radial gerichtet. Alle Zellen sind ihrer Entstehung entsprechend in radiale Reihen gestellt. Die auf der Innenseite der Initialschicht befindlichen werden einestheils in centrifugaler Folge und wohl meist nach einer oder einigen tangentialen Theilungen zu dauernden interfascicularen, relativ weiten Parenchymzellen. Anderntheils treten an bestimmten Punkten in vom Cambium nach innen zu abgeschiedenen Gewebemutterzellen, resp. Längsreihen solcher, rasche, mehrseitswendige Längstheilungen ein, aus welchen engzellige Initialstränge hervorgehen, die sich zu secundären Gefässbündeln ausbilden; und zwar geht die Ausbildung der letzteren in centrifugaler Folge vor sich, während am Aussenrande des Stranges wiederum interfasciculare Parenchymbildung eintritt. An der Bildung eines Initialstrangs betheiligen sich nach Millardet im Querschnitt 1 bis 3, oder mehr, bis 9 und 12 ursprüngliche Gewebemutterzellen, je nach der Grösse des Stranges. Bei den höheren Ziffern

Fig. 241. Stück des Querschnitts eines etwa 13mm dicken, 1m hohen Stämmchens einer Dracaena, wahrscheinlich Dr. reflexa, schwach vergr. *e* Epidermis, *k* Periderm, *r* primäre Rinde, *b* ein durch diese austretender Blattspurstrang. *g* primäre Bündel des Stammes, zwischen Parenchym *m*. *x* Jungzuwachs- und Cambiumzone mit Initialsträngen; weiter nach innen fertiges Holz; *g* secundäre Gefässbündel, *st* markstrahlähnliche Interfascicularstreifen. — Aus Sachs, Lehrb.

gehören die betheiligten Zellen immer mehreren Radialreihen an. Die Anordnung und Succession der Initialstränge ergibt sich aus der nachher zu beschreibenden Anordnung der Gefässbündel. Bei der Ausbildung letzterer finden, wie gleich hier bemerkt sein mag, Streckungen der Elemente auf ein Vielfaches der Cambiumzellenlänge statt, bei gleichbleibenden oder zunehmenden Querdurchmessern, und in Folge hiervon Verschiebungen und gegenseitige Verdrängungen, welche für die vorliegenden Fälle nicht eingehend studirt, im allgemeinen aber nach den im § 137 dargelegten Gesichtspunkten zu beurtheilen sind.

Die secundären Gefässbündel stehen mit den primären Blattspursträngen wenigstens in den Knoten, an den Ausbiegungsstellen letzterer, in directer Verbindung. Untereinander sind sie in ihrem Längsverlaufe durch zahlreiche Anastomosen sowohl in radialer als in tangentialer Richtung verbunden, so dass sie ein nach allen Seiten ausgezweigtes Netz darstellen, dessen Maschen von dem interfascicularen Gewebe ausgefüllt werden. Bei den untersuchten Aloineen und Dracaeneen sind die Maschen des Netzes langgestreckt, spitz und schmal, nur wenige interfasciculare Zellen breit, die Bündel haben einen ähnlichen undulirten Verlauf wie die Stränge im normalen Dicotylenstamm und der Holzkörper ein dementsprechendes Gefüge. In dem Stamme von Beaucarnea dagegen, wenigstens in der knollig geschwollenen Basis sind die Maschen gestreckt-polygonal, bis über 1^{mm} weit, ein zierliches Netzwerk bildend, durch welches an der breiten Stammbasis die zu den älteren, aus früheren Jahrgängen stammenden Wurzeln gehörigen Stränge in radialer Richtung hindurchlaufen. Im radialen Längs- und im Querschnitt bilden die Bündel in beiden Fällen mehr oder minder regelmässige concentrische Zonen. Bei den Dracaeneen sind diese unregelmässig verschränkt, indem die Bündel der einen mit denen der nächst innern alterniren und theilweise in die Interstitien derselben vorspringen; in den anderen untersuchten Fällen dagegen — Yucca, Aloe spec., Beaucarnea — sind sie regelmässiger, durch breitere interfasciculare von einander getrennt. Der Längsverlauf der Bündel weicht nach dem Gesagten auch bei den dichten, engmaschigen Hölzern von der Verticalen ab, er ist jedoch, wenn man von den Undulationen absieht, bei den Dracaenen seiner Hauptrichtung nach senkrecht. Bei Yucca aloifolia dagegen fand Millardet die Hauptrichtung, allerdings mit manchen Unregelmässigkeiten, gegen die Verticale stark, bis zu 45° geneigt und die Richtung der Neigung in successiven Schichten wechselnd; meistens, wenn auch nicht constant, in jedesmal zwei successiven Zonen nach der einen, in den beiden folgenden nach der entgegengesetzten Seite gerichtet.

Der Bau der secundären Gefässbündel ist für die Dracaenen mit einiger, jedoch nicht erschöpfender Genauigkeit bekannt. Während die Blattspurstränge die für Monocotylen gewöhnliche [1]) collaterale Zusammensetzung und Umscheidung, nach Caspary [2]) allerdings nur Tracheiden besitzen, auch in den spiralfaserigen Erstlingstracheen keine Gefässperforationen, wird der Secundärstrang aufgebaut von einem kleinen Siebtheil, welcher ohngefähr die Mitte einnimmt und rings umgeben ist von durchschnittlich etwa 2—3 Schichten von Tracheiden. Der Siebtheil besteht, wie Wossidlo zuerst hervorhob, aus

1) Vgl. p. 335.

2) l. c. vgl. p. 172.

einer geringen Zahl Siebröhren mit einfachen engporigen callösen Querplatten (p. 184); die Röhren werden von zarten Cambiformzellen begleitet. Im Querschnitt ist die gesammte Zahl der zartwandigen Elemente des Siebtheils oft sehr gering, kaum 6, in anderen Fällen allerdings grösser; sein Gesammtumriss hiernach mannichfach wechselnd. In seinem Umkreis, also an die Tracheiden grenzend, stehen derbwandigere und auf den Längswänden mit grossen runden unbehoften Tüpfeln versehene Zellen. Die Tracheiden sind, soweit bekannt, alle von gleichem Bau, gestreckt-spindelförmig, mit ihren spitzen Enden nach verschiedenen Richtungen zwischen einander geschoben, und auf ihren sehr dicken verholzten Wänden mit meist zwei unregelmässigen Längsreihen schräg spaltenförmiger Hoftüpfel (vgl. p. 168) versehen. Die peripherischen grenzen ohne distincte Umscheidung, mit spärlich getüpfelten Flächen, direct an das interfasciculare Parenchym. Die Zahl der Tracheiden eines Bündelquerschnitts ist mässig, sie mag durchschnittlich je nach Individuum und Species etwa 25—60 betragen. Die Gesammtform des Querschnitts eines Bündels ist mehr oder minder breit elliptisch, mit radialer Stellung der langen Achse; die relative Breite der Ellipse scheint zu der seitlichen Entfernung der Bündel von einander in umgekehrtem Verhältniss zu stehen und diese nach Species durchschnittlich verschieden zu sein.

Bei den Stämmen von Aloe und Beaucarnea ist der Bau der Secundärbündel, den vorliegenden Daten zufolge, dem beschriebenen durchaus ähnlich, aber noch nicht genau untersucht. Für Yucca gilt nach Millardet das Gleiche, mit der Einschränkung, dass der kleine Siebstrang nicht in der Mitte, sondern in dem äusseren Rande des Bündels liegt.

Wie schon oben gesagt wurde, ist das interfasciculare Gewebe, abgesehen von oft zahlreichen eingestreuten Krystallschläuchen, bei den untersuchten Arten ausschliesslich Parenchym. Seine Zellen behalten im Ganzen die radiale Reihung bei, in welcher sie aus dem Cambium hervorgingen, wenn sie auch rings um jedes Gefässbündel aus derselben etwas verschoben werden müssen. Auch ihre Gestalt, insonderheit ihre Höhe bleibt im Ganzen derjenigen der Cambiumzellen ähnlich. In radialer Richtung erfahren sie allerdings nach der Theilung, aus welcher sie hervorgingen, noch mehr oder minder erhebliche Ausdehnung, so dass ihr Querschnitt fast quadratisch — aber unter Bildung intercellularer Interstitien abgerundet — wird, oder die Gestalt eines in radialer Richtung gestreckten, ebenfalls abgerundeten Rechtecks erhält. Zumal an den zwischen den Seiten dicht gestellter Bündel radial verlaufenden Reihen ist diese Streckung oft beträchtlich, so dass dieselben im Querschnitt streckenweise den liegenden Markstrahlen dicotyledoner Hölzer ähnlich sehen; sehr auffallend z. B. bei Aletris fragrans.

Die Structur des interfascicularen Holzparenchyms zeigt nichts allgemein Bemerkenswerthes. Bei den festen Hölzern der Dracaenen erhält es ziemlich derbe, mit zahlreichen runden unbehoften Tüpfeln versehene und verholzte Wände, bei den übrigen untersuchten Formen bleibt es zartwandig und saftig.

Es ist bekannt, dass das beschriebene secundäre Dickenwachsthum unbegrenzt andauert, dass die alten Stämme mancher Dracaenen in Folge desselben gewaltigen Umfang erreichen. In wieweit die hierbei nothwendig eintretenden periodischen Remissionen und Beschleunigungen zu Structurungleichheiten im

Holze führen können, welche der Jahresringbildung dicotyledoner Hölzer entsprechen, ist ungewiss.

Die vom Cambium ausgehende secundäre Rindenbildung ist wenig ausgiebig, ihr Product dünnwandiges Rindenparenchym nebst Krystallschläuchen. Die Zellen jenes erfahren nach ihrem Hervorgehen aus der Cambiumschicht bei Cordyline paniculata häufig, bei anderen Formen, wie Calodracon, Aloe sp., Beaucarnea hie und da einmalige Quertheilung, werden also halb so hoch als die Cambiumzellen. Ihrer Entstehung entsprechend sind sie anfangs immer regelmässig radial gereiht; in wieweit diese Anordnung durch spätere Dilatation gestört wird, ist nicht näher untersucht. In der subepidermalen Schicht tritt früher oder später die Bildung des schon erwähnten, zeitlebens dauernden und der Dilatation folgenden Oberflächenperiderms ein, welches bei Beaucarnea die dicken, mit dem Alter von aussen her einreissenden Korkmassen bildet, von denen die knollige Stammbasis umkleidet wird.

§ 198. Von den bodenständigen Knollen der Dioscoreaceen bedürfen die meisten in jeder Beziehung noch genauerer Untersuchung. Nach den derzeitigen Kenntnissen kann man drei Kategorien derselben unterscheiden, nämlich: 1) knollig angeschwollene Wurzeln: Dioscorea Batatas; 2) schuppig beblätterte, aus vielen Internodien aufgebaute Rhizome: Dioscorea villosa; 3) blattlose Knollen, hervorgegangen aus der Anschwellung des ersten epicotylen Internodiums der Keimpflanze: Tamus communis[1]), wohl auch T. polycarpus[2]), Testudinaria[3]), manche Dioscorea-Arten. Nur die Knollen der 3. Kategorie besitzen Cambium und secundären Dickenzuwachs; und zwar sind diese denen der im vorigen Paragraphen betrachteten Stämme in den Haupterscheinungen gleich. Die erste Entstehung des Cambium ist nicht bekannt. An den untersuchten Individuen umzieht es innerhalb einer dünnen parenchymatischen Rinde die ganze Seitenfläche der Knolle; wo diese wie bei Testudinaria mit horizontaler, oder wie bei Dioscorea sinuata Hort. mit schräger ebener Grundfläche dem Boden aufsitzt, fehlt es über dieser Grundfläche. Die Gestalt seiner Zellen, die Production von secundärem Holz und spärlicher Rinde, die bleibende radiale Reihung der interfascicularen Elemente und die Anordnung und Verbindung der secundären Gefässbündel sind wesentlich die gleichen wie bei jenen Stämmen. Das Interfasciculargewebe besteht ausschliesslich aus zartwandigen, amylumreichen, in radialer Richtung oft stark gestreckten Parenchymzellen, nebst Rhaphidenschläuchen. Es bildet die Hauptmasse der Knolle. Die dünnen und ein Netz in dem Parenchym bildenden secundären Gefässbündel sind collateral. Ihr Gefässtheil besteht aus gestreckten Tracheiden — Gefässperforationen konnte ich wenigstens nicht finden —, deren Seitenwände netzfaserig treppenförmig oder meist mit vielreihigen kleinen querspaltigen Hoftüpfeln dicht bedeckt sind, und welche, zumal bei Tamus und Testudinaria, aufs mannichfachste gekrümmt und durcheinander gewickelt sind. Die Oberfläche bedeckt sich früh mit einem zeitlebens dauernden und der Dilatation folgenden Periderm,

1) Dutrochet, Obs. sur les embryons végétaux. Nouvelles annales du Muséum d'hist. nat. IV (1835), p. 169.

2) Vgl. Unger, Anat. u. Physiolog. p. 239.

3) v. Mohl, Ueber den Mittelstock von Tamus elephantipes Verm. Schr. p. 186 (1836).

welches bei Testudinaria die schon p. 120 erwähnten rissigen, grossentheils sklerotischen Korkkrusten bildet.

§ 199. Ein secundärer Dickenzuwachs monocotyler Wurzeln ist nur für Dracaenen bekannt, und zwar für Dr. Draco, marginata, fruticosa, reflexa[1]), Aletris fragrans. Während ein Theil der Wurzeln dieser Pflanzen die primäre Structur (p. 376) unverändert beibehält, nimmt bei manchen stärkeren das Pericambium die Eigenschaften und Functionen einer extrafascicularen Cambiumschicht an. Die Eigenschaften dieser und ihrer secundären Producte sind, soweit die spärlichen und unvollständigen Untersuchungen reichen, ganz dieselben wie die der gleichnamigen Theile des zugehörigen Stammes. Soweit bekannt, beginnt die secundäre Verdickung immer erst an der schon alten Wurzel, deren primäre Gewebe längst vollständig ausgebildet, deren Endodermiszellen speciell verdickt und sklerotisch sind. In Folge hiervon wird die Endodermis durch den Dickenzuwachs der Länge nach gesprengt, unter denselben Erscheinungen, welche für die Sprengung corticaler Faserringe p. 558 beschrieben sind. — Die primäre Aussenrinde folgt dem Dickenzuwachs jedenfalls eine Zeit lang durch Dilatationswachsthum. Ob später eine Abstossung durch innere Peridermbildung eintreten kann, ist ungewiss.

§ 200. Unter den jetztlebenden farnartigen Gewächsen sind von secundären Veränderungen der Gewebevertheilung einige Andeutungen von Peridermbildung bekannt, welche schon p. 114 erwähnt wurden. Ein secundärer Dickenzuwachs, ausgehend von einer Cambiumschicht, welche secundäres Holz und secundäre Rinde producirt, findet sich nur bei den Isoëten. Die bezüglichen Erscheinungen, welche hier auftreten, weichen in mancher Hinsicht von den bei Phanerogamen bekannten ab, schliessen sich diesen aber an als ein sehr einfaches Glied der Stufenreihe, welche auch sie miteinander darstellen. Die einzelnen mit dem Dickenzuwachs in Beziehung stehenden Zonen und Theile lassen sich ungezwungen denen der Phanerogamen vergleichen, und mit den gleichen in unveränderter Bedeutung gebrauchten Namen wie diese bezeichnen. Bedenken, welche hiergegen geltend gemacht worden sind, finden ihre Erledigung, wenn man bei der Vergleichung nicht von den normalen Dicotyledonen allein ausgeht, sondern die ganze Reihe der in vorstehenden Paragraphen dargestellten Erscheinungen berücksichtigt.

Wie aus den Beschreibungen[2]) bekannt, ist der kurze einfache Stamm der Isoëten zwei- oder dreilappig, ausnahmsweise vierlappig, die Lappen durch Längsfurchen von einander getrennt, aus welchen die Wurzeln vortreten. Die Mitte des Stammes wird der Länge nach durchzogen von dem schon p. 291 und 361 erwähnten axilen, Tracheiden führenden Strang, welcher einerseits bis dicht unter die Meristemgruppe des flachen Stammscheitels reicht und sich hier, in dem Maasse als neue Blätter auftreten, in acropetaler Richtung als ein cylindrisch-conischer Körper weiter bildet; auf der anderen basiskopen Seite sich verbreitert in so viele Arme oder Flügel, als Stammfurchen vorhanden sind.

1) Caspary, Pringsheim's Jahrb. I, 446. — Wossidlo, l. c. p. 27.

2) v. Mohl, Ueber den Bau des Stammes von Isoëtes lacustris. Verm. Schr. p. 122. — Hofmeister, Beitr. z. Kenntn. d. Gefässkryptog. I. Abhandl. d. Sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. IV. — A. Braun, l. c. vgl. p. 434. — Russow, Vergl. Unters. p. 139. — Hegelmaier, Bot. Ztg. 1874, p. 481. — Vgl. auch Sachs, Lehrb. 473.

Jeder Flügel ist gegen eine Stammfurche gerichtet; sein im allgemeinen convexer unterer und sein ziemlich gerader oberer Rand laufen gegen die Furche zu in eine Kante zusammen. Die Flügel nehmen an Breite zu in dem Maasse als neue Wurzeln entstehen und die Gefässbündel dieser sich an sie ansetzen. Die vorliegenden Daten führen zu der von Hofmeister und Sachs vertretenen Anschauung, dass der gesammte axile Strang lediglich aus der sympodialen Vereinigung der Ansatzstellen einerseits der Blattspurbündel, andererseits der Wurzelstränge entsteht.

Das obere, von der kleinen Scheitelmeristemgruppe überragte Ende des Tracheiden führenden Stranges wird seitlich rings umgeben von radial gegen die Oberfläche gerichteten Meristem-Zellreihen, aus welchen die dicke, parenchymatische primäre Rinde hervorgeht, welche die radiale Zellenreihung beibehält. Bis dicht unter das tracheidenführende Ende ist der Strang rings umgeben von einer Schicht jener tafelförmigen, bei Is. lacustris wasserhellen Zellen mit glänzender Wand, welche oben, p. 361 als muthmassliche Vertreter der Siebröhren erwähnt wurden. Diese Schicht ist gleich dem Tracheidenstrang in Dauerzustand übergegangen. Während nun die radialen Meristemreihen im Umkreis ebenfalls zu Parenchymzellen heranwachsen, bleibt eine an die tafelförmigen Zellen zunächst angrenzende Schicht meristematisch, um zeitlebens als Cambium zu fungiren. Diese Cambiumschicht geht um den ganzen axilen Strang, mit Ausnahme des Scheitels und der Orte, wo sie von den Ansätzen der Blatt- und Wurzelbündel gleichsam durchbohrt wird. Sie scheint streng genommen eine einzige initiale Zellenlage zu sein, doch ist dies nicht sicher festgestellt. Ihre Zellen sind denen der tafelförmigen Schicht ähnlich gestaltet, in radialer Richtung durchschnittlich kürzer; und auch denen des Cambiums monocotyledoner Stämme durchaus ähnlich. Wie diese zeigen sie nun weiterhin successive radiale Dehnung und reciproke tangentiale Längstheilungen. Die Producte dieser gehen strangwärts in centrifugaler, rindenwärts in centripetaler Folge in definitiven Gewebezustand über. In der relativen Ausgiebigkeit des Zuwachses nach beiden Richtungen findet aber der Unterschied vor allen übrigen bekannten Fällen statt, dass der axile Strang im Vergleich zu der Rinde immer dünn und schmal bleibt, nur um wenige Schichten an Dicke zunimmt, während die secundäre Rinde im Laufe der Jahre um hunderte derselben wächst. Die dem axilen Strang in centrifugaler Folge hinzugefügten Elemente haben die Form jener mehrerwähnten tafelförmigen Zellen. Sie behalten die ursprüngliche radiale Anordnung und dichte, wenigstens bei I. lacustris lückenlose Verbindung untereinander bei. Von der tangentialen Längsrichtung abweichende, schräge Theilungen kommen vor und sind näher zu studiren. Die Zellen erhalten bei I. lacustris zum grössten Theile jene oben beschriebenen glänzenden Wände und wasserhellen Inhalt, welch letzterer auch noch näherer Untersuchung bedarf. Zwischen den wasserhellen kommen jedoch einzelne Zellen, oder Längsschichten solcher vor, welche reich an Stärkekörnern sind. Bei terrestrischen Arten, wie I. hystrix, Durieui hat, wie Hegelmaier fand, eine regelmässige Abwechselung zwischen wasserhellen und stärkeführenden concentrischen Schichten statt, derart, dass zwischen den 3—5 Lagen starken ersteren je eine stärkeführende Zellenschicht liegt. — Tracheiden fehlen dem secundären Zuwachs des Stranges in den meisten Fällen vollständig; doch sind

dieselben in einzelnen Exemplaren von I. lacustris und Durieui beobachtet, einzeln oder gruppenweise zwischen den tafelförmigen Elementen stehend, in Gestalt und Anordnung diesen, im Bau den ursprünglichen Tracheiden des Stranges gleich. — Schliesslich mag noch darauf aufmerksam gemacht werden, dass es unentschieden ist, ob die oben erwähnte erste Lage tafelförmiger Elemente als erste aus dem Cambium hervorgeht, oder dem primären Strange angehört.

Die cambiogene secundäre Rinde besteht ausschliesslich aus Parenchym, dessen Zellen je nach den Arten reichlich Amylum, oder dieses nebst Fett enthalten. Ihrer Entstehung entsprechend bleiben sie in radiale und concentrische Reihen geordnet, mit ihrer Ausbildung treten, zumal bei den wasserbewohnenden Arten, weite luftführende Interstitien zwischen den abgerundeten Kanten auf. Gleich der primären Rinde ist auch der secundäre Zuwachs zwischen den Furchen weit beträchtlicher als vor denselben. Es ist bekannt, dass in jeder Vegetationsperiode eine erhebliche Production secundärer Rinde erfolgt, die älteren Rindentheile, sammt den ihnen anhaftenden alten Blattbasen und Wurzeln, und den zu diesen gehörigen, innerhalb befindlichen, durch den Zuwachs gedehnten und schliesslich zerrissenen Gefässbündeln nach aussen schiebt, und dass die alten Rindenschichten, unter Bräunung ihrer leeren Zellwände, ohne aber durch Peridermbildung abgestossen zu sein, successive absterben und verwittern.

Register der Pflanzennamen.

A.

Abelia rupestris 419.
Abelmoschus tetraphyllus 419.
Abies 74. 458.
—— alba 491. 492. 507. 508.
—— amabilis 435.
—— balsamea 256. 458. 505. 507. 508.
—— Brunoniana 458.
—— excelsa 115. 168. 371. 395. 396. 457. 491. 492. 504. 505. 559. 568. 575.
—— pectinata 52. 90. 135. 149. 151. 168. 188. 256. 395. 458. 490. 504. 507. 508. 525. 537. 557. 559. 563. 568. 574. 579. 581.
—— Pichta 507. 508.
—— Pindrow 312. 508.
—— Pinsapo 395.
—— sibirica 559. 568.
Abietineae 15. 39. 52. 125. 215. 216. 312. 371. 395. 398. 402. 456. 457. 505. 509. 510. 531. 542. 559. 568.
Acacia 92. 104. 392. 393. 424.
—— calamifolia 102. 392.
—— cultriformis 89.
—— floribunda 499. 511.
—— Huegelii 89. 317.
—— latifolia 102. 392.
—— longifolia 102. 317. 483. 522.
—— longissima 102.
—— lophantha 102. 392.
—— marginata 102. 104. 317. 392.
—— melanoxylon 102.
—— myrtifolia 102.
—— obtusata 102.
—— pulchella 102.
—— Sophora 494. 511.
—— striata 102.
—— subulata 102.
Acanthus mollis 112.
Acanthaceae 34. 108. 111. 112. 150.
Acanthophyllum 623.
Acer 51. 65. 149. 154. 157. 420. 429. 432. 471. 511. 556. 565. 578.
—— campestre 116. 117. 121. 510. 513. 564. 565. 572.
—— dasycarpum 504.
—— monspessulanum 158. 175.
—— Negundo 180.
—— opulifolium 147.
—— platanoides 157. 158. 494. 504. 510. 513. 545. 564.
—— pseudoplatanus 254. 491. 504. 510. 513. 523. 564.
—— saccharinum 158. 504.
—— striatum 81. 84. 86. 87. 89. 180. 551. 554. 563. 573.
Acerineae 160. 544. 545. 548.
Achillea Millefolium 461.
Achyranthes 259. 612.
—— aspera 608.
Aconitum 54. 55.
Acorus 323. 328. 424. 436. 438. 451.
—— Calamus 10. 152. 153. 223. 228. 278. 329, Fig. 147 et Fig. 148. 340. 352, 372, Fig. 166 et Fig. 167. 374. 423. 429.
—— gramineus 129. 278. 352.
Acropera 314.
—— Loddigesii 173. 240.
Acropteris australis 75. 443.
—— radiata 139.
Acrostichum axillare 299.
—— brevipes 298. 325.
—— Lingua 298. 325.
—— melanopus 298.
—— simplex 298.
—— vexillare 442.
Acroptilon 157.
Actaea 259.
—— racemosa 259.
Adansonia digitata 519.
Adenocalymma Mart. 590.
Adenophora Lamarckii 449.
Adiantum 313.
—— denticulatum 443.
—— Moritzianum 378, Fig. 169.
Adoxa moschatellina 129.
Aechmea 427.
—— farinosa 88.
Aegopodium 126.
—— podagraria 464.
Aërides odorata 173.
Aerva javanica 608.
Aesculus 367. 407. 420. 430. 484. 504. 511. 539. 545. 552. 554. 577.
—— Hippocastanum 115. 138. 141. 149. 486 494. 498. 556.
—— macrostachya 254.
—— rubicunda 504.
Aeschynanthus 427. 428.
Aeschynomene 514.
Aethusa 322.
—— Cynapium 252. 321.
Agapanthus 146.
—— umbellatus 39.
Agathosma 78. 217.
Agave 39. 438. 441.
—— americana 81. 86. 90. 317. 332.
Ageratum conyzoides 459. 461. 462.
Aglaonema 279.
—— marantaefolium 459.
—— simplex 451. 459.
Agrostis vulgaris 53.
Agrostideae 53.
Ailantus 211. 467. 490. 497. 504. 510. 511. 524. 579.
—— glandulosa 420. 467. 517.
Aira caryophyllea 53.
—— flexuosa 52. 53.
Ajuga genevensis 39.
Alchemilla alpina 73.
—— vulgaris 56.

Aldrovandia 65. 70. 106. 107. 288. 384.
—— vesiculosa 384.
Aletris fragrans 636. 639. 641.
Aleurites 169.
Aleurites triloba 169.
Alisma 11. 215. 227. 340. 386. 458.
—— Plantago 10. 173. 414. 458.
Alismaceae 211. 223. 435. 458. 459.
Allium 10. 39. 89. 153. 154. 155. 224. 424.
—— ascalonicum 154.
—— Cepa 75. 154. 155, Fig. 56. 277. 366. 371.
—— fistulosum 56. 89. 154.
—— nigrum 427.
—— Porrum 371.
—— sativum 149.
—— ursinum 426. 427.
Alnus 95. 367. 419. 491. 492. 497. 507. 517. 542. 563.
—— glutinosa 145. 149. 497. 510. 513. 545.
—— incana 504.
—— viridis 508.
Alocasia 454.
—— odora 279.
Aloë 81. 83. 123. 154. 155. 424. 441. 639.
—— sp. 638. 640.
—— africana 145.
—— arborescens 145. 155. 424.
—— atrovirens 424.
—— ciliaris 155.
—— cuspidata 424.
—— margaritifera 33.
—— nigricans 43.
—— plicatilis 155. 424. 636.
—— Radula 75.
—— soccotrina 43. 83. 86. 155. 424.
—— tesselata 424.
—— verrucosa 75. 82, Fig. 25. 87. 441.
—— vulgaris 155.
Aloineae 636. 638.
Alopecurus geniculatus 53.
—— pratensis 53. 435.
Alsine 254.
Alsophila 189. 302.
—— aculeata 325.
—— aspera 68.
—— blechnoides 297. 445.
—— Haenkei 302. 305.
—— microphylla 125. 305. 357. 444. 445.
—— pruinata 297. 445.
—— radens 302.
—— villosa 305.
Alstroemeria 146. 426.
Althaea rosea 154.
Alternanthera 259.
—— amoena 66.
Alternanthera spinosa 65. 608.
—— Verschaffeltii 608.
Althenia 288. 289. 387.
Alyssum 112.
—— petraeum 64.
Amarantaceae 606. 607. 610. 611. 612. 634.
Amarantus 259.
—— caudatus 38. 145. 259.
—— retroflexus 145. 259. 608.
Amaryllis formosissima 38. 39. 41.
Amaryllideae 11. 146. 154. 226.
Amentaceae 367.
Amorpha fruticosa 501. 511. 517. 518.
—— glabra 419.
Ampelideae 176.
Ampelopsis 150. 576.
—— hederacea 281.
—— quinquefolia 369.
—— Veitchii 369.
Amygdalus 432. 564.
—— communis 494. 497. 508. 524.
Amygdaleae 392. 494. 510. 525. 559.
Amyris 217.
Amyrideae 217.
Amphilophium 591.
Anacardiaceae 211. 213. 466. 467. 528.
Anacyclus Pyrethrum 461.
Antidaphne 48.
Antirrhinum 246.
—— majus 100. 247. 254. 320.
Anagallis arvensis 259. 320.
Ananassa 275. 277. 434.
Anchusa italica 112.
Andromeda calyculata 67.
—— dealbata 89.
—— polifolia 419.
Androsaemum 254.
Aneimia 42. 45. 296. 358.
—— Phyllitidis 40. 46. 357.
—— hirta 40. 45, Fig. 16. 46.
—— villosa 46.
Anemopaegma Mart. 591.
Angelica silvestris 465.
Angiopteris 357. 359. 442.
—— evecta 301. 302.
Angiospermae 15. 24. 188. 412.
Angraecum subulatum 238. 239. 240.
Anisostichus capreolata 563. 586, Fig. 224. 589. 591. 606. 619, Fig. 237.
Anselia africana 238.
Anthemideae 65.
Anthobolus 48.
Anthoxanthum odoratum 53.
Anthriscus Cerefolium 366. 367.
—— vulgaris 464.
Anthurium 115. 241. 316. 451.
—— acaule 241.
—— crassinervium 241. 460.
—— digitatum 376.
—— egregium 241.
—— intermedium 241.
—— membranuliferum 427.
—— Miquelianum 278.
—— rubricaule 147.
—— Selloum 147.
—— violaceum 241. 460.
Apargia 242. 448.
Apocynum hypericifolium 253.
Apocyneae 65. 137. 140. 141. 193. 195. 207. 242. 352. 454. 471. 539. 585. 593.
Aponogeton 227. 366. 386.
Apetalae 311.
Arabis albida 248.
Araceae 149.
Aralia chinenis 465.
—— japonica 263. 322. 332.
—— papyrifera 263.
—— racemosa 56. 263.
—— Sieboldtii 465.
—— spinosa 465.
Araliaceae 211. 213. 322. 332. 403. 415. 465. 541. 550.
Arauja 454.
—— sericophora 454.
Araucaria 255. 256. 257. 456. 312. 424. 509. 518.
—— brasiliensis 15. 256. 395. 398. 458. 505. 528. 529. 542.
—— Cookii 458. 542.
—— Cunninghami 15.
—— excelsa 528. 529.
—— imbricata 42. 138. 140. 398. 440.
Arbutus Andrachne 571.
—— Unedo 35. 81. 223. 571.
Arceuthobium 33. 48. 312. 400.
—— Oxycedri 266. 267. 400.
Archangelica 321.
—— officinalis 56.
Arctium lanuginosum 157.
Ardisia 211.
—— crenulata 212. 213. 219.
Aremonia 56.
Argemone 191. 195. 450. 540.
—— mexicana 541.
Argyreia 623.
Aristolochia 116. 117. 152. 320. 336. 435. 501. 549. 550. 552. 565. 606.
—— biloba 565, Fig. 219.
—— Clematitis 249. 250, Fig. 96 et Fig. 97.
—— cymbifera 565.
—— Gigas 249.
—— Sipho 144. 249. 420. 435. 470. 481. 502. 504. 510. 545. 549. 551. 558. 600.
Armeria 79. 113. 260.

Armeria plantaginea 79. 113.
—— vulgaris 113.
Arnica Chamissonis 461.
Aronia 419.
Aroideae 11. 13. 32. 34. 79. 133. 137. 139. 143. 146. 147. 148. 153. 154. 160. 180. 192. 195. 196. 197. 208. 209. 211. 223. 230. 231. 232. 234. 237. 241. 275. 278. 279. 310. 313. 315. 316. 323. 328. 333. 340. 341. 375. 376. 403. 426. 427. 429. 438. 439. 440. 441. 446. 451. 459. 551.
Arrabidaea 590.
Artanthe 436. 489.
—— colubrina 36.
—— cordifolia 260.
—— elongata 69. 163.
Artemisia 73. 461.
—— Abrotanum 65. 165. 511.
—— camphorata 65.
Artocarpeae 143. 192. 193. 295.
Arthrocnemum fruticosum 608.
Arum 279. 438. 439.
—— vulgare 451.
Arundo Donax 135. 178. 328. 334. 427. 428.
Arundinaria spathiflora 135.
Asclepias 192. 448. 454.
—— Cornuti 138. 140. 447. 454. 532.
—— curassavica 195. 203. 447. 454. 501. 532. 540.
Asclepiadeae 137. 141. 180. 193. 195. 199. 207. 242. 308. 352. 448. 454. 471. 484. 501. 532. 539.
Asparagus 132. 335. 373. 403. 412.
—— officinalis 371.
Asperula 308.
—— odorata 52.
Asperifoliae 44.
Asphodelus 224. 371. 424.
—— luteus 79. 333.
—— ramosus 403.
Aspidium 99. 104. 318.
—— albopunctatum 298. 325.
—— coriaceum 298. 299, Fig. 135. 325. 427.
—— cristatum 296. 325.
—— falcatum 426. 443.
—— filix mas 125. 132. 133. 223. 225. 230. 294. 296. 297, Fig. 132 et Fig. 133. 324. 325. 326. 357. 426. 443.
—— molle 66. 294. 355. 357.
—— spinulosum 231. 325.
—— thelypteris 296. 378.
Aspidistreae 11.
Asplenium 296. 359 (vgl. Athyrium).
—— auritum 357.
Asplenium bulbiferum 43.
—— filix femina 296. 325. 326. 357. 359.
—— furcatum 42.
—— lucidum 443.
—— Nidus 71. 148.
—— obtusifolium 298.
—— resectum 298.
Astelieae 11.
Aster 461.
Astereae 461.
Astragalus 65. 549. 550.
—— aristatus 442.
—— falcatus 141.
—— rhodosemius 550.
Astrocaryum 276. 436.
—— vulgare 441.
Athyrium filix femina 172. 324. 377.
Atragene 254. 470. 473. 484. 493. 504. 545. 568. 575.
—— alpina 432. 501. 502.
Atriplex 73. 367.
—— Halimus 608.
—— hortensis 66.
—— nummularia 67.
—— patula 432. 608. 612.
—— rosea 67.
Atropa Belladonna 150.
Aurantiaceae 143. 217.
Aucuba japonica 494. 499.
Avena pratensis 54.
Avicennia 174. 500. 510. 511. 512. 585. 605. 606.
Azalea indica 97.
Azolla 17. 18. 19. 24. 37. 38. 57. 294. 379. 405.

B.

Baccharis halimifolia 461.
Bactris 276.
Balanophora 264. 401.
Balanophoreae 261. 400.
Balantium culcita 357. 444.
Balsamodendron 467.
Bambusa 138. 438.
Bambuseae 434. 439.
Bauhinia 606. 618. 620. 621. 622.
—— anatomica 69.
—— spec. 620, Fig. 238.
Banisteria 593.
Banksia 38. 50. 73. 315. 316. 565.
Barleria alba 112.
Batrachium 312. 318.
Beaucarnea 636. 638. 639. 640.
—— tuberculata 636.
Begonia 34. 48. 52. 126. 127, Fig. 47. 258. 263. 266. 470. 481. 506. 510.
—— angularis 267. 499. 506.
—— argyrostigma 71.
Begonia Drègei 35. 50.
Begonia Fischeri 35.
—— heracleifolia 50.
—— Hügelii 506.
—— macularis 420.
—— manicata 35. 50. 58. 68. 75. 499.
—— muricata 499. 506.
—— peltata 35.
—— platanifolia 69.
—— ricinifolia 35.
—— sanguinea 35.
—— semperflorens 89.
—— spathulata 50.
—— tomentosa 35. 267.
—— vitifolia 69.
Begoniaceae 35. 44. 550.
Bellis perennis 461.
Beloperone oblongata 112.
Benincasa cerifera 91. 92.
Berberis 112. 470. 512. 517. 531. 554. 567.
—— vulgaris 149. 165. 407. 411. 419. 435. 442. 499. 510. 520. 522. 542. 545.
Berberideae 259. 468.
Beta 123. 126. 366. 367. 611. 616. 623.
—— vulgaris 616.
Betula 96. 100. 104. 116. 117. 118. 120. 121. 178. 184. 419. 420. 497. 517. 531. 542. 556. 563. 575. 577. 579.
—— alba 52. 78. 79. 95. 96, Fig. 35. 419. 486. 497. 501. 508. 510. 513. 526. 566. 572. 573. 574. 576, Fig. 221. 580, Fig. 222 et Fig. 223.
—— cordata 508.
—— dahurica 508.
—— fruticosa 78.
—— populifolia 508.
—— verrucosa 145. 149. 545.
Betulaceae 174. 317.
Bidens 320.
—— cernua 308.
—— tripartita 308.
Bignonia 180. 181. 184. 585. 589. 591. 620.
—— capreolata 165. 499. 511. 587.
—— radicans 138.
—— serratifolia 254.
—— unguis 589. 620.
Bignoniaceae 585. 586. 588. 589. 591. 593. 606. 618. 619.
Bilbergia clavata 67.
—— zebrina 434.
Biota 125. 371. 456. 457 (vgl. Thuja).
—— orientalis 171. 256. 398. 402.
Biscutella 64.
Blechnum 296.
—— brasiliense 296. 377. 444.
—— occidentale 444.

Blechnum Spicant 296. 325.
Blitum virgatum 608.
Boehmeria 111.
—— nivea 188.
Boerhavia scandens 616.
Bombax 500. 511. 512.
—— Ceiba 494. 511.
—— pentandrum 138.
Bombaceae 311. 492.
Borragineae 59. 64. 77. 109. 112. 150.
Boswellia papyrifera 116. 117. 118. 119. 121. 566.
Bossiaea 424. 425.
Botrychium 333. 360. 377.
—— Lunaria 78. 130. 295. 360.
—— rutaefolium 360.
Boronieae 217.
Bougainvillea spectabilis 407. 436. 616.
Bouvardia mollis 308.
Brachypodium silvaticum 54.
Brasenia peltata 129. 173. 340.
Brassia caudata 239.
—— maculata 239.
Brassica 56. 64. 317. 367. 391. 393. 532. 533. 534.
—— Napus 62. 531.
—— oleracea 432.
—— Rapa 51. 531.
Bromelia 149.
—— bracteata 67.
—— Caratas 38. 221. 427. 428. 434.
Bromeliaceae 11. 33. 40. 50. 59. 67. 73. 74. 123. 221. 275. 276. 425. 427. 428. 434.
Bromus 435.
Broussonetia 111. 207. 484. 497. 511. 512. 517. 518. 527. 579.
—— papyrifera 192. 511.
Brucea 211. 467.
Bryonia 178. 623.
—— dioica 259.
Bulbine annua 376.
Bulliardia 353.
—— aquatica 288.
Bumelia 154.
—— tenax 158.
Bunias Erucago 70.
Bupleurum fruticosum 464.
—— Gerardi 464.
—— ranunculoides 464.
Bursaria spinosa 466.
Bursera gummifera 467.
Burseraceae 467. 541.
Butomus 11. 227. 228. 229. 340.
Butomeae 211. 458.
Buxus 316. 419. 504. 518. 523.
—— sempervirens 517.

C.

Cacalia ficoides 420.
Cachrys 507.
Cacteae 44. 51. 69. 79. 120. 127. 134. 149. 150. 151. 163. 264. 266. 271. 308. 320. 337. 420. 424. 425. 427. 466. 514. 519.
Castillea 193.
Caenopteris 313.
Caesalpinieae 523.
Cajophora lateritia 63, Fig. 21B. 64.
Caladium 227. 340. 451.
—— esculentum 55. 279.
—— nymphaeifolium 23. 123.
—— odorum 55.
Calamus 108. 180. 276. 336. 342.
—— Draco 176.
—— Rotang 180. 183, Fig. 71. 184.
Calamagrostis Epigeios 52.
Calandrinia speciosa 89.
Calathea grandiflora 277.
Calendula 317.
Calla 223. 316.
—— palustris 279. 328.
Callichlamys 590.
Callistemon 123. 216. 352. 424. 438. 510. 571. 575.
Callitriche 67. 68. 129. 224. 288. 312. 353. 354. 393. 421.
—— autumnalis 56. 71.
—— verna 56.
Callitricheae 49. 52. 53. 54. 71.
Callitris 256.
Calluna vulgaris 253. 419. 508.
Calodracon 640.
—— Jacquini 636.
Calophyllum Calaba 465.
Calotropis gigantea 193.
Caltha palustris 70. 431.
Calycanthus 308. 332. 510.
—— floridus 497.
Calycantheae 37. 258. 266. 267. 268. 601.
Calystegia sepium 158.
—— dahurica 158.
Camaridium ochroleucum 239.
Camellia 72. 86. 223. 335. 440. 510. 512.
—— japonica 74. 137, Fig. 53. 138. 139. 148. 317. 494. 501. 542. 545.
Campanula 540.
—— cervicaria 109.
—— grandis 449.
—— lamiifolia 449.
—— linifolia 51.
—— medium 195. 449.
—— patula 51.
—— rapunculoides 449.
—— sibirica 449.
Campanula Vidalii 472. 507. 514. 541.
Campanulaceae 123. 155. 201. 449. 539. 541.
Campelia 33.
Camphora 152. 484. 513.
—— officinalis 220.
Canella 152. 545. 566.
—— alba 565.
Canna 10. 49. 88. 102. 172. 178. 179. 211. 216. 221. 277. 333. 335. 336. 371. 412. 427. 438. 460.
Cannaceae 10. 277.
Cannabis 99. 111. 140.
—— sativa 138.
Capparis Breynia 67.
Caprifolium 575.
Caprifoliaceae 308.
Capsella 112. 432.
—— Bursa pastoris 49. 51. 64.
Caragana 485.
—— arborescens 479. 494. 497. 500. 510. 511. 517. 518. 522. 524. 567. 568.
Cardiospermum 599. 600.
Carduncellus 157.
Carduus crispus 157.
—— nutans 157.
—— pycnocephalus 460. 462.
—— tenuiflorus 157.
Carex 34. 43. 131. 226. 227. 314. 373. 374. 375. 435. 438.
—— arenaria 132. 224. 226. 352. 374.
—— disticha 223. 224. 276. 352.
—— divulsa 374.
—— foenea 374.
—— folliculata 226. 374. 375.
—— hirta 129. 131. 276. 327. 352. 374.
Carica 208. 493. 505. 511.
—— Papaya 623.
Carissa arduina 440.
Carlina longifolia 157.
—— salicifolia 157.
—— vulgaris 157.
Caroxylon 610. 611.
—— arbuscula 608.
Carpinus 52. 95. 115. 174. 367. 484. 486. 487. 491. 510. 512. 544. 555. 563. 566. 574.
—— Betulus 149. 517. 522. 545.
Carum Carvi 367. 464.
Carya amara 56.
Caryophylleae 308. 367. 435. 436. 472. 493. 510. 514. 567.
Caryota 135. 427.
Cassia quinquangulata 583.
Cassyta 48. 169. 397. 399.
—— paniculata 168.

Castanea 367. 491. 497. 510. 518. 563.
—— vesca 511. 512. 524. 526.
Casuarina 48. 51. 174. 266. 267. 312. 424. 425. 434. 470. 473. 475. 484. 495. 497. 500. 505. 511. 519. 520. 556. 567. 568. 569.
—— equisetifolia 494. 496. 510. 511.
—— muricata 267, Fig. 113.
—— stricta 13.
—— torulosa 495. 496. 510. 511.
Catalpa 97. 484. 508. 511. 512. 564.
—— Bungei 101.
—— syringaefolia 101.
Cattleya Mossiae 239.
Caulotretus 621. 622.
Cecropia palmata 69.
—— peltata 69.
Cedrus 125. 398. 425. 456. 458. 505.
—— Deodara 458. 508.
—— Libani 395.
Celastrus 593.
—— scandens 496. 499. 510.
Celastrineae 311.
Celosia 259. 612.
—— argentea 608.
Celtis 108. 111. 419. 544. 563.
—— australis 149. 147. 149. 485. 497. 498. 500. 511. 512.
Centaurea 157.
—— atropurpurea 460. 461. 541.
Centradenia 446. 507.
—— floribunda 563.
—— grandifolia 270. 472. 499. 510. 514. 542.
—— rosea 268. 269, Fig. 114. 270.
Centranthus 308. 367. 489. 507.
—— ruber 254.
Centropogon 449.
—— surinamensis 449.
Cephalanthera 287.
Cephalotaxus 395. 426. 435. 510.
—— Fortunei 257.
Cerastium 254.
—— frigidum 253, Fig. 102 et Fig. 103. 320.
—— glabratum 56.
Ceratocaryum 441.
Ceratonia 499. 512.
—— siliqua 511.
Ceratophyllum 70. 129. 223. 227. 288. 384. 421.
Ceratopteris 220. 223. 225. 300.
—— thalictroides 302.
Ceratozamia 33. 371. 440.
—— mexicana 74.
Cerbera Manghas 194.
Cereus 309. 322. 490. 494. 514.
—— alatus 89.
—— candicans 264. 322.
—— grandiflorus 489.
—— peruvianus 85.
—— senilis 148.
—— speciosissimus 51. 322. 514.
Cerinthe 109.
—— aspera 109. 112.
—— major 109. 112.
—— minor 109. 112.
Ceropegia 454.
Ceropegia stapelioides 200 Fig. 84 B.
Ceroxylon 87. 88.
Cestrum 242.
Chaerophyllum 321. 322. 506.
—— bulbosum 434.
Chamaecyparis ericoides 256.
—— glauca 256.
Chamaedorea 87. 91. 92. 146. 276. 314. 387. 407. 409.
—— elatior 273.
—— elegans 134. 137. 141. 374. 375. 440.
—— Karwinskiana 441.
—— Schiedeana 88.
Chamaerops 135. 428. 427.
—— humilis 69. 423.
Chavica 260. 436.
—— maculata 36.
Cheilanthes 105.
Cheiranthus 65.
—— Cheiri 63, Fig. 21 D 64. 112. 472 499. 510.
Cheirostemon 493. 500. 512. 544. 545.
Chelidonium 191. 194. 195. 196. 208. 450. 540.
—— majus 197, Fig 80 et Fig. 81. 199. 205. 541.
Chenopodium 66.
—— album 66. 608. 610. 612.
—— hybridum 608. 612.
Chenopodiaceae 27. 66. 73. 100. 126. 149. 367. 420. 585. 604. 606. 607. 608. 610. 611. 634.
Chilianthus arboreus 170.
China 553.
—— bicolorata 571.
Chlorophytum 133.
—— Sternbergianum 241.
Chondrilla 242. 448.
Choretrum 48.
Chrysobalaneae 109. 112. 525.
Chrysodium vulgare 40. 42. 306.
Cibotium 65. 445.
—— glaucescens 297.
Cibotium Schiedei 43. 297.
Cicer 14.
—— arietinum 368.
Cichorium 242. 448. 540.
—— Intybus 462.
Cichoriaceae 143. 192. 195. 199. 201. 205. 208. 242. 352. 447. 448. 449. 460. 462. 539. 540. 541.
Cistus 95. 99, Fig. 36. 100.
Cistineae 66.
Cicuta virosa 226.
Cimicifuga foetida 259.
Cinchona 138. 139. 145. 156.
—— heterophylla 156.
—— lancifolia 157.
—— macrocalyx 544.
—— obtusifolia 156.
—— scrobiculata 156.
—— umbellulifera 157.
Cinchoneae 135. 153. 154. 544. 556. 558.
Cinnamodendron corticosum 565.
Cinnamomum 544. 555.
—— aromaticum 74. 545.
—— zeylanicum 150. 545. 553.
Cineraria maritima 461. 462.
Cirrhopetalum Wallichii 238. 239.
Cirsium anglicum 157.
—— arvense 157. 460. 461. 462.
—— lanceolatum 157.
—— oleraceum 157.
—— palustre 157.
—— praealtum 157.
Cissampelos 606.
Cissus 150. 583.
—— velutina 69.
Cistanche lutea 264.
Cistus creticus 99, Fig. 36.
Citriobatus multiflorus 466. 542.
Citrus 147. 149. 150. 217. 218. 490
—— medica 510.
Cladium 34.
—— Mariscus 132. 227. 435.
Cladothamnus 419.
Claytonia linoides 56.
—— perfoliata 39. 43.
Clematis 254. 320. 471. 473. 474. 504. 512. 527. 568. 571. 575. 576.
—— vitalba 130. 254. 255. 473. 475. 486. 493. 496. 499. 501. 504. 517. 544. 545. 548.
—— viticella 254. 255 Fig. 106. 256 Fig. 107.
Clerodendron fragrans 96. 97. 101. 102. 104.
Clethra 419.
Clidemia parviflora 268.
Clivia nobilis 75. 80. 374.

Clusia 465. 489. 490.
—— flava 368.
—— rosea 466.
Clusiaceae 143. 211. 465. 541. 563.
Clytostoma 588. 591.
Cnicus 65.
Cobaea 173. 176. 432. 472. 503. 507. 513. 547. 568.
—— scandens 129. 501. 519. 574.
Cocculus 606.
—— laurifolius 74. 248. 315. 316. 604. 605. 606.
—— palmatus 585.
Cocos 276. 436. 441.
—— botryophora 138.
Coffea 74. 95. 367.
Coix 323. 374.
—— Lacryma 88.
Coleus Macraei 499. 511.
Colletia 48. 51.
—— horrida 424. 425.
Colocasia 54. 227. 340. 438. 439.
—— antiquorum 55. 230. 279.
Colutea 567.
Comesperma 606.
Commelina 432.
—— agraria 281. 323. 327.
—— coelestis 43, Fig. 13.
—— communis 43.
—— procurrens 281.
—— tuberosa 163.
Commelineae 10. 39. 42. 146. 261. 274. 279. 323. 328. 340. 404. 427. 435.
Compositae 56. 59. 65. 73. 109. 123. 129. 142. 143. 144. 153. 211. 212. 213. 215. 216. 220. 224. 226. 308. 367. 460. 462.
—— corymbiferae 460.
—— Cynareae 460.
—— labiatiflorae 460.
—— liguliflorae 460.
—— tubiflorae 460.
Condylocarpon 593. 594.
Coniferae 37. 38. 39. 42. 76. 125. 142. 143. 144. 154. 172. 177. 210. 211. 213. 215. 246. 255. 291. 307. 312. 334. 337. 366. 371. 395. 398. 408. 424. 428. 434. 440. 455. 456. 458. 484. 486. 490. 494. 495. 505. 509. 510. 516. 522. 524. 526. 527. 531. 541. 542. 545. 547. 559. 564. 566. 569.
Conocephalus 111.
—— naucleiflorus 143. 151.
Conoclinium atropurpureum 100, Fig. 37.
Conopholis 264.
Convolvulus 432.
—— arvensis 158.
Convolvulus Cneorum 59. 163. 167. 174. 175, Fig. 64. 493. 494. 542.
—— malabaricus 625.
—— Scammonia 624.
—— tricolor 368. 489.
Convolvulaceae 153. 154. 158. 242. 539. 607. 623. 624.
Conyza 461.
Copaifera 525.
Copernicia 88. 423.
Coprosma ligustrina 308. 309.
Corallorrhiza 129. 385.
—— innata 288.
Corchorus 137. 138. 139. 140.
Cordia pallida 498. 500. 511.
Cordyline 407. 409.
—— paniculata 168. 640.
Coriandrum 367.
Cornus 490. 491. 542. 545.
—— sanguinea 485. 517. 518. 522. 579.
Coronilla Emerus 567.
Correa 66. 68.
—— alba 217.
—— speciosa 68.
Cortusa 431.
Corylus 95. 115. 174. 484. 491. 512. 544. 555. 563.
—— Avellana 56. 149. 497. 545. 566.
Corypha 276.
—— cerifera 88. 92.
Cotoneaster microphylla 508.
Cotula matricarioides 461.
Cotyledon coccinea 420.
—— orbiculata 88. 92.
Crassula 316. 391. 392. 393. 394. 423.
—— arborescens 56. 393, Fig. 180.
—— cordata 56. 57.
—— cultrata 56.
—— ericoides 56.
—— lactea 56. 57. 513. 514.
—— lycopodioides 56.
—— perforata 56. 57.
—— portulacea 56.
—— spathulata 56.
—— tetragona 56. 563.
Crassulaceae 44. 52. 54. 71. 75. 134. 180. 317. 337. 472. 507. 510. 513.
Crataegus 442. 491.
—— coccinea 56.
—— monogyna 508. 510.
—— oxyacantha 419. 508.
Crepis sibirica 56.
Crinum 146.
—— americanum 36.
—— bracteatum 36.
Crocus 436.
Croton 59. 68. 73.
—— Eluteria 152. 544. 545. 553.
Croton nitens 67.
—— pseudochina 67.
—— tomentosus 66.
Cruciferae 44. 59. 60. 64. 66. 144. 367.
Cryptomeria 15. 395. 456.
Cryptostegia 454.
Ctenopteris 313.
Cucumis 178. 242. 247. 368. 410.
—— Melo 247.
—— sativus 247. 249. 259.
Cucurbita 71. 165. 173. 175. 176. 178. 242. 259. 317. 337. 368. 391. 432. 470. 489. 533.
—— maxima 368.
—— Pepo 163. 180. 181. 182, Fig. 68. 183. 184. 185. 186. 188. 488, Fig. 204.
Cucurbitaceae 65. 77. 109. 242. 259. 351. 366. 368. 404. 414. 435. 527.
Cunninghamia 15. 257. 395. 398. 440. 456. 507.
—— lanceolata 81.
—— sinensis 396, Fig. 183. 426. 457, Fig. 191.
Cunonia 95. 104.
—— capensis 484. 496.
Cuphea lanceolata 72.
Cupressus 15. 125. 256. 489.
—— pyramidalis 256.
—— sempervirens 507.
Cupressineae 108. 148. 312. 371. 456. 457. 458. 536. 542. 545. 559. 568. 575.
Cupuliferae 317. 368. 420.
Curculigo 314.
—— recurvata 374.
Curcuma longa 374.
—— zedoaria 277.
Cuscuta 381. 399.
Cuscuteae 49. 50. 399.
Cuspidaria 590.
Cussonia 212. 214. 465.
Cyanophyllum magnificum 268.
Cyathea 189 302. 377.
—— arborea 125. 302. 306. 357. 444.
—— ebenina 302. 304.
—— Imrayana 125. 302, Fig. 138. 303, Fig. 139 et Fig. 140. 304, Fig. 141 et Fig. 142. 305. 357. 444. 445, Fig. 189.
—— medullaris 359. 366. 377. 422. 444.
—— microlepis 359.
Cyatheaceae 125. 135. 146. 148. 160. 189. 190. 295. 296. 297. 302. 308. 355. 357. 359. 386. 415. 422. 442. 444. 445.
Cycas 15. 33. 37. 42. 74. 125. 312. 434. 617. 628. 629. 630.
—— circinalis 15. 626. 630.

Cycas revoluta 79. 81. 87. 108 213. 349, Fig. 158. 350, Fig. 159. 371. 446. 626. 627 Fig. 239 et Fig. 240. 630. 631.
Cycadeae 38. 39. 71. 76. 125. 137. 143. 172. 211. 213. 258. 266. 310. 312. 348. 351. 352. 353. 366. 371. 406. 415. 426. 434. 440. 456. 604. 605. 606. 618. 625. 631.
Cyclamen 55. 431. 527.
Cyclanthus 376.
Cyclantheae 11.
Cyclanthera pedata 259.
Cyclopteris 313.
Cydista 590.
Cydonia 419.
—— vulgaris 508.
Cymbidium ensifolium 238. 239.
—— marginatum 239.
Cymodocea 383. 384.
—— aequorea 285. 383.
—— isoëtifolia 286.
—— nodosa 34.
—— rotundata 34.
Cynara 157.
—— Scolymus 462.
Cynareae 154. 157. 160. 242. 460.
Cynoglossum 150.
Cyperus 34. 275. 374 (vgl. Papyrus).
—— alternifolius 226. 374.
—— aureus 352.
—— fuscus 227.
—— longus 374.
—— vegetus 438.
Cyperaceae 10. 34. 43. 66. 108. 129. 131. 132. 144. 224. 226. 275. 278. 340. 374. 424. 425. 431. 432. 433. 434. 435. 438. 439.
Cypripedium 423.
Cyrtochilum bictoniense 239.
Cyrtopodium 238.
Cytinus Hypocistis 400.
Cytisus 78. 140. 479. 482. 484. 485. 486. 491. 495. 497. 504. 518. 522. 523. 537. 564.
—— Laburnum 479, Fig. 198. 482, Fig. 202. 495, Fig. 205. 497, Fig. 206 et Fig. 207. 537, Fig. 210.

D.

Dammara 15. 138. 140. 256. 257. 312. 395. 398. 440. 456. 509.
—— alba 338.
Dacrydium 456.
Dahlia 308. 432.
—— variabilis 134, Fig. 52. 169. 462.
Danaea 301.
Dasylirion 39. 80. 81. 434.
Daphne 78. 242. 352. 496. 498.
—— Mezereum 138. 494. 544.
Daucus 367. 506. 531. 533. 534.
—— Carota 534.
Datura 242.
Davallia 325.
—— bullata 298.
—— canariensis 298.
—— chaerophylla 326
—— divaricata 325.
—— dissecta 298. 299, Fig. 134.
—— elata 443.
—— elegans 442. 443. 444.
—— heterophylla 298.
—— parvula 298.
—— pedata 298.
—— pyxidata 298. 357. 442. 443.
—— stenocarpa 325.
Davilla brasiliana 108.
Delphinium 55.
Dendrocolla teres 239.
Dennstaedtia 295. 355. 357.
—— cornuta 306.
—— davallioides 295.
—— punctilobula 295.
—— rubiginosa 306.
—— tenera 295.
—— scandens 295.
Deataria pinnata 134.
Desmanthus 2.
—— natans 222. 223.
Deutzia 568. 576.
—— scabra 64. 108. 568.
Desmoncus 276.
Dianthus 92. 254.
—— barbatus 427.
—— Caryophyllus 39. 75. 79. 81. 84. 89. 317. 375. 423. 427.
—— plumarius 81. 375. 427. 435. 472. 514.
Dicella 594. 596. 597. 609.
Dichorisandra 33. 281. 323.
—— oxypetala 281.
—— thyrsiflora 281.
Dicksonia 445.
—— antarctica 126. 297.
—— Karsteniana 297.
Dicotyledoneae 13. 35. 66. 115. 116. 126. 129. 149. 150. 158. 161. 169. 170. 172. 177. 178. 184. 185. 188. 193. 222. 223. 235. 241. 246. 255. 266. 286. 287. 291. 312. 315. 316. 322. 327. 332. 333. 334. 338. 339. 352. 353. 366. 367. 369. 370. 371. 387. 388. 401. 407. 408. 409. 411. 412. 413. 418. 419. 420. 426. 432. 433. 436. 438. 447. 468. 473. 475. 484. 485. 487. 490. 493. 506. 513. 530. 531. 535. 537. 543. 548. 566. 569. 573. 582. 595. 596. 599. 616. 626. 628. 629. 631. 632. 636. 638. 641.
Dictamnus 70. 72. 144. 217.
—— Fraxinella 73, Fig. 22. 217, Fig. 86.
Dieffenbachia 279.
—— Seguine 451.
Dilleniaceae 109. 112. 606. 618.
Dioon 43. 350. 353. 371. 440. 456. 627. 628. 629.
Dionaea 106. 107.
Diosma 78. 217.
—— alba 78.
Diosmeae 78. 136. 217.
Dioscorea 11. 145. 246. 313. 315. 316. 317. 331. 336. 377. 636. 640.
—— Batatas 243. 286, Fig. 126 et Fig. 127. 331. 640.
—— sinuata 640.
—— villosa 640.
Diospyros virginiana 494. 497. 513.
Diphylleja 258. 259.
Diplasia 34.
Diplazium giganteum 325.
Diplothemium maritimum 375.
Dipsacus 58. 69. 308.
Distictis 591.
Dodecatheon 431.
Dolichos lignosus 368.
Doliocarpus 606. 623.
—— Rolandri 606.
Doodya 315.
Doronicum Pardalianches 55.
Dorstenia 111.
Draba 64.
—— aizoides 64.
—— hispanica 64.
Dracunculus 279. 451.
Dracaena 115. 132. 168. 436. 438. 637.
—— arborea 108.
—— Draco 108. 274.
—— marginata 636.
—— reflexa 108. 332. 376. 436. 636. 637, Fig. 241.
—— umbraculifera 108.
Dracaeneae 313. 314. 323. 369. 376. 436. 636. 638. 639. 641.
Drimys 152.
—— Winteri 108. 495. 501. 509. 542. 545. 546. 556.
Drosera 36. 106. 107. 389.
—— rotundifolia 389, Fig. 176.
Droseraceae 106. 107.
Dryandra 50.
Drybanalops aromatica 525.

E.

Ebenaceae 526.
Ecbalium 242. 259.
—— Elaterium 259.
Echenais nutans 157.
Echeveria 92.
—— pubescens 472. 513. 514.
—— pumila 89.

Echium fruticosum 112.
—— vulgare 112.
Echinops 541.
—— exaltatus 460. 461.
Echites 454. 593.
—— peltata 454.
Echinocactus 264. 322. 493. 514.
Edwardsia grandiflora 512.
Elais 276. 441.
Elegia nuda 35. 441.
Elaeagneae 59. 52. 67. 73.
Elaeagnus acuminata 169.
Elatine 223. 353.
—— Alsinastrum 227. 289. 312. 318. 353. 421.
—— hexandra 288.
—— Hydropiper 288.
Elodea 8. 59. 129. 242. 383. 385. 428. 429.
—— canadensis 70. 288. 289. 384. 386.
Elymus arenarius 38. 53. 81. 89. 423.
Encephalartos 33. 125. 147. 188. 426. 434. 440. 456. 627. 628. 629. 630. 631.
—— horridus 89. 630.
—— pungens 189, Fig. 78.
Enckea glaucescens 69.
—— media 497. 511. 518.
Ephedra 15. 38. 108. 148. 167. 168. 174. 175. 188. 312. 371. 411. 434. 436. 440. 473. 499. 507. 510. 513. 545.
—— altissima 35. 258.
—— campylopoda 15. 257. 258. 470.
—— distachya 81. 542.
—— helvetica 166, Fig. 59. 167, Fig. 60.
—— monostachya 35. 472. 510.
—— vulgaris 257.
Epidendron ciliare 75. 80. 81. 83. 84. 87. 373. 374. 427.
—— elongatum 239. 240.
Epilobium palustre 51.
—— roseum 70.
Epipactis 287. 413.
Epipogon 49. 385.
—— Gmelini 288.
Epiphegus americanus 264.
Epiphyllum truncatum 309.
Equisetum 18. 20. 25. 33. 39. 41. 43. 46. 50. 51. 59. 75. 76. 77. 129. 132. 148. 189. 223. 226. 246. 289. 290. 291. 312. 313. 326. 331. 334. 336. 337. 339. 340. 360. 365. 377. 378. 408. 409. 411. 412. 415. 419. 424. 429. 431. 432. 433. 434.
Equisetum arvense 129.
—— hiemale 19, Fig. 7. 33. 75, 76, Fig. 24. 77. 108. 109. 130. 434.
—— limosum 77. 129.
—— littorale 129.
—— palustre 129. 342, Fig. 149. 452.
—— pratense 129.
—— ramosissimum 129.
—— scirpoides 129.
—— silvaticum 129.
—— trachyodon 129.
—— Telmateja 19. 21, Fig. 9. 129.
—— variegatum 129.
Eranthemum pulchellum 112.
Eranthis 55.
Eria stellata 239. 240.
Erica 315. 316.
—— carnea 78.
—— Tetralix 78.
Ericaceae 174. 419.
Erigeron glabellus 461.
Eriobotrya japonica 333. 434.
Eriocauleae 435.
Eriocnema marmorata 270.
Eriophorum 34. 226. 228. 229.
Eryngium 224. 318. 424. 425. 465. 506.
—— aquaticum 315.
—— junceum 313.
—— maritimum 52.
—— pandanifolium 313.
—— planum 56. 141.
Erysimum canescens 64.
—— cheiranthoides 64.
Erythrina crista galli 249.
Erythroxylon grandifolium 508.
Ervum Lens 368.
Escallonia 56.
Eschscholtzia 450.
Euaizonia 113.
Eucalyptus 92. 216. 217. 333. 352. 438.
—— cordata 497. 498.
—— globulus 89. 352.
—— Gunnii 424. 427.
—— pulverulenta 89. 427.
Eucharis 146.
—— amazonica 314.
Eucomis 75. 79.
Eugenia 216. 438.
—— australis 217. 223. 494. 497. 499. 511.
Eulalia 90.
—— japonica 88.
Eupatorieae 461.
Eupatorium aromaticum 461.
—— verticillatum 56.
Euphorbia 91. 92. 199. 337. 368. 432. 447. 448. 452. 453. 454. 540.
—— antiquorum 563.
—— balsamifera 87.
Euphorbia Characias 454.
—— canariensis 88. 452.
—— Caput Medusae 79. 87. 203. 337. 452.
—— Cyparissias 194. 203. 453.
—— globosa 452.
—— helioscopia 178.
—— Lagascae 205. 454.
—— Lathyris 192. 193. 194. 203. 204. 254. 453, Fig. 190.
—— Myrsinites 205. 454.
—— ornithopus 87.
—— Peplus 454.
—— piscatoria 87.
—— resinifera Berg. 192. 194. 452.
—— rhipsaloides 440. 452.
—— silvatica 453.
—— splendens 200, Fig. 84. 203. 204. 207. 420. 452.
—— trigona 207.
—— xylophylloides 440.
Euphorbiaceae 141. 193. 194. 199. 201. 204. 207. 208. 295. 311. 368. 432. 454.
Eupteris 313.
Eustrephus 426.
Euxolus 259.
—— emarginatus 259.
—— lividus 259.
Evonymus 491.
—— europaeus 234. 494. 499. 504. 510. 512. 565. 578. 579.
—— latifolius 471. 494. 496. 499. 510. 512.
Excaecaria sebifera 194.
Exocarpus 48.
Exostemma floribundum 308. 309.

F.

Fabiana 316.
—— imbricata 315.
Fagopyrum 13. 414.
Fagraea 440.
—— auriculata 138.
—— lanceolata 596.
—— obovata 138.
Fagus 116. 118. 120. 178. 367. 419. 474. 491. 505. 518. 527. 539. 542. 547. 557. 564. 570. 574.
—— silvatica 147. 149. 180. 184. 496. 497. 526. 547. 555. 556. 563. 566.
Farsetia incana 64.
Ferula 464.
—— communis 263.
—— tingitana 86. 465.
Festuca elatior 53.
—— gigantea 54.
—— heterophylla 54.

Ficaria ranunculoides 132. 370 (vgl. Ranunculus).
Ficus 35. 48. 52. 54. 71. 192. 193. 200. 204. 207. 316. 392. 393. 394. 448. 454. 510. 511. 519. 539. 540.
—— australis 36. 39. 111.
—— bengalensis 36. 202.
—— carica 36. 111. 192. 203. 454.
—— Cooperi 57.
—— diversifolia 57. 392.
—— elastica 36. 39. 42 47, Fig. 18. 60. 75. 76. 80. 110, Fig. 44. 111. 180. 184. 447. 454. 499. 522. 544. 545.
—— eriobotryoides 57.
—— ferruginea 36.
—— Joannis 109.
—— laurifolia 36.
—— leucosticta 57.
—— lutescens 36.
—— montana 111.
—— neriifolia 57. 392.
—— Neumanni 36.
—— nymphaeifolia 36.
—— pectinata 36.
—— repens 454.
—— rubiginosa 494. 499.
—— salicifolia 36. 111.
—— Sycomorus 108. 140. 494. 497. 499. 500.
—— trachyphylla 108.
—— ulmifolia 36. 111.
Filices 18. 19. 22. 27. 41. 59. 66. 68. 70. 86. 93. 106. 114. 125. 126. 131. 140. 148. 160. 188. 190. 246. 289. 294. 310. 315. 316. 319. 324. 333. 355. 356. 357. 359. 361. 362. 365. 369. 377. 387. 388. 389. 405. 407. 409 415. 416. 421. 426. 427. 429. 430. 433. 442. 443. 547. 636. 641.
Flaveria contrajerva 461.
Flindersieae 217.
Foeniculum 321. 337. 367.
—— officinale 252, Fig. 100 et Fig. 101. 253. 464, Fig. 193.
Forskâhlea tenacissima 151.
Fourcroya gigantea 83.
Fraxinus 67. 167. 169. 174. 178. 419. 471. 486. 487. 496. 511. 518. 527. 531. 545. 556. 564 (vgl. Ornus).
—— excelsior 253. 480, Fig. 190, 200 et Fig. 201. 486. 494. 510. 526. 529. 555. 579.
—— Ornus 579.
Frenela 256.
—— rhomboidea 125.
Freycinetia 376.
—— nitida 376.
Fridericia 590.
Fritillaria 287. 330.
—— imperialis 336.
—— Meleagris 149.
Froelichia 259.
—— gracilis 608.
Fuchsia 39. 317. 391. 393. 432. 484.
—— globosa 55. 87. 494. 497. 499. 510. 512.
Fuirena 34.
Fumaria 367. 450.

G.

Gaertnera longifolia 596.
Galactites Duriaei 157.
—— tomentosa 157.
Galactodendron utile 194.
Galanthus 81. 89. 92. 146. 274.
Galega 65.
Galenia 608.
Galeopsis Tetrahit 70.
Galilea 34.
Galipea macrophylla 136.
—— officinalis 152. 153. 545. 553.
Galium 150. 254. 308. 320. 472.
—— Mollugo 56.
Geitonoplesium 426.
Genista 78.
Gentiana 33.
Geonoma 276.
Geranium macrorrhizum 56.
Ginkgo 15. 213. 255. 256. 257. 312. 395. 398. 456. 458. 567. 577. 582.
—— biloba 458.
Gladiolus imbricatus 425.
Glaucium 154. 195. 209. 450.
—— luteum 450. 541.
Glaziovia 589. 591. 606.
Glechoma hederacea 52.
Gleditschia 504. 510. 512. 524. 577.
—— ferox 419.
—— triacanthos 140. 149. 491. 497. 511. 517. 518. 564. 582.
Gleichenia 294. 357. 358.
—— dichotoma 358.
—— polypodioides 358.
—— vulcanica 357.
Gleicheniaceae 355.
Glyceria aquatica 228.
Glycine sinensis 544 (vgl. Wistaria).
Glycyrrhiza 553.
Glyptostrobus 257.
Gnaphalium 73.
—— citrinum 461.
Gnetaceae 246. 257. 440. 632. 633.
Gnetum 188. 258. 312. 313. 315. 318. 440. 510. 585. 606.
—— Gnemon 138. 258. 440.
—— scandens 603, Fig. 233.
Gnetum Thoa 138. 258. 440.
Goldfussia anisophylla 112.
Gomphrena 259.
—— decumbens 608.
—— globosa 608.
Gongora Jaenischii 239.
Goniophlebium 315.
Gossypium 210. 211.
Gramineae 20. 33. 34. 37. 41. 43. 48. 50. 52. 53. 54. 66. 74. 108. 125. 144. 148. 220. 224. 226. 274. 323. 328. 335. 337. 340. 373. 374. 403. 412. 415. 423. 425. 426. 427. 428. 431. 432. 435. 439.
Grevillea robusta 43.
Guajacum 149. 245. 486. 524. 525. 544. 545.
Guazuma ulmifolia 508.
Guizotia oleifera 308.
Gundelia Tournefortii 195. 242.
Gunnera 62. 69. 353. 370. 412.
—— scabra 353.
Gunneraceae 261.
Gymnema silvestre 593.
Gymnocladus 511. 517. 527.
—— canadensis 504. 512. 555.
Gymnogramme 106.
—— calomelanos 105.
—— Martensii 105.
—— sulphurea 105.
—— tartarea 105, Fig. 43.
Gymnospermae 14. 15. 24. 115. 188. 235. 253. 312. 332. 334. 335. 338. 370. 371. 401. 415. 426. 440. 487. 530. 535. 548. 569. 573. 582. 626. 628. 631.
Gypsophila altissima 435. 514. 558.

H.

Haemanthus coccineus 314.
Haemodoraceae 10.
Haematoxylon 148. 502. 524.
Hakea 108. 123. 424. 438. 565.
—— Baxteri 83.
—— Candolleana 83.
—— ceratophylla 38. 41. 43. 81. 83. 137. 317.
—— florida 563.
—— nitida 137.
—— saligna 38. 41. 43. 71. 137.
—— suaveolens 497. 498. 510. 511.
Halimodendron 442.
Halimus 610. 611.
Haloxylon 610. 611.
—— ammodendron 608.
Hamamelis 484. 497. 504. 564.
—— virginiana 149. 481. 496.
Hamelia chrysantha 308.

Haplolophium 591. 606.
Hartwegia comosa 241.
Haucornia 193.
Haworthia 155.
Hechtia 39. 427.
—— planifolia 67.
—— stenopetala 67.
Hedera 50. 215. 415. 420. 465. 499.
—— Helix 212, Fig. 85. 369. 465. 494. 499. 510. 511. 520.
—— Regnoriana 579.
Hedychium 178. 277. 287.
Hedysarum cononarium 368.
Helenium autumnale 56.
Heleocharis 226.
—— palustris 228. 229.
Helianthus 65. 112. 414. 429. 541.
—— annuus 13. 100. 213. 431. 432. 460. 461. 462.
—— grosseserratus 109.
—— macrophyllus 112.
—— trachelifolius 109. 112.
—— tuberosus 109. 112. 462.
Heliconia 92. 136. 336. 427.
—— Bihai 452.
—— farinosa 41. 42. 88. 314.
—— pulverulenta 452.
—— speciosa 452.
Helosideae 134.
Helosis 400.
Heliopsis laevis 109. 112.
Helleborus 41. 79.
—— foetidus 40. 74. 75. 81.
—— niger 39. 56. 75. 79.
—— viridis 79.
Hemerocallis 333.
—— fulva 424.
Hemitelia capensis 68. 302. 305.
Heracleum 321. 464.
—— flavescens 56.
—— Sphondylium 464.
Heritiera Fomes 583.
Herminiera 496. 502. 514.
——elaphroxylon145.147.455. 515.
Herminium Monorchis 49.
Hertia crassifolia 249.
Heterocentron 446.
—— subtriplinervium 270.
Heteropsis 218. 233. 451.
—— ovata 376.
Heuchera 55.
Hevea 193.
—— elastica 194.
—— guyanensis 194.
Hibiscus cannabinus 140.
—— Rosa sinensis 494. 512.
—— syriacus 553.
Hieracium 56. 59. 68. 242. 448. 472.
—— aurantiacum 60.
—— denticulatum 56.
—— piliferum 63, Fig. 21 C.
—— pilosella 56. 65.
—— sabaudum 56.
—— vulgatum 174.
Hippocrateaceae 604.
Hippomane Mancinella 454.
Hippophae 495.
—— rhamnoides 171. 495.
Hippuris 8. 9. 54. 56. 67. 68. 97. 101. 129. 223. 227. 288. 353. 354. 369. 421.
—— vulgaris 9, Fig. 1.
Hirtella silicea 525.
Hohenbergia strobilacea 428.
Holcus mollis 54.
Homalonema 279. 459. 460.
—— caerulescens 241.
—— Porteanum 459.
—— rubescens 459.
—— Wendlandii 459.
Hordeum 374. 428.
—— murinum 53.
—— vulgare 10.
Hottonia 49. 52. 53. 223. 288. 353. 354. 421. 431. 527.
—— palustris 56.
Houstonia coccinea 308.
Hoya 208. 448. 501.
—— carnosa 81. 85. 87. 133. 134. 147. 203. 241. 454.
Humulus 95. 99. 100. 104. 109. 111. 308. 409. 454.
—— Lupulus 65. 68. 101, Fig. 40. 354. 310.
Hura crepitans 194. 454.
Hyacinthus 41. 42. 333. 430.
—— orientalis 37, Fig. 10. 39. 46, Fig. 17. 75, Fig. 23. 146. 424.
Hydrangea hortensis 484. 494. 499. 511.
Hydrilla 383. 430.
—— verticillata 288. 384.
Hydrilleae 13. 32. 70. 288. 312. 384.
Hydrocharis 10. 315. 316. 340. 430.
—— Morsus Ranae 286.
Hydrocharideae 223. 286.
Hydrocleis 386.
——Humboldtii 129. 173. 366. 459.
Hydrocotyle vulgaris 129. 252. 253. 464.
Hydrophylleae 64.
Hydropterides 294. 429. 442.
Hymenophylleae 32. 67. 295. 324. 355. 442. 444.
Hymenophyllum 294.
Hyospathe 276.
Hypericum 211. 219.
—— balearicum 218.
—— calycinum 218.
—— canariense 218.
—— hircinum 218.
Hypericum perforatum 218.
—— quadrangulum 253.
Hypochaeris radicata 436.
Hypolaena 441.
Hypolepis 295. 422.
Hypolytrum 34.
Hypoxideae 11.

I. (vgl. auch J.)

Iberis 257. 432.
—— amara 247, Fig. 92 et Fig. 93. 248. 320.
Ilex 52. 74. 84. 123. 335. 419. 551.
—— aquifolium 79. 81. 82, Fig. 26. 83. 223. 428. 441. 485. 510.
—— ovata 428.
—— paraguayensis 71.
Impatiens 150. 246. 507.
—— Balsamina 247. 248.
Imperatoria 464. 465.
—— Ostruthium 464.
Inula Helenium 512. 541.
—— montana 461.
Ipomaea Purga 158. 624.
—— purpurea 624.
—— Turpethum 625.
Iriartea 27. 243. 376. 377.
—— exorrhiza 376.
—— praemorsa 376.
Iriarteae 436.
Irideae 11. 149. 424. 425. 435.
Iris 37. 39. 41. 42. 50. 86. 145. 148. 373.
—— germanica 89. 352. 403. 425.
—— Monnieri 371.
—— pallida 89.
—— pseudacorus 224. 226. 227.
Isoëtes 16. 53. 223. 227. 229. 236. 237. 243. 289. 291. 313. 327. 348. 351. 361. 379. 380. 423. 430. 434. 641.
—— Durieui 351. 642. 643.
—— Engelmanni 351.
—— Hystrix 423. 642.
—— lacustris 157. 642. 643.
Isonandra 154.
—— Gutta 158.
Isotoma 449.

J.

Jasminum 67. 551.
—— fruticans 87. 248. 545.
—— officinale 81.
—— revolutum 540.
Jatropha Manihot 484. 494. 496. 497. 517.
—— napaeifolia 64.
—— urens 64.
Jacquinia ruscifolia 434.
Jochroma coccineum 150.
—— Warszewicii 150.

Jubaea spectabilis 276.
Juglans 50. 175. 184. 504. 520. 543.
—— cinerea 563.
—— regia 149. 494. 510. 543. 544. 545. 546. 555. 579.
Juncaceae 10. 340 424. 431. 435.
Juncagineae 10.
Juncus 222. 226. 228. 433.
—— bufonius 435.
—— effusus 43. 226. 228. 425.
—— glaucus 228. 425.
—— lamprocarpus 43.
—— paniculatus 435.
Juniperus 188. 251. 256. 320. 395. 456. 457. 487. 560. 567. 568.
—— communis 168. 171, Fig. 62 et Fig. 63. 397, Fig. 184. 398. 426. 457. 482. 504. 509, Fig. 209. 537, Fig. 211.
—— excelsa 508.
—— macrocarpa 398.
—— nana 256, Fig. 108. 426.
—— oblonga 398.
—— oxycedrus 14, Fig. 6. 398.
—— sabina 398.
—— virginiana 504.
Jurinea alata 157.
Jussiaea 2. 222. 223. 227.
—— grandiflora 222.
—— helminthorrhiza 222.
—— natans 222.
—— repens 222.
Justicia carnea 111. 312. 484. 494. 499.
—— paniculata 112.
—— purpurascens 112.

K.

Kaulfussia 39. 48. 58.
Kerria 87. 88. 92. 510.
—— japonica 81. 147. 517. 545.
Kleinia ficoides 89. 461.
—— neriifolia 81.
Klopstockia 35. 87. 88. 423. 441.
—— cerifera 67. 81. 87. 88. 91, Fig. 30.
Knautia 308.
Koeleria cristata 53.
Koelreuteria 504. 555.
Kunthia 276.
Kyllingia 34.

L.

Labiatae 40. 43. 59. 65. 66. 100. 104. 126. 143. 220. 224. 254. 308. 420.
Lactuca 192. 242. 448.
—— virosa 193. 198, Fig. 82. 431. 448.
Ladenbergia 154. 156.
Ladenbergia globosa 544.
—— magnifolia 544.
Lagenaria 242. 368.
—— vulgaris 180. 181, Fig. 66 et Fig. 67. 182. 184. 185, Fig. 72 et Fig. 73.
Lagoecia 465.
Lamium album 100. 127.
—— purpureum 70.
Lampsana communis 462.
Langsdorffia 134. 401.
Lantana 583.
Lapageria 315.
Lappa 157. 462.
—— communis 157.
—— grandiflora 462.
Larix 117. 135. 188. 456. 458. 491. 492. 504. 505. 508. 510. 575.
—— europaea 395. 506. 510. 544. 559. 568.
Lasia 451.
—— ferox 279.
Lasiandra 68.
—— Hoibrenkii 268.
—— macrantha 270.
—— Maximiliani 270.
Lathraea 52.
—— clandestina 49.
—— squamaria 49.
Lathyrus 246.
—— aphaca 247. 250 266. 308. 320.
—— latifolius 308.
—— Nissolia 249. 308.
—— odoratus 249.
—— pseudaphaca 250. 251, Fig. 98 et Fig. 99. 266.
—— purpureus 249.
—— sativus 368.
—— silvestris 308.
Landolphia 193.
Lauraceae 142. 143. 150. 151. 152. 315.
Laurus 74. 152. 434 (vgl. Cinnamomum, Camphora etc.)
—— Camphora 513. 517.
—— Cinnamomum 145.
—— nobilis 81. 484. 511. 513. 555.
—— Sassafras 81. 544. 545.
Laurocerasus 102.
Lavandula 59.
—— elegans 65.
—— multifida 100.
—— Stoechas 65.
—— vera 65.
Ledum palustre 97.
Leguminosae 161. 172. 310. 485. 496. 497. 498. 502. 522. 527. 567. 579. 585. 600. 604. 606.
Lemna 59. 149. 223. 225. 385. 386. 428. 430.
—— minor 428.
Lemna valdiviana 385.
Lemnaceae 149. 385.
Lennoaceae 49. 384.
Leontice 259.
Leontodon hastilis 68.
—— incanus 68.
Leopoldinia 276. 436.
Lepanthes cochlearifolia 427.
Lepidium sativum 247. 248.
Lepidocaryum 436.
Lepidoceras 48.
Lepismium paradoxum 87.
—— radicans 271.
Leucojum 146. 274. 340.
Leucoplocus 441.
Libocedrus 256.
Ligustrum 419.
—— vulgare 496. 499. 504. 512. 579.
Liliaceae 10. 146. 149. 226. 323. 435.
Lilium 41. 287.
—— aurantiacum 149.
—— bulbiferum 38. 49. 426.
—— candidum 38. 39. 75. 149.
—— Martagon 38. 149. 371.
Limnanthemum 137. 228. 231. 234. 439.
—— nymphoides 222. 227. 232.
Limnocharis 10.
Linaria 432.
Linum 140. 429.
—— catharticum 51.
—— usitatissimum 43. 138.
Liquidambar 121. 508. 578.
—— styraciflua 508. 565.
Liriodendron 152. 309. 419. 484. 496. 510.
—— tulipifera 249. 501.
Listera ovata 70.
Lithospermum officinale 109. 112.
Loasa 64. 65.
—— bryoniaefolia 64.
Loaseae 59. 64. 72.
Lobelia 193. 337. 432. 540.
—— Dortmanna 224. 424. 425.
—— inflata 449.
—— laxiflora 196. 449.
—— syphilitica 129. 195. 449. 472.
—— urens 449.
Lobeliaceae 195. 449.
Logania floribunda 596.
—— longifolia 596.
Loganiaceae 596.
Lomaria 296.
—— attenuata 113.
Lomatia 438.
—— longifolia 43. 75. 83.
Lonicera 254. 568. 576.
—— Caprifolium 138. 548. 562.
—— fragrantissima 419.
—— implexa 89.
—— italica 576.

Lonicera periclymenum 576.
—— tatarica 149. 545.
—— xylosteum 321.
Lophophytum 134. 400.
Lophanthus 100.
Loranthus 48.
Loranthaceae 311.
Loxsoma 295.
Luffa 368.
Lundia 591.
Lupinus 246. 247. 320.
—— Lehmanni 248. 249, Fig. 94 et 95.
—— luteus 247. 248.
—— varius 368.
Luzula albida 226.
—— maxima 43. 226. 227.
Lühea grandifolia 508.
Lychnis viscaria 95. 96.
Lycium 568.
—— barbarum 568.
Lycopersicum 404. 415. 416.
Lycopodium 15. 16. 24. 128. 171. 189. 190. 211. 213. 289. 291. 293. 294. 313. 326. 327. 357. 360. 361. 362. 379. 380. 408. 417. 430. 446.
—— alopecuroides 455.
—— alpinum 363. 364. 446.
—— annotinum 190. 363. 364. 456.
—— Chamaecyparissus 363, Fig. 162. 446.
—— clavatum 190. 363. 364. 446.
—— complanatum 363.
—— inundatum 363. 364. 455.
—— pinifolium 74.
—— Selago 363. 446.
Lycopus exaltatus 56.
Lysimachia 142. 152. 153. 211. 214. 216. 219.
—— Ephemerum 210. 211. 214. 219.
—— nummularia 369.
—— punctata 213. 219.
—— vulgaris 219.
Lythrarieae 149.

M.

Macleya 154. 195. 209.
—— cordata 450.
Maclura 180. 200. 442. 540.
—— aurantiaca 192. 207. 545.
Maerua uniflora 606.
Magnolia 152. 419.
—— acuminata 484. 494. 501. 508. 510. 517.
—— grandiflora 108.
—— tripetala 484. 494. 501.
Magnoliaceae 152.
Mahonia 470. 510. 517. 554.
—— aquifolium 108. 169. 499. 517. 520. 522. 544. 545.
Mahonia Fortunei 428.
Malpighia 96. 391.
—— macrophylla 426.
—— urens 79.
Malpighiaceae 60. 64. 65. 102. 392. 585. 593. 594. 618. 620. 622. 623.
Malvaceae 59. 66. 150. 151. 420. 544.
Mamillaria 211. 216. 263. 264. 309. 322. 466. 492. 493. 514. 519. 550.
—— angularis 214. 216.
—— glochidiata 216.
—— Hystrix 216.
—— Zuccariniana 216.
Mammea 455.
—— americana 211. 465. 466.
Maranta 136. 221. 427.
—— bicolor 43.
—— compressa 135.
Marantaceae 149. 221. 224. 226.
Marattia 126. 128. 456. 460.
—— cicutaefolia 23.
—— Kaulfussii 125.
Marattiaceae 16. 23. 125. 160. 211. 213. 214. 300. 301. 330. 334. 355. 357. 359. 377. 379. 430. 443. 455.
Maravelia zeylanica 281.
Marginaria 315.
Marrubium 66.
Marsilia 33. 35. 49. 52. 160. 221. 225. 229. 294. 313. 357. 415. 443. 445.
—— aegyptiaca 53.
—— coromandeliana 443.
—— diffusa 53.
—— distorta 443.
—— Drummondii 53. 189. 357. 445.
—— Ernesti 53.
—— macra 53.
—— muscoides 443.
—— pubescens 53.
—— quadrifoliata 53. 445.
—— salvatrix 128. 445.
—— trichopoda 443.
Marsiliaceae 18. 19. 20. 189. 190. 223. 227. 324. 355. 359. 377. 407. 415. 442.
Martineza aculeata 275.
Matthiola arborescens 64.
Maurandia semperflorens 100.
Mauritia 276.
—— armata 176.
Maxillaria Harrisoniae 240.
—— squalens 314.
—— tricolor 239.
Medicago 309.
—— sativa 249. 368.
Medinilla 134. 544.
—— farinosa 68. 268. 270. 501. 564.
—— magnifica 268. 270.
—— Sieboldii 268. 270.
Melaleuca 216. 352. 438. 510. 571. 575.
—— hypericifolia 427.
—— imbricata 500.
—— linearifolia 424. 427.
—— styphelioides 117. 149. 562.
—— tetragona 424.
Melampyrum silvaticum 70.
Melanthaceae 435.
Melastoma cymosum 270. 563.
—— igneum 270.
—— malabathricum 68.
Melastomaceae 59. 66. 68. 116. 117. 149. 241. 258. 263. 266. 308. 352. 353. 407. 410. 432. 446. 472. 484. 550. 568. 602.
Melianthus major 420.
Melica nutans 54.
—— uniflora 54.
Melissa officinalis 99. 254.
Melloa 594.
—— populifolia 586, Fig. 226. 620.
Melocactus 493.
Menispermeae 470. 600. 604. 606. 633.
Menispermum 442. 542. 552. 553. 585. 605.
—— canadense 74. 411. 475. 501. 551. 606.
—— dauricum 249.
Mentha 53.
—— aquatica 360.
Menyantheae 223. 232.
Menyanthes 129. 251.
—— trifoliata 129.
Mercurialis 246. 317. 432. 454. 368.
—— ambigua 43.
—— annua 43. 70. 97. 102.
—— perennis 43. 255.
Mesembryanthemum 89. 123. 309. 317. 424. 425. 607. 608. 610. 611. 612. 613. 614.
Mesembryanthemum crystallinum 62. 68. 308. 309. 613.
—— imbricatum 308. 309.
—— incurvum 108.
—— lacerum 108.
—— Lehmanni 108.
—— stramineum 108. 163.
—— tigrinum 108.
—— virens 613.
—— vulpinum 108.
Mespilus germanica 117.
Metrosideros 352.
Miconia chrysoneura 270. 564.
—— purpurascens 268.

Microlepia 295. 355. 357.
Mida 48.
Milium effusum 54.
Mimosa 68.
—— pudica 333.
Mimoseae 222.
Mirabilis 145. 247. 279. 367. 608. 610. 611. 613. 616. 634.
—— Jalapa 247. 610. 614, Fig. 233 et Fig. 235. 615, Fig. 236.
—— longiflora 614.
Mitella 55.
Möhringia trinervia 51.
Molinia 435.
Molucella 66. 99.
Monocotyledoneae 10. 30. 33. 39. 50. 52. 115. 131. 135. 146. 149. 154. 160. 172. 178. 221. 227. 241. 246. 259. 273, Fig. 117. 287. 308. 312. 313. 314. 323. 327. 332. 333. 335. 336. 337. 338. 339. 340. 341. 352. 360. 365. 366. 369. 371. 373. 374. 377. 387. 388. 403. 407. 409. 412. 413. 419. 421. 424. 425. 426. 628. 432. 435. 437. 438. 439. 446. 632. 634. 636. 638.
Monotropa Hypopitys 49. 80.
Monstera 115. 233. 278. 316. 451.
—— Adansonii 376. 460.
—— deliciosa 233, Fig. 89.
—— surinamensis 376. 459.
Monsterineae 138. 223. 233. 278.
Moreae 192. 195.
Morus 111. 192. 200. 207. 511. 527. 540. 544.
—— alba 109. 140. 149. 485. 494. 497. 511. 512. 517. 518.
—— nigra 193. 208.
Mucuna 606.
Mühlenbeckia complexa 472. 510.
—— platyclados 424. 425.
Musa 88. 163. 172. 173. 178. 179. 192. 193. 195. 199. 224. 228. 229. 335. 336. 427. 438. 451.
—— Cavendishii 451.
—— Ensete 277.
—— ornata 90.
—— sapientum 43.
—— zebrina 451.
Musaceae 11. 143. 149. 153. 154. 160. 195. 208. 209. 277. 376. 451.
Muscari 146.
Musschia aurea 449.
Myoporeae 211. 219.
Myoporum 219.
—— parvifolium 219.
Myoporum tuberculatum 219.
Myoschilus 48.
Myrica 317.
—— cerifera 67. 91. 92.
Myriophyllum 13. 49. 52. 53. 148. 223. 225. 227. 230. 288. 312. 313. 318. 353. 369. 421.
—— spicatum 355.
Myrrhis 321. 322. 464. 506.
—— odorata 623.
Myrsine 142. 153. 211. 213. 214. 216.
—— africana 211. 219.
Myrtaceae 211. 216. 217. 221. 242. 352. 424. 425. 438.
Myrtus 216. 352.
—— communis 217.

N.

Nageia 312. 456.
Najas 49. 288. 289. 384. 386. 430.
Narcissus 146. 274.
—— pseudonarcissus 424.
Nasturtium 52.
—— amphibium 53.
Neea 612.
Negundo 551. 555.
Nelumbium 39. 147. 222. 223. 224. 227. 228. 229. 230. 263. 332. 336. 340.
—— speciosum 56. 172. 265, Fig. 112.
Neottia Nidus avis 49.
Nepenthes 89. 106. 107. 236. 237. 266. 267. 389. 390.
Nepeta Cataria 254.
Nephelaphyllum 59.
Nephrolepis 113. 294. 362.
—— acuminata 361.
—— exaltata 361.
—— pectinata 361.
—— ramosa 298.
—— rufescens 361.
—— tuberosa 361.
—— undulata 17.
Nerium 117. 118. 123. 137. 163. 167. 168. 169. 174. 175. 195. 200. 207. 208. 454. 484. 501. 510. 512. 542. 546. 547. 564.
—— Oleander 40. 81. 168. 192. 193. 194. 203. 424. 428. 494. 545. 563.
Neuropteris 313.
Nicandra physaloides 65. 148.
Nicotiana 150. 242.
Notholaena nivea 105.
Notobasis syriaca 157.
Nuphar 129. 225. 231. 340. 370. 430.
—— advena 231, Fig. 88.
—— luteum 173. 225. 232. 262. 368.
Nuphar pumilum 173. 232. 262. 263.
Nuytsia 48.
Nyctagineae 150. 607. 608. 610. 611. 613.
Nymphaea 59. 126. 127. 340.
—— alba 173. 262. 368.
—— caerulea 232.
—— gigantea 173.
—— odorata 232.
Nymphaeaceae 137. 138. 140. 223. 225. 227. 231. 232. 234. 258. 261. 262. 278. 368. 370. 412. 430. 439. 440.

O.

Obeliscaria columnaris 109. 112.
Oberonia myriantha 133.
Obione 73. 610.
—— portulacoides 67.
Octomeria 59. 75.
—— graminifolia 427.
Oenanthe crocata 512.
—— pimpinelloides 463.
Oenocarpus 276.
Oenothereae 150.
Olea 73. 434. 440.
—— emarginata 137.
—— europaea 50. 67. 137. 150. 174. 337. 347, Fig. 156. 440. 494. 512. 518. 544. 545.
—— fragrans 138. 440.
Oleaceae 59. 67.
Oncidium flexuosum 239. 240.
—— pulvinatum 239.
—— sanguineum 239.
—— sphacelatum 240.
—— sphegiferum 240. 374.
—— species 237, Fig. 90. 238, Fig. 91.
Onobrychis sativa 368.
Onoclea struthiopteris 125. 296. 297. 443.
Ononis spinosa 583.
Onopordon Acanthium 157. 174.
Onosma 109.
—— arenarium 109. 112.
—— stellulatum 109. 112.
Ophioglosseae 59. 114. 189. 295. 296. 330. 331. 334. 360. 379.
Ophioglossum pedunculosum 296. 316. 360.
—— vulgatum 125. 126. 296. 316. 319. 360.
Ophiopogoneae 11.
Ophrydeae 243. 331. 377.
Opoponax 465.
—— Chironium 263. 512.
Opuntia 87. 211. 214. 216. 322. 494. 514. 519.
—— peruviana 466.

Opuntia robusta 466.
Orchideae 11. 24. 27. 39. 80. 125. 129. 132. 133. 135. 142. 149. 166. 172. 237. 241. 274. 288. 314. 323. 328. 373. 374. 427. 428. 434. 435.
Orchis 41. 42. 79. 146. 150. 151. 446.
—— latifolia 39.
—— Morio 85.
Ornithogalum 146.
—— umbellatum 424.
Ornus 419. 494. 510. 579.
Orobanche 49. 263. 381. 400.
—— Rapum 264, Fig. 111.
Orobancheae 264.
Orobus vernus 368.
Oryza 374.
—— sativa 228.
Osbeckia canescens 68. 268. 269, Fig. 115. 270, Fig. 116.
Osmunda 104. 189. 331. 333. 360. 361. 377. 378. 445.
—— cinnamomea 57.
—— Claytoniana 57.
—— regalis 57. 71. 128. 290, Fig. 128—130. 359. 442, Fig. 188. 443. 445.
Osmundaceae 189. 246. 289. 290. 326. 330. 334. 360. 429.
Ostrya 484. 512. 563.
—— virginica 149. 497. 517.
Osyris 399.
Oxalis 211. 214. 216. 219.
—— carnosa 68.
—— fruticosa 424.
Oxybaphus 608. 613.

P.

Paeonia 41. 134.
—— Mutan 494.
Palmae 11. 32. 66. 67. 74. 79. 108. 132. 135. 137. 141. 144. 146. 176. 178. 243. 371. 374. 271. 273, Fig. 118. 310. 314. 328. 323. 334. 336. 373. 375. 376. 403. 408. 413. 427. 429. 434. 436. 437. 439. 440. 441. 636.
Panax crassifolium 465.
—— Lessonii 465.
Pandaneae 11. 27. 115. 243. 275. 278. 279. 332. 376. 403. 436. 439.
Pandanus 224. 226. 228. 229. 274. 328. 333. 335. 342. 376. 403. 425. 427. 436.
—— graminifolius 376.
—— javanicus 279.
—— odoratissimus 376.
—— pygmaeus 279. 314. 376.
Pancratium 146.
Panicum turgidum 88. 91. 148. 433. 435.
Papaver 54. 68. 195. 208. 259. 317. 391. 393. 421. 432. 436. 447. 450. 540.
—— orientale 56. 247. 393.
—— Rhoeas 541.
—— somniferum 56. 193.
Papaveraceae 195. 199. 208. 450. 541.
Papaya 203.
—— vulgaris 449.
Papayaceae 156. 157. 159. 195. 449. 493. 500. 502. 541.
Papilionaceae 14. 25. 44. 311. 368. 369. 414. 434. 567.
Papyrus 223. 224. 225. 228. 229. 275. 352. 425. 438.
Paragonia 590.
Paratropia 465.
—— macrophylla 465.
Parinarium senegalense 108.
Parietaria 111.
Paspalum spec. 374.
Passerina 315.
—— ericoides 35. 52. 426.
—— hirsuta 52. 426.
—— filiformis 52. 426. 434.
Passiflora 36. 96. 390. 392.
—— atrocaerulea 101.
—— suberosa 140.
—— Vespertilio 249. 320.
Pastinaca 463. 533.
—— sativa 367.
Paullinia 598. 599. 600. 601.
Paulownia 484. 490. 511. 512. 517.
Pecopteris 313.
Pedicularis 432.
Peixotoa 593.
Pelargonium 99.
—— roseum 141. 520.
—— zonale 65. 67. 94.
Pennisetum longistylum 435.
Peperomia 48. 468.
—— argyracea 35.
—— arifolia 35.
—— blanda 35.
—— galioides 35. 260.
—— incana 35. 38. 260.
—— magnoliifolia 35.
—— obtusifolia 35.
—— pellucida 35.
—— pereskiifolia 35. 38.
—— polystachya 35.
—— rubella 35.
—— variegata 260.
Pereskia aculeata 43.
Periploca 501. 511. 512. 524. 576.
—— graeca 447. 498.
Pernettya 419.
Persica vulgaris 579.
Persoonia myrtilloides 37.
Petasites niveus 461.
Petastoma 590.
Petraea 525.
—— volubilis 525.
Petroselinum sativum 367.
Petunia 150.
—— nyctaginiflora 148.
Peucedanum 264.
—— Oreoselinum 263.
Phalaenopsis grandiflora 233.
Phanerogamae 24. 294. 320. 323. 331. 365. 368. 408. 428. 429 432. 433. 641.
Pharbitis hispida 43. 158. 178. 624. 625. (vgl. Ipomoea).
Phaseolus 14. 246. 247. 356. 368. 369. 402. 409. 432. 489.
—— multiflorus 124, Fig. 46. 161. 251.
—— vulgaris 251.
Phegopteris 295. 296.
Phellandrium aquaticum 252.
Philadelphus 116. 121. 576.
—— coronarius 254. 495. 517. 567.
Philesia 48. 315.
—— buxifolia 48.
Philodendron 115. 213. 215. 278. 328. 437. 451. 459. 460.
—— cannaefolium 427. 459.
—— crinipes 459.
—— eximium 459.
—— hastatum 279. 459.
—— Imbe 180. 184. 375, Fig. 168. 435. 459, Fig. 192.
—— lacerum 459.
—— Melinoni 459.
—— micans 278. 376. 459.
—— pedatum 244.
—— pinnatifidum 459.
—— Rudgeanum 279. 435. 459.
—— Sellowianum 147. 459.
—— tripartitum 279. 459.
Philydrum 230.
Phlebodium 315.
Phleum Boehmeri 54.
Phlox 253.
Phoenix 135. 276. 371. 436.
Pholidota 135.
Phoradendron 400.
Phormium 50. 434. 438.
—— tenax 84. 108. 178. 336. 424.
Phragmites 226.
—— communis 53. 132.
Phryganocydia 590.
Phrynium 221.
—— setosum 314.
—— violaceum 277.
Phyllocladus 125. 312.
Phylloglossum 291. 348. 351. 380.
Physosiphon 59. 423. 427.
—— Loddigesii 427.
Physostegia virginiana 43. 56.
Physostemma 454.

Phytelephas 167.
Phyteuma Halleri 449.
—— spicata 449.
Phytocrene 176. 180. 184. 586. 591, 592, Fig. 227 et 228. 593. 606.
Phytolacca 150. 604. 606. 607. 611.
—— dioica 259. 611. 617.
Phytolacceae 607.
Picea excelsa 505. 508. 510.
Piddingtonia 449.
Pilea 150.
—— decora 111.
—— densiflora 111.
Pilostyles 400.
Pilularia 221. 231. 313. 357. 377. 445.
—— globulifera 231. 294. 295.
—— minuta 294. 295.
Pinguicula 67. 106. 107.
Pinus 15. 81. 128. 167. 169. 172. 215. 216. 256. 257. 320. 371. 414. 424. 425. 437. 455. 487. 495. 505. 506. 537. 569.
—— Abies 81.
—— Cembra 486.
—— halepensis 371.
—— Laricio 213. 395. 506. 575.
—— Larix 458.
—— nigricans 510. 559. 568. 574. 575.
—— Picea 458.
—— Pinaster 37, Fig. 11. 75. 82, Fig. 27. 395. 397, Fig. 185.
—— Pinea 256. 371.
—— Pumilio 75.
—— silvestris 52. 74. 117. 165. 166, Fig. 58. 167. 171. 213. 256. 257, Fig. 110. 371. 395. 396. 456. 457. 458. 475. 476, Fig. 195. 486. 490. 491. 495. 506. 508, Fig. 208. 510. 517. 520. 528. 571. 572. 575.
—— strobus 52. 491. 525. 559. 568.
Piper 260. 583.
—— geniculatum 260.
—— nigrum 69.
—— rugosum 420.
Piperaceae 35. 69. 142. 152. 163. 258. 259. 260. 279. 407. 436. 470. 490. 494. 519. 532. 550. 552.
Piptatherum 435.
Pirus 120. 184. 419. 420. 485. 539. 544. 554.
—— communis 52. 75. 184. 486. 495. 510. 545. 548. 552.
—— Malus 86. 419. 571. 577. 579. 581. 582.
—— prunifolia 508.
—— torminalis 174.
Pisonia 320.
—— hirtella 616.
Pistacia Lentiscus 466. 545.
—— vera 466.
Pistia 148. 225. 230. 414. 430.
—— stratiotes 10, Fig. 2. 172.
Pisum 368. 369.
—— sativum 13, Fig. 5. 14. 368.
Pithecoctenium 590.
Pittosporeae 211. 403. 415. 466.
Pittosporum 215. 466.
—— Tobira 35. 213. 466. 494. 499. 541. 542.
—— undulatifolium 35. 542.
Plagiogyria biserrata 297.
Planera 317. 566.
Plantagineae 472.
Plantago 242. 246. 436.
Platanus 65. 66. 119. 141. 179. 308. 419. 510. 542. 545. 556. 563. 564. 471. 572. 579. 582.
—— acerifolia 504.
—— occidentalis 56. 118. 147. 251. 310. 419. 500.
Platycerium 67. 316. 318. 442.
—— alicorne 17. 298. 357. 444.
Platycodon grandiflorus 541.
Plectranthus 65. 66.
—— amboinensis 563.
—— fruticosus 63, Fig. 21 A. 99. 100.
Pleonotoma 586. 590, Fig. 225.
Pleroma macrantha 69.
Pleurothallideae 57. 59. 123. 125. 427.
Pleurothallis 59.
—— ruscifolia 427.
Plumbagineae 113. 114.
Plumbago 113. 260.
Plumiera 454.
—— alba 195.
Poa bulbosa 54.
—— compressa 54.
—— nemoralis 54.
Podocarpus 15. 125. 257. 371. 398. 424. 426. 456. 458.
—— Meyeriana 395. 396. 398.
—— Thunbergii 395.
Podophyllum 258. 259. 436.
Podostemmeae 385.
Pogostemon 66. 99.
—— Patschouli 94. 100, Fig. 38.
Pholidophyllum 42.
—— zonatum 33. 40, Fig. 12. 67. 75. 427. 435.
Polybotrya cervina 443.
—— Meyeriana 306. 307. 326. 443. 444.
Polygala Senega 585.
Polygaleae 606.
Polygonatum 421.
Polygoneae 104.
Polygonum 52.
—— amphibium 53.
Polygonum aviculare 51.
—— Fagopyrum 12, Fig. 4. 406, Fig. 186.
Polypodiaceae 17. 19. 125. 160. 189. 297. 355. 357. 429.
Polypodium 125. 299. 318. 359. 444.
—— alpestre 325.
—— altescandens 298.
—— areolatum 113.
—— aureum 17. 299.
—— aurisetum 298.
—— Brownianum 443.
—— cayennense 298.
—— conjugatum 295.
—— crassifolium 113.
—— fraxinifolium 299, Fig. 136. 357.
—— ireoides 377. 444.
—— Lingua 17. 39. 44. 45. 46. 62. 63, Fig. 21 E. 64. 65. 67. 357. 427. 442. 443. 444. 445.
—— meniscifolium 113.
—— morbillosum 113.
—— Phyllitidis 444.
—— phymatodes 17. 355.
—— pilloselloides 298.
—— punctulatum 17.
—— pustulatum 442. 444.
—— repens 113.
—— rupestre 17.
—— solidum 443.
—— sporadocarpum 113. 299. 443.
—— squamulosum 326.
—— tenellum 298.
—— vulgare 17. 190. 299. 356, Fig. 160. 357. 442. 443. 444.
—— Wallichii 295.
Pomaceae 149. 512. 518. 545. 563. 564.
Pontederia 223. 227. 228. 229. 230.
—— cordata 230. 275.
—— crassipes 225. 230.
Pontedericae 11.
Populus 50. 115. 149. 184. 510. 511. 517. 518. 539. 564. 582.
—— fastigiata 118.
—— italica 147.
—— monilifera 486. 507.
—— nigra 574.
—— pyramidalis 486. 487. 491. 494. 497. 498. 513. 544. 574.
—— tremula 507. 513. 574.
Porlieria 500. 510. 542. 546.
—— hygrometrica 494. 545.
Posidonia Caulini 227.
Potameae 10. 59. 148.
Potamogeton 49. 70. 129. 223. 225. 227. 242. 279. 289. 314. 315. 316. 382. 407. 412. 413. 423. 436. 441.
—— crispus 131. 285, Fig. 124

et Fig. 125. 383. 407. 408. 441.
Potamogeton densus 131. 383.
—— gramineus 131. 324. 383. 441.
—— lucens 84. 132. 242. 324. 366. 383. 386.
—— natans 114. 132. 180. 229. 242. 281, Fig 121. 282, Fig. 122. 324. 340. 382, Fig. 170. 383.
—— pectinatus 132. 242. 283, Fig. 123. 324. 383. 384, Fig. 171.
—— perfoliatus 382. 383. 441.
—— praelongus 132.
—— pusillus 132. 324. 383.
Portulaca oleracea 87. 247.
Potentilla aurea 51.
—— fruticosa 510.
—— Thuringiana 56.
Pothos 278. 316.
—— argyraea 43. 147.
—— crassinervia 42. 147.
—— Rumphii 233.
Pourouma guyanensis 69.
Primula 40. 416.
—— acaulis 55.
—— Auricula 28. 55. 105. 129. 231, Fig. 51. 132. 261. 262. 353. 368. 369, Fig. 164. 370. 412.
—— farinosa 105.
—— marginata 55. 105.
—— sinensis 55. 94. 95, Fig. 31—34. 99. 106. 129. 317. 390, Fig. 177 et Fig. 178. 391. 393. 432.
Primulaceae 13. 27. 432.
Prinos 419.
Proteaceae 37. 39. 40. 41. 43. 75. 83. 137. 236. 424. 425. 440. 511.
Protium 467.
Prumnopitys 398.
—— elegans 83.
Prunus 78. 96. 102. 116. 309. 432. 491. 554. 564. 566.
—— avium 249. 508. 545. 559. 577. 579.
—— cerasus 217. 579.
—— domestica 51. 494. 524. 582.
—— laurocerasus 96. 101. 102. 104. 392. 494. 498.
—— Mahaleb 51.
—— Padus 55. 78. 149. 545.
—— spinosa 508. 524.
Pseudolarix 458.
—— Kaempferi 458.
Pseudotsuga 458. 505.
Psilotum 24. 37. 85. 362. 446.
—— triquetrum 81.
Psoralea 99. 142. 316.
—— bituminosa 97. 315, Fig. 146. 387, Fig. 172 et 173.
—— hirta 97. 103, Fig. 42.
—— pinnata 97.
—— stricta 97.
—— verrucosa 97.
Ptelea trifoliata 149. 217.
Pteridophyten 16.
Pteris 125. 300. 422.
—— aquilina 17. 128, Fig. 48. 139, Fig. 54. 167. 168. 170, Fig. 61. 172. 174. 175. 189, Fig. 79. 190. 306. 307, Fig. 143. 326. 356. 357. 358, Fig. 161. 443. 445.
—— aurata 105.
—— aurita 295.
—— cretica 43.
—— elata v. Karsteniana 300.
—— flabellata 43. 44, Fig. 14.
—— gigantea 300.
—— hastata 20, Fig. 8.
—— Orizabae 300.
—— pinnata 443.
—— podophylla 300.
—— vespertilio 295.
Pterocarpus 523.
—— santalinus 148. 502.
Pterocarya 513. 553.
—— caucasica 508. 544.
Pulmonaria saccharata 109.
Punica 151. 486. 487. 499. 510. 512. 539. 542. 545. 546. 547. 552. 553.
—— Granatum 149. 486. 494. 499. 504. 546, Fig. 215. 556. 575.
Pupalia Schimperiana 608.
Pyrethrum 472.
—— inodorum 40.
—— Parthenium 461.
—— roseum 65.
Pyrostegia 591.

Q.

Quercus 66. 169. 178. 309. 320. 367. 407. 419. 432. 473. 491. 492. 496. 498. 505. 510. 531. 544. 545. 556.
—— Cerris 504.
—— occidentalis 565.
—— pedunculata 78. 140. 149. 311. 315. 316. 494. 498. 504. 511. 512. 518. 520. 522. 526. 527. 545. 556. 563. 565.
—— pseudosuber 572.
—— robur 179. 419.
—— Suber 116. 117. 118. 119. 120. 121. 555. 556. 563. 565. 572. 574. 577. 578. 579.
Quiina 151. 465.
Quillaja 145. 184. 544. 545.
—— Saponaria 149. 180.

R.

Rafflesiaceae 401.
Ranunculaceae 27. 144. 322. 337. 468.
Ranunculus 27. 52. 59. 336. 340. 410. 468.
—— aquatilis 33. 49. 53. 56. 70. 423.
—— divaricatus 33. 53. 56.
—— Ficaria 70. 131. 132.
—— fluitans 130, Fig. 49 et Fig. 50. 344. 345, Fig. 153. 367, Fig. 163. 381. 431.
—— lanuginosus 56.
—— repens 344, Fig. 152. 370, Fig. 165. 381. 438. 519.
—— sceleratus 52. 53.
Raphanus 367. 414. 432. 531. 532. 533. 534.
—— sativus 13.
Ravenala 277.
—— madagascariensis 452.
Reaumuria 114.
Renanthera coccinea 239. 434.
—— matutina 239.
Restiaceae 37. 435. 441.
Restio 441.
—— diffusus 41. 79. 93. 441.
—— fasciculatus 41.
—— incurvatus 441.
—— paniculatus 441.
—— tectorum 441.
Rhamnus 419. 564.
—— cathartica 51. 498. 510. 522. 524.
—— Frangula 51. 147. 494. 498. 513. 522. 544. 545. 552. 563. 579.
Rhapis 276. 388.
—— flabelliformis 275. 314. 341.
Rhaphidophora 278.
—— angustifolia 135. 376. 460.
—— pinnata 459.
Rhaponticum 157.
Rheedia 465.
—— lateriflora 153. 465.
Rheum 95. 126. 154. 533. 602.
—— Emodi 603.
—— officinale 602.
—— Rhaponticum 118. 532. 540.
—— undulatum 540.
Rhinanthaceae 397. 472. 514.
Rhinanthus 40.
Rhipsalideae 266. 271. 309. 322. 409. 470.
Rhizocarpeae 140. 325.
Rhizophora 137. 231. 234. 439.
Rhododendron 52. 99. 108. 419.
—— caucasicum 97.
—— ferrugineum 68. 97. 102, Fig. 41 A et B. 103.
—— hirsutum 97. 102, Fig. 41 C.

Rhododendron maximum 504.
Rhus 213. 215. 467. 527.
—— aromatica 466.
—— Coriaria 466.
—— Cotinus 419. 466. 508.
—— elegans 466.
—— glauca 466.
—— semialata 466. 467.
—— suaveolens 466.
—— Toxicodendron 466. 499.
—— typhina 149. 466. 467. 484. 498. 579.
—— villosa 466.
—— viminalis 466. 467.
—— virens 466.
Rhynchosia phaseoloides 606.
Rhynchospora 34.
—— alba 435.
Ribes 68. 69. 100. 498. 539. 542. 545. 546. 568. 575.
—— nigrum 68. 95. 100. 149. 512. 567, Fig. 220.
—— rubrum 249. 494. 498. 510.
—— triste 55.
Richardia 316. 340.
—— aethiopica 55. 279. 328.
—— africana 451.
Ricinus 102. 247. 368. 432. 454.
—— communis 89. 147. 247. 344. 346, Fig. 154 et 155. 469, Fig. 194.
Rivina 607.
—— aurantiaca 607.
—— brasiliensis 607.
Robinia 442. 491. 510. 512. 577. 582.
—— Pseudacacia 129. 140. 149. 161. 499. 504. 505. 511. 512. 518. 526. 564. 574. 579.
—— viscosa 96.
Rochea coccinea 56, Fig. 20. 57. 69. 394, Fig. 181 et Fig. 182.
—— falcata 68.
—— longifolia 68.
Roemeria 195. 450.
Rosa 61. 69. 71. 96. 419. 420. 441. 502.
—— canina 81. 510.
—— damascena 51.
Rosiflorae 161. 419.
Rosmarinus 335. 434. 512.
—— officinalis 65. 428. 511.
Rubia 128. 154. 254. 308. 320. 489. 532.
—— tinctorum 56.
Rubiaceae 308. 309. 471.
Rubus 321. 419.
—— caesius 69.
—— Hofmeisteri 69.
—— idaeus 69. 73. 499.
—— odoratus 576.
Rudbeckia speciosa 56.
Ruellia formosa 112.
—— livida 112.
—— maculata 254.
Rumex 95. 96. 126. 127. 623.
—— alismifolius 472.
—— crispus 598.
—— lunaria 472. 507. 514.
—— obtusifolius 75.
—— Patientia 75.
Ruppia 288.
Ruscus 313. 318.
—— aculeatus 81. 83. 108.
Russelia juncea 31. 254.
Ruta graveolens 42.
Rutaceae 211. 217. 218.

S.

Saccharum 92. 323. 413. 439.
—— officinarum 88, Fig. 28. 89. 109. 438.
Saccolabium Blumei 239.
Sacccloma 300.
—— adiantoides 300. 301, Fig. 137.
—— inaequale 300.
Sagittaria 10. 33. 52. 227. 228. 229. 340. 414.
—— indica 229.
—— lancifolia 229.
—— sagittifolia 53. 173. 221, Fig. 87 229. 458.
Salicornia 33. 48. 51. 236. 266. 308. 309. 316. 424. 518.
—— herbacea 425. 608.
Salisburia 188.
Salix 13. 78. 96. 102. 117. 118. 420. 510. 517. 518. 539. 544. 545. 562. 563. 565. 566.
—— acutifolia 494. 498.
—— alba 78. 119. 486.
—— amygdalina 78. 571. 574.
—— aurita 119. 147. 508.
—— bicolor 508.
—— caprea 119. 508.
—— cinerea 149. 499.
—— daphnoides 81.
—— fragilis 119. 552. 553. 579.
—— hippophaefolia 494. 513.
—— purpurea 119.
—— triandra 508.
—— viminalis 119.
Salsola 610. 612.
—— Kali 608.
Salvia 65. 68. 72. 73.
—— glutinosa 51.
Salvinia 17. 18. 19. 21. 37. 38. 41. 57. 223. 294. 324.
—— natans 40. 42.
—— rotundifolia 294.
Sambucus 51. 126. 127. 154. 155. 156. 160. 308. 420. 471. 496. 539. 547.
—— Ebulus 155. 309, Fig. 144.
—— nigra 41. 42. 120. 145. 149. 155. 156. 255. 419. 477, Fig. 196 et Fig. 197. 494. 499. 504. 510. 513. 517. 529. 544. 545. 562. 568. 577. 579.
Sambucus racemosa 494. 499. 510. 513.
Sanguinaria 154. 195. 203. 209. 450.
Santalaceae 399.
Santalum 399.
—— album 48.
Santolina Chamaecyparissus 461.
Sanseviera guineensis 125.
—— zeylanica 81.
Sapindaceae 78. 585. 598. 600. 601. 606. 625.
Sapotaceae 154. 158.
Sarcanthus rostratus 75. 239.
Sarcopodium Lobbii 238. 239.
Sarothamnus 497. 567.
—— scoparius 248. 498. 522.
Sarracenia 73. 106.
Satureja 100.
—— variegata 254. 320.
Saurureae 223. 436 438.
Saururus 344. 438.
—— cernuus 164, Fig. 57. 249.
Saxifraga 54. 57. 75. 114. 393. 394.
—— Aizoon 57. 392.
—— caesia 57. 113.
—— cuscutaeformis 55.
—— crustata 114
—— Cymbalaria 34.
—— elatior 392.
—— longifolia 57.
—— oppositifolia 57. 113.
—— orientalis 55.
—— punctata 55.
—— retusa 57. 113.
—— Rocheliana 57.
—— sarmentosa 34. 50.
Saxegothea 15. 257. 456.
Scabiosa 308.
Schinus Molle 466.
Schismatoglottis 459.
Schizaea 294. 295. 358.
—— pectinata 358.
Schizaeaceae 295. 296. 355. 357.
Schoenus 34.
Sciadopitys 138. 140. 312. 395. 398. 440. 456. 505. 506.
Scilla 146.
—— maritima 145.
Scindapsus 278. 451.
—— pictus 376.
Scirpus 34. 37. 43. 132. 221. 288. 289.
—— Holoschoenus 425.
—— lacustris 109. 222. 224. 225. 226. 228. 229. 276. 425. 438.
—— maritimus 226. 227.
—— mucronatus 109.
—— palustris 275. 425.
—— silvaticus 227.

Scitamineae 41. 90. 129. 136. 230. 276. 277. 314. 333. 427. 432.
Scolopendrium 430.
—— vulgare 357. 426. 444.
Scolymus 143. 462.
—— grandiflorus 462.
Scopolina atropoides 150. 248.
Scorzonera 242. 448.
—— hispanica 198, Fig. 83. 449. 489. 532. 533. 540.
Scybalium 400.
Seaforthia elegans 371.
Secale 57. 373. 374. 423.
—— cereale 89.
Securidaca 604. 606.
—— volubilis 606. 618.
Sedum 103. 331. 377. 472.
—— Fabaria 625.
—— maximum 513.
—— populifolium 513.
—— purpurascens 44, Fig. 15.
—— reflexum 513.
—— spurium 34.
—— Telephium 243. 331. 625.
—— ternatum 145. 513.
Selaginella 16. 23. 85. 190. 223. 289. 292. 313. 380. 326. 327. 355. 356. 359. 360. 362. 379. 430. 446.
—— arborescens 23.
—— denticulata 42.
—— inaequalifolia 81. 293, Fig. 131.
—— Kraussiana 17. 18. 327. 379. 380.
—— Lyallii 23.
—— Martensii 17. 18. 81. 327. 380.
—— Pervillei 23.
—— rupestris 446.
—— spinulosa 357. 362. 446.
—— Wallichii 23.
Sempervivum 316. 318.
—— arboreum 472. 513.
—— calcareum 87. 108.
—— glaucum 88.
—— tectorum 87. 88.
Senecio vulgaris 56. 461.
Senecioneae 461. 462.
Sequoja 15. 257. 415
—— gigantea 188, Fig. 77.
—— sempervirens 125. 426.
Sequojeae 456.
Serjania 598, Fig. 230 et Fig. 231. 600.
—— caracasana 598, Fig. 232.
—— mexicana 599.
Serratula 157.
—— centauroides 461. 462.
Seseli 506.
Sesuvium 607.
Sheperdia 67.
—— canadensis 496.
Sida 137.
—— retusa 139. 140.
Sideroxylon 154.
—— mastichodendron 158.
Silaus 332.
—— pratensis 263. 269. 322.
—— tenuifolius 264.
Silene 247. 254.
—— catholica 436.
—— inflata 42.
—— italica 435. 472.
—— nemoralis 96.
Sileneae 95. 96. 100.
Silphium 127.
—— conjunctum 126.
—— connatum 109.
Silybum marianum 157. 460. 461.
Simaruba 556.
—— officinalis 544. 545. 553.
Simarubeae 211. 217. 467.
Sinapis 64.
Siphocampylus manettiaeflorus 447. 449.
—— microstoma 449.
Siphonia elastica 194.
Sison Amomum 464.
Skimmia 217.
Smilaceae 313. 315. 435.
Smilax 61. 69. 132. 315. 316. 317. 373. 374.
Smyrnium 465.
—— Olusatrum 464.
—— perfoliatum 56.
Sobralia 240.
—— decora 239. 240.
Solaneae 44. 73. 126. 145. 149. 150. 352. 420.
Solanum 58. 59. 61. 68. 69. 146.
—— argenteum 67.
—— Dulcamara 150. 242. 352. 494. 520. 563. 564. 576.
—— marginatum 66.
—— tuberosum 49. 51. 65. 150. 178. 242. 352. 404. 432.
—— verbascifolium 66.
Soldanella 431.
—— Clusii 55.
Solidago 320. 361.
—— laevigata 213.
—— limonifolia 461. 462.
Sollya heterophylla 466.
Sonchus 242. 448.
—— pinnatus 541.
Sonerila margaritacea 268. 270.
Sophora 527.
—— japonica 80. 87. 494. 497. 498. 511. 512. 517. 522. 551. 574.
Sorbus 507.
—— Aria 545.
—— aucuparia 119. 419. 486. 495. 524. 561, Fig. 216—218.
—— torminalis 507.
Sorghum 88. 90. 374.
Sparganium 11. 149. 224. 226. 227. 276. 425. 434.
—— ramosum 75. 222. 341.
Sparmannia 544.
—— africana 510. 529. 543, Fig. 214. 545. 553.
Spartium monospermum 434.
—— scoparium 494.
Spathiphyllum 233. 279.
—— lancaefolium 233.
Spergula 254.
—— arvensis 247. 320.
Sphenopteris 313.
Spilanthes fusca 462.
Spinacia 367.
Spiraea 568.
—— chamaedrifolia 498. 499.
—— opulifolia 149. 510.
—— salicifolia 499. 500.
—— ulmifolia 539. 544. 552. 553.
Spirodela 149.
—— polyrrhiza 385. 386.
Spironema fragrans 281.
Spondias cytherea 466. 467.
Spreckelia 146.
Stachys 65. 73.
—— angustifolia 254, Fig. 104 et Fig. 105.
—— silvatica 369.
Stangeria 312. 318. 456. 629.
Stanhopea 43. 135. 237. 240. 312. 314. 373.
Stapelia 192. 204. 454.
Staphylea 484.
—— pinnata 48. 70. 145. 495. 510. 517. 563. 564.
Statice 114. 260. 425.
—— alata 113.
—— latifolia 113. 427.
—— monopetala 113. 138. 317. 424.
—— purpurascens 113.
—— purpurea 424. 427.
—— scoparia 113.
Stelis 59. 427.
Stellatae 309.
Stenocarpus sinuatus 427.
Sterculiaceae 150.
Stigmaphyllum 392. 593.
—— ciliatum 102. 621.
—— cristatum 102.
Stipa pennata 52. 53.
Stizophyllum 590.
Stratiotes 10.
—— aloides 10. 172. 284. 286. 429.
Strelitzia 91. 92. 115. 178. 228. 376. 427. 428. 452.
—— ovata 41. 42. 88. 90, Fig. 29. 91. 132.
—— reginae 227.
Struthiopteris 325.
Strychnos 28. 242. 332. 352.

585. 594. 595. 596, Fig. 229. 597. 609. 612.
Strychnos brachiata 594. 595. 596.
—— colubrina 594.
—— innocua 594. 596.
—— multiflora 594.
—— nux vomica 594. 595. 596.
—— toxifera 594. 595. 596.
Succisa 308.
Sumbul 623.
Syagrus 276.
Sykesia 596.
Symphoricarpus vulgaris 419.
Symphytum 150.
—— officinale 533.
Synanthereae 112.
Syngonium 279. 451.
Syringa 67. 100. 487. 498. 545. 564.
—— Josikaea 494. 517.
—— persica 519.
—— vulgaris 419. 420. 486. 494. 496. 498. 499. 504. 512. 517.

T.

Tabernaemontana 454.
Taccaceae 11. 313.
Taeniopteris 313.
Tagetes 152. 432. 455.
—— erecta 367.
—— lucida 254.
—— patula 129. 210. 213. 431. 460. 461. 462. 541.
—— signata 254.
Tamarix 114. 169. 512.
—— gallica 141. 485. 494. 499. 511. 512.
—— indica 579.
Tamus 286. 287. 435. 636. 640.
—— communis 335.
—— elephantipes 120. 121.
Tanacetum Meyerianum 65.
—— vulgare 461.
Tanaecium 590.
Taraxacum 226. 242. 448. 489. 519. 532. 540.
Tasmannia aromatica 509.
Taxineae 108. 148. 371. 456. 458. 495. 536. 542. 545.
Taxodium 256.
—— sempervirens 395.
Taxus 15. 125. 144. 257. 312. 320. 366. 371. 395. 398. 407. 415. 435. 456. 489. 490. 510.
—— baccata 81. 83. 87. 504. 509. 571.
Tecoma radicans 254. 576. 597.
Tectona grandis 109. 169. 499. 500. 511. 525.
Teucrium 73.
Terebinthaceae 455. 541.
Testudinaria 636. 640. 641.
—— elephantipes 116 (vgl. Tamus).
Tetragonella 608.
Tetragonia 607.
—— expansa 68.
—— echinata 68.
Tetragonieae 607. 608.
Tetrapterys 593.
Tetrazygia angustifolia 66.
—— dissoluta 66.
—— elaeagnoides 66.
Thalia 136. 221. 228. 229.
—— dealbata 227. 228. 229.
Thalictrum 259. 336. 421. 436. 527.
—— aquilegifolium 334.
—— flavum 334.
Thamnochortus 441.
Theophrasta ornata 434.
Thesium 48. 399.
Thinouia 598. 600. 601. 606.
Thryallis 65.
Thuja 15. 52. 371. 395. 398. 456. 457. 487. 489. 567. 568.
—— gigantea 256. 396. 397. 398.
—— occidentalis 14. 87. 125. 256.
—— orientalis 87 (vgl. Biota).
—— plicata 256. 257, Fig. 109.
Thujopsis 395.
Thymus 65. 68. 100.
—— Serpyllum 43.
—— vulgaris 101, Fig. 39.
Tilia 116. 120. 151. 138. 174. 184. 332. 420. 485. 487. 491. 510. 513. 538. 539. 542. 544. 545. 547. 548. 552. 553. 554. 564.
—— argentea 538, Fig. 212. 552.
—— parvifolia 149. 481. 494. 498. 552.
Tiliaceae 150.
Tillandsia 427.
—— acaulis 275. 277.
—— usneoides 67.
Tithymalus 193. 453.
Tladiantha 259.
—— dubia 259.
Tmesipteris 362.
Toddalieae 217.
Todea 331. 377. 378. 445.
—— africana 291. 361. 444.
—— barbara 125.
—— hymenophylloides 291. 361. 443.
—— rivularis 57.
Tommasinia verticillaris 56.
Tontelea 604. 606.
Tornelia 115. 233.
—— fragrans 135. 366. 376.
Torreya 33. 125. 395. 510.
—— grandis 257.
—— nucifera 125.
Tournefortia 593.
Tradescantia 42. 65. 412. 427.
—— albiflora 279. 280, Fig. 119 et Fig. 120. 281. 323. 328. 340. 407.
Tradescantia crassula 33.
—— discolor 71.
—— Lyonii 340.
—— virginiana 281. 323. 328. 373. 374.
—— zebrina 35. 281. 328. 340.
Tragopogon 242. 448. 449.
Trapa 223. 225. 230. 352. 353. 354. 421.
—— natans 135. 288.
Trevirania longifolia 254.
Trianthema 608.
Trichomanes 135. 357. 357. 377. 443.
—— elegans 358.
—— pinnatum 358.
—— radicans 357.
Trichotosia ferox 239.
Trientalis 242. 431. 436.
Trifolium 25. 315. 317.
Triglochin maritimum 366.
Trigonella 368.
Trigonidium Egertonianum 240.
Triodia 54.
—— decumbens 54.
Triteleia 155.
Triticum 57. 373. 374. 432.
—— caninum 54.
—— repens 53. 132.
—— vulgare 10. 423.
Tritonia deusta 425.
Trochodendron aralioides 509.
Trollius europaeus 52.
Tropaeolum 54. 246. 309. 317. 391. 393. 489. 507.
—— Lobbianum 55, Fig. 19. 56.
—— majus 56. 89. 247. 249. 368. 391, Fig. 179.
Tsuga 456. 458.
—— canadensis 435. 505. 579.
—— Douglasii Carr. 456.
Typha 10. 149. 224. 226. 227. 276. 332. 425. 434. 435. 438.
Tulipa 49. 89. 92. 287.
—— Gesneriana 371. 373.
—— silvestris 149.
Tupa Feuillei 449.
—— Ghiesebrechtii 449.
—— salicifolia 449.
Tussilago Farfara 461. 462.
Tynanthus 590.
Tyrimnus leucographus 157.

U.

Ulex europaeus 498. 510. 512. 518.
Ulmus 108. 112. 113. 116. 150. 317. 544. 545. 563. 578.
—— campestris 56. 109. 149. 419. 486. 582.

Ulmus effusa 119. 120. 486. 574. 575.
—— montana 115.
—— suberosa 140. 485. 497. 511. 565.
Umbelliferae 50. 143. 211. 213. 215. 220. 224. 226. 252. 258. 263. 310. 321. 322. 332. 337. 367. 403. 415. 420. 434. 462. 463. 464. 465. 466. 506. 532. 540. 541. 550. 553.
Urania speciosa 452.
Urceola 193.
Urena 137.
—— sinuata 101. 140.
Urtica 64. 71. 111. 178. 246. 367. 489. 533.
—— dioica 109. 138. 488, Fig. 203. 489.
—— Dodartii 247. 254. 320.
—— excelsa 109.
—— lusitanica 109.
—— macrophylla 69. 111. 112, Fig. 45.
—— macrostachys 69.
Urticaceae 34. 59. 64. 69. 72. 108. 112. 150. 195. 454.
Urvillea 600. 601. 618.
—— laevis 601. 623.
Utricularia 65. 106. 107. 129. 223. 288. 385.
—— vulgaris 385. 421.

V.

Vaccinium Myrtillus 51. 508.
Vahea 193.
Valeriana 153. 308. 367. 368.
—— Phu 56.
—— sambucifolia 55.
Valerianella 308.
Vallisneria 385. 386.
—— spiralis 385.
Vanda 423.
—— furva 237. 238. 239. 240. 314. 388. 434.
Vanilla 81. 237.
—— aphylla 238.
—— planifolia 238.
Vasconcellea 505.
—— cauliflora 449.
—— microcarpa 449.
—— monoica 449. 544.
Venidium calendulaceum 461.
Veratrum album 227.
Verbascum 65. 73.
—— phlomoides 65.
Verbena maritima 484.
Verbenaceae 109.
Verbesina gigantea 66.
—— virginica 56.
Verhuellia 260. 288. 353.
Veronica incisa 253.
—— Lindleyana 427.
—— speciosa 333. 427.
Vernoniaceae 157.
Vernonia eminens 157.
—— flexuosa 157.
—— noveboracensis 157.
—— praealta 157.
Viburnum Avabaki 74.
—— Lantana 149. 419. 542.
—— lantanoides 564.
—— Opulus 51. 102. 117. 484. 542. 564.
—— Oxycoccos 149. 564.
—— Tinus 102. 104. 412.
Vicia Ervilia 368.
—— Faba 41. 51. 367. 368. 401.
—— sativa 101. 368.
—— segetalis 51.
—— sepium 101.
Victoria 132.
—— regia 57. 173.
Villarsia 229. 232.
—— parnassifolia 225.
Vinca 137. 195. 454. 540.
—— minor 203. 253.
Vincetoxicum officinale 532.
Viola 99. 104.
—— elatior 249. 308. 318. 320.
—— tricolor 51.
Virgilia 511.
—— lutea 149. 511. 563.
Viscum 74. 400. 498. 500. 542.
—— album 48. 81. 400. 510. 551.
Vitex incisa 508.
Vitis 69. 141. 148. 150. 169. 173. 174. 178. 179. 184. 246. 337. 367. 481. 483. 499. 500. 502. 512. 538. 544. 545. 547. 571. 575.
—— vinifera 89. 165. 180. 183, Fig. 69 et Fig. 70. 186, Fig. 74—76. 187. 247. 251. 320. 482. 494. 499. 510. 539, Fig. 213. 548. 576.

W.

Welwitschia 108. 148. 151. 168. 246. 258. 313. 337. 352. 388. 398. 424. 425. 434. 436. 438. 440. 634. 635.
—— mirabilis 140, Fig. 55. 314, Fig. 145. 347. 348, Fig. 157. 425, Fig. 187. 631.
Wigandia 64.
Willdenowia 441.
Widdringtonia 291.
—— cupressoides 458. 549.
—— juniperina 256.
Wintera 28. 494. 495.
Wintereae 505. 509.
Wistaria 606 (vgl. Glycine).
—— sinensis 576. 606.
Wolffia 149. 381. 385.
Woodwardia 296.

X.

Xanthochymus 465.
—— pictorius 153. 465.
Xanthorrhoea 273.
Xanthosia 513.
—— rotundifolia 464. 472.
Xanthosoma 451.
Xeranthemum cylindraceum 460. 462.
Xerotideae 11.
Xyris 340.

Y.

Yucca 274. 330. 438. 638. 639.
—— aloifolia 636. 638.
—— filamentosa 336. 423.

Z.

Zamia 350. 629.
—— furfuracea 371.
—— integrifolia 15. 426. 435.
—— longifolia 350 456.
—— muricata 371. 627.
Zanichellia 383. 384.
—— palustris 284. 288. 289.
Zanthoxyleae 217.
Zanthoxylon fraxineum 117. 118. 524.
Zea 57. 323. 374. 413. 414. 429. 432. 438. 439.
—— Mais 10. 11, Fig. 3. 39. 48. 164, Fig. 56 bis. 278. 314. 343, Fig. 150. 344, Fig. 151. 387. 388, Fig. 174 et Fig. 175.
Zingiberaceae 10. 115. 142. 149. 152. 227.
Zinnia elegans 461.
Zostera 227. 383. 384.
—— marina 284.
Zygopetalum Mackai 238.
Zygophylleae 211. 217.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.