## Mittheilungen.

I. M. Möbius: Ueber das Vorkommen concentrischer Gefässbündel mit centralem Phloëm und peripherischem Xylem.

(Mit Tafel I und II.)

Eingegangen am 16. Dezember 1886.

Für die als concentrisch bezeichneten Gefässbündel sind naturgemäss zwei Fälle möglich, indem einmal das Xylem vom Phloëm umschlossen wird, das andere Mal aber das Xylem um das Phloëm gelagert ist. Die erstere Anordnung ist bekanntlich für die gesammte Farngruppe charakteristisch, doch sind auch für die Phanerogamen viele Beispiele derartig gebauter Bündel bekannt. Für die andere Art der Anordnung, bei der das Phloëm in der Mitte und das Xylem aussen liegt, finden sich in den meisten Lehrbüchern als Beispiele nur die in den Rhizomen mancher Monokotylen auftretenden Gefässbündel angeführt. Nachdem mir ein anderweitiges Vorkommen concentrisch gebauter Bündel dieser Art zuerst in der Inflorescenzaxe von Eryngium Serra entgegen getreten war, habe ich mich in der Literatur zu finden bemüht, was sonst noch von ähnlichen Fällen bereits bekannt geworden ist. Die Resultate dieser literarischen Untersuchung verbunden mit eigenen Beobachtungen erlaube ich mir auf den folgenden Seiten zu veröffentlichen und ich glaube, dass eine solche Zusammenstellung nicht überflüssig sein wird, sowohl weil die vereinzelt erwähnten Fälle leicht der Beachtung entgehen als auch weil einige gelegentlich gegebene Uebersichten auf eine nähere Beschreibung nicht eingehen. Von bereits vorhandenen Zusammenfassungen sind mir zwei bekannt geworden. Die erste giebt RUSSOW in seinen Betrachtungen über Leitbündel und Grundgewebe (Dorpat 1875), wo er (S. 68) als IV. Typus anführt: "Zusammengesetzte Leitbündel, nämlich derart miteinander verschmolzene collaterale Leitbündel, dass sämmtliche Phloëmkörper eine centrale Masse bilden, welche von den ringförmig vereinigten Xylemkörpern umgeben ist". Als solche nennt er die Bündel im Mark einiger Polygoneen, Mesembryanthemeen, Staticeen, Phytolaccaceen, die in der Inflorescenzspindel von Ricinus communis und die Leitbündelgruppen einiger Aroideen. Inwieweit RUSSOW berechtigt ist,

die von ihm genannten concentrischen Bündel als aus collateralen zusammengesetzte zu bezeichnen, wird sich später ergeben. Die andere Uebersicht findet sich in einem "Beitrag zur vergleichenden Anatomie der krautartigen Dikotylen" von D. BERGENDAL1). Dieser führt schon eine grössere Anzahl von Fällen an als RUSSOW, berücksichtigt aber wesentlich nur diejenigen, welche zu einer Vergleichung mit den von ihm gefundenen markständigen concentrischen Bündeln bei den Geraniaceen dienen können.

Es soll mir nun bei meiner Zusammenstellung weniger darauf ankommen, eine möglichst grosse Specieszahl von Pflanzen, bei denen sich concentrisch gebaute Gefässbündel finden, aufzuzählen, als vielmehr die ermittelten Fälle in gewisse Gruppen zu bringen, die uns das Uebersehen derselben erleichtern und theilweise auch eine Erklärung derselben verschaffen.

Die erste Gruppe mögen die am besten bekannten Bündel in Monokotylenrhizomen 2) bilden. Als Beispiele führt DE BARY 3) an: Iris germanica, Cyperus aureus, Papyrus, Carex arenaria, Acorus calamus und gramineus, und bildet ein Gefässbündel von Acorus ab. Er macht dabei darauf aufmerksam, dass es nur einzelne Arten in den genannten Gattungen sind, denen concentrische Bündel zukommen, z. B. also Carex arenaria, nicht aber C. disticha und C. hirta. RUSSOW 4) dagegen bezeichnet als concentrische Bündel "einen Theil der Rhizomund Stammleitbündel fast sämmtlicher Cyperaceen und Juncaceen", auch fügt er noch die Rhizom- und Stammleitbündel von Asparagus hinzu. Von den letztgenannten findet sich eine Abbildung schon bei MEYEN5), welcher in der Figurenerklärung dazu bemerkt, dass an der Aussenseite des Phloëms "eine Zellmasse von langgestrecktem, dickhäutigem Parenchym, welches den Holzbündel am oberen Ende zwischen den beiden grossen Spiralröhren schliesst", liegt und dass "eine ähn-

<sup>1)</sup> Acta Universitalis Lundensis. Tom. XIX. 1883. 134 pp. und 6 Tafeln (Schwe-

<sup>2)</sup> Nach BERG (anatomischer Atlas zur pharmaceutischen Waarenkunde, p. 38) unterscheiden sich die Gefässbündel in den Stöcken der officinellen Scitamineen durch die Anordnung ihrer Elemente von denen der übrigen Monokotylen, "indem hier die Spiroiden die Mitte des Bündels einnehmen, während sie dort entweder den Kambiumstrang oder ein Prosenchymbündel umgeben."

<sup>3)</sup> Vergl. Anatomie. 1877. p. 352. Hier auch die histologische Beschreibung dieser Bündel. Ausser den von DE BARY citirten Abbildungen bei LINK (Papyrus) und VAN TIEGHEM (Acorus gramineus) vergleiche man auch die der Rhizome von Carex arenaria (tab 18), Acorus calamus (tab. 20), Iris florentina (oder pallida) (tab. 21) in BERG's anatomischem Atlas.

<sup>4)</sup> Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen. St. Petersburg

<sup>5)</sup> Ueber die neuesten Fortschritte der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Haarlem 1836. Taf. III A. Fig. 1. Vergl. auch DIPPEL, Das Mikroskop.

liche dickhäutige Zellmasse den Holzbündel am unteren Ende schliesst\*. Man wird aber die dickwandigen Zellen an der Aussenseite mit grösserem Rechte als Phloëmscheide betrachten, sodass also das Xylem nicht vollständig um das Phloëm herumgeht. Wie ich mich an Stammquerschnitten von Asparagus überzeugt habe, bildet der Gefässtheil eine Uförmige Curve, deren Enden in der Regel jederseits von den grössten Gefässen eingenommen werden. Somit hätten wir es also hier nicht mit concentrischen Gefässbündeln zu thun. Zu den genannten Rhizomen sind noch hinzuzufügen die von Crocosmia aurea Planch. und Paris quadrifolia L., nach SCHWENDENER 1), welcher sie folgendermassen beschreibt: "Mit continuirlichem Bastring; die Gefässbündel von innen an denselben angelehnt, ohne Bastscheiden, aber das Cambiform von den Gefässen umschlossen und geschützt". Was die Natur dieser Bündel betrifft, so hat sie RUSSOW später, wie erwähnt, zu den zusammengesetzten Leitbündeln gerechnet, anfangs2) aber wollte er sie dem collateralen Typus untergeordnet wissen, "weil die Stellung der ersten Dauerzellen des Xylems und Phloëms nicht nur dieselbe wie bei den Leitbündeln mit collateralem Xylem und Phloëm ist, sondern auch ganz allmähliche Uebergänge von der Nebeneinanderlagerung des Xylems und Phloëms bis zum vollständigen Umschlossensein des Phloëms vom Xylem stattfinden." DE BARY meint, dass diese Form der concentrischen Bündel zwar aus der collateralen entstehe, dass sie aber, wenn einmal vorhanden, von der typisch collateralen unterschieden werden müsse. Dabei nimmt aber letztgenannter Autor einen direkten Uebergang eines Bündels der Centralregion in ein Blattbündel, d. h. eines concentrischen in ein collaterales an. Diese seine Angaben werden nach den neueren Untersuchungen von MANGIN<sup>3</sup>) nicht bestätigt. Derselbe schliesst sich vielmehr an VAN TIEGHEM (Structure des Aroïdées) an, welcher zu dem Resultat kam, dass bei Acorus sich ein concentrisch gebautes Bündel des Centralcylinders in zwei Stränge theilt, von denen der eine als Blattgefässbündel collateralen Bau annimmt, der andere im Centralcylinder als concentrisches Bündel verbleibt. In Fig. 6 habe ich einen solchen, schon von VAN TIEGHEM beobachteten Zustand der Bündeltheilung dargestellt; der obere concentrisch gebaute und der untere collateral gebaute Theil werden noch von einer gemeinsamen sclerenchymatischen Scheide umgeben. Weitere entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen habe ich nicht gemacht, möchte aber meine Ansicht dahin aussprechen, dass die in Rede stehenden Bündel in den

<sup>1)</sup> Das mechanische Princip (Leipzig 1874) p. 120. - Taf. XIII., Fig. 9 stellt den Querschnitt durch das Rhizom von Crocosmia aurea (28/1) mit concentrischen Bündeln dar.

<sup>2)</sup> Vergl. Unters. p. 152.

<sup>3)</sup> L. Mangin, Gefässbündel des Rhizoms, Blattes und der Blüthenstandsträger von Acorus calamus (Bull. d. l. soc. d. sciences de Nancy. 1880. 31 pp. 3 Tafeln).

Monokotylenrhizomen als concentrische von den collateralen zu scheiden sind, wenn sie auch nach RUSSOW auf dieselbe Weise wie letztere entstehen und mit ihnen durch Uebergänge verbunden sind, denn in ihrer definitiven und typischen Form sind sie wesentlich von den gewöhnlichen collateralen Bündeln der Monokotylen verschieden. Keinesfalls können sie als zusammengesetzte Leitbündel aufgefasst werden, wenn bei ihrer Anlage nur eine Gruppe von Protoxylemelementen ausgebildet wird.

Den zweiten Fall des Vorkommens der concentrischen Bündel bieten uns gleichfalls die Monokotylen, nämlich die mit sekundärem Dickenwachsthum ausgerüsteten, in den aus der neuen Zuwachszone sekundär entstandenen Gefässbündeln. Nach RUSSOW 1) ward das erste Beispiel des Vorkommens der concentrischen Bündel durch NÄGELI bei Calodracon<sup>2</sup>) constatirt und dies blieb auch zunächt das einzige Beispiel. NÄGELI3) erwähnt dasselbe, wo er von der Entstehung der Gefässe spricht, indem er sagt, dass die Gefässbildung an einer Stelle beginnt, dann aber von da aus rechts und links fortschreitend sich auf der dem Ausgangspunkt entgegengesetzten Seite zu einem vollständigen Ringe schliessen kann. Die weitere Literatur über diesen Gegenstand findet sich bei DE BARY 4) angegeben, wozu noch hinzuzufügen wäre, dass auch RUSSOW, welcher Aletris fragrans L. und Dracaena Draco L. selbst untersucht zu haben scheint, die sekundären Leitbündel im Stamm dieser Pflanzen und in den Luftwurzeln von Dracaena Draco als concentrisch gebaute anführt. Ferner hat in neuester Zeit KNY 5) einiges über den Bau der sekundären Leitbündel bei Monokotylen mitgetheilt und da derselbe eine ausführliche Arbeit über Bau und Entwickelung der Monokotylen mit sekundärem Dickenwachsthum in Aussicht stellt, so will ich mich hier nur auf das Nöthigste beschränken. Ein concentrischer Bau wird nur angegeben für die sekundären Bündel vor allem bei den Dracaenen (Dracaena, Cordyline, Aletris); diesen sollen nach DE BARY auch Aloë und Beaucarnea gleichen, während nach KNY bei Aloë spec. das Phloëm fast stets nach der Rindenseite hin dem Holzkörper angefügt ist, sehr selten zum Theil von ihm umfasst wird. Bei Yucca soll nach demselben Autor nur selten das Phloëm vom Holzkörper halb oder ganz umschlossen werden, und meistens soll dasselbe "das rindenwärts gekehrte Ende des Leitbündels in genau terminaler oder ein wenig seitlich gerückter Stellung einnehmen". Von

<sup>1)</sup> Vergl. Unters. p. 152.

<sup>2)</sup> Die Gattung Calodracon Planchon wird von Bentham und Hooker zu Cordyline gezogen.

<sup>3)</sup> Beiträge zur wissenschaftl. Botanik. I. p. 9.

<sup>5)</sup> Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der "Tracheïden" (Ber. d. deutsch. bot. Ges. IV. Jahrg. p. 267-276, mit Tafel XIV.). Vergl. auch den Text zur VII. Abtheilung seiner "botanischen Wandtafeln" (1886).

den mit sekundärem Dickenwachsthum begabten Monokotylen haben dagegen die Dioscoreaceen regelmässig collaterale Bündel, wovon ich mich selbst bei einer Dioscoreaart überzeugt habe. Ausserdem habe ich noch Yucca (spec.?) und Dracaena (wahrscheinlich angustifolia Hamilt.) untersucht und dabei für erstere die Angaben KNY's bestätigt gefunden; bei dieser Dracaena-Species aber fand ich nicht nur die sekundären Bündel, sondern auch die primären mehr oder weniger concentrisch gebaut, insofern wenigstens das Phloëm auf seiner äusseren Seite von einer Tracheidenschicht umgeben ist, während die eigentlichen Gefässe auf der inneren Seite liegen. Bekanntlich fehlen den sekundären Bündeln die Gefässe überhaupt und das ganze Xylem besteht aus mit gehöften Poren versehenen Tracheiden, von denen KNY nachgewiesen hat, dass sie durch Fusion aus mehreren übereinanderliegenden Zellen des Procambiumstranges entstehen. Da KNY einen Blattspurstrang von Dracaena Draco abbildet 1), welcher ganz collatteral gebaut ist und auf der äusseren Seite des Phloëms nur Sclerenchymfasern mit einfachen Poren aber keine Tracheiden zeigt, so gebe ich in Fig. 1 die Abbildung eines concentrisch gebauten Blattspurstranges der von mir untersuchten Dracaena-Art, welche ziemlich sicher als Dracaena angustifolia Hamilt. bezeichnet werden kann. Bei Dracaena reflexa fand ich die Blattspurstränge wie bei Dracaena Draco, also collateral, gebaut.

Mit der dritten Gruppe gehen wir über zu den Dikotylen und rechne ich in dieselbe die im Innern fleischig verdickter Stamm- und Wurzeltheile auftretenden, in der Regel erst nachträglich entstehenden Bündel. Für diese ist ausserdem die Art und Weise ihrer Ausbildung gemeinsam, indem zuerst der Phloëmstrang entsteht, der sich mit einem Cambium und dann durch dessen Thätigkeit mit einem Holzcylinder umgiebt. Von den hierhergehörenden Fällen seien zuerst die Anastomosenstränge in den Rhizomen der officinellen Rheumarten, bekannt als die Masern der Radix Rhei, erwähnt, welche SCHMITZ<sup>2</sup>) durch Untersuchung frischen Material in ihrer wahren Natur erkannt hat. Er beschreibt die Entwickelung der zahlreichen zwischen den Blattspuren verlaufenden Anastomosenstränge folgendermassen: Anfangs bestehen sie aus einer Gruppe von Phloëmzellen, die sich nach einer Seite hin

1) Text zu den botanischen Wandtafeln. VII. Abth. p. 340 und 341.

<sup>2)</sup> In den Sitzungsberichten der Naturforscher-Gesellschaft zu Halle a. S. am 12. Decemb. 1874. Diese Arbeit wird von DE BARY citirt (l. c. p. 602) in dem Abschnitt über "partielle Cambien mit verkehrter Orientirung ihrer Zuwachsproducte." Auch Bergendal erwähnt Schmitz. Wegen der dessen Abhandlung fehlenden Abbildungen muss ich auf BERG's anatomischen Atlas (Tafel XII) verweisen, da mir lebendes Material nicht zu Gebote stand. Mit Benutzung der Schmitz'schen Angaben sind dann die Anastomosenbündel im Rhabarberrhizon von DUTAILLY (Sur quelques phenomènes déterminés par l'apparition tardive d'éléments nouveaux dans les tiges et les racines des Dicotylédones. Thèse présentée à la faculté des sciences de Bordeaux. Paris 1879) beschrieben worden.

verbreitert und, durch tangentiale Zelltheilungen in den angrenzenden Zellen, mit einem Cambiumring umgiebt. Ausserhalb desselben werden sodann auf der Seite der Phloëmverbreiterung kleinere Zellen sichtbar, von denen sich einzelne zu Gefässen ausbilden, sodass der Strang jetzt aus dem collateralen Xylem und Phloëm und dem Cambium, das hinter dem letzteren zu einem Ring zusammenschliesst, besteht. Dieser Cambiumring scheidet nun fortgesetzt auf seiner Innenseite neues Phloëm auf seiner Aussenseite Xylem ab; Zellformen und Zellinhalt beider Gewebe stimmen dabei ganz mit den analogen Elementen des eigentlichen Holz- und Bastringes des Stammes überein. So entsteht durch das spezielle Dickenwachsthum jedes Stranges ein concentrisches Bündel, in dem wir einen centralen Phloëmstrang, umgeben von einem peripherischen Xylemrohr, beide von Markstrahlen durchsetzt finden. An die Verhältnisse des Rhabarberrhizoms schliessen sich am besten die Neubildungen in den Rhizomen von Cochlearia armoracia L. an, welche von DUTAILLY 1) und J. E. WEISS 2) beschrieben worden sind. Nach letzterem Autor treten an etwa 20 mm dicken Rhizomen am Rande des Markes in einigen nebeneinanderliegenden Zellen zahlreiche senkrechte Wände auf und es bildet sich ein engmaschiges, die Eigenschaften eines Phloëmstranges annehmendes Gewebe. Dieses umgiebt sich nach einiger Zeit mit Reihencambium, welches Xylem nach der Peripherie, Phloëm nach dem Centrum des einzelnen Bündels hin bildet. "Die Zahl der sekundären concentrischen Bündel im Mark des Rhizoms ist oft eine ganz bedeutende, oft auch eine verhältnissmässig geringe". In ganz derselben Weise wie sich Zellen des Markes zu sekundären Bündeln differenziren, können dies auch unverholzte Zellen des aus dem normalen Cambium gebildeten Xylems thuen, und dies geschieht nicht nur im Rhizom sondern auch in der Wurzel dieser Pflanze. Aehnlich wie Cochlearia verhält sich der fleischig angeschwollene Stengel des Kohlrabi, welcher eben der kräftigen Entwicklung der sekundären Stränge im Mark und Xylem des epicotylen, oberirdischen Stengeltheils seinen Umfang verdanken soll3). Ferner sind hierher zu rechnen die die Fortsetzung der markständigen Bündel des Stammes bildenden sekundär im unverholzten Xylem der Wurzel von Campanula pyramidalis L. entstehenden concentrischen Gefässbündel, welche WEISS an einem anderen Orte (Botan. Centralblatt XV, p. 393) beschreibt. Bei den fleischigen Wurzeln anderer Pflanzen ist die Entstehung der sekundären Bündel

<sup>1)</sup> conf. Anm. 2. p. 6.

<sup>2)</sup> Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln. (Flora 1880.)

<sup>3)</sup> Weiss (l. c.) erwähnt die Erscheinung beim Kohlrabi (den er wohl nur durch ein Versehen als Brassica Rapa L. var. gongyloides L. statt B. oleracea L. var. gonyyloides L. bezeichnet hat) nur kurz; ausführlicher ist sie geschildert in einer dänischen Monographie über die Kohlarten von Samsöe Lund und HJALMAR KJÄRS-KOW, von der sich ein Referat im Botan. Centralblatt (Bd. XXVII, No. 12) findet.

an die Gefässgruppen des normalen Holzcylinders gebunden. Eine solche Gefässgruppe wird, indem sich um sie zunächst in der vorher beschriebenen Art ein Phloëmstrang, dann Reihencambium und schliesslich peripherisches Xylem ausbildet, zum Mittelpunkt des sekundären Bündels. Die primären (d. h. innersten) Gefässe sollen dabei nach DUTAILLY zu Secretbehältern werden, was er bei der Wurzel einer Cichorienvarietät beobachtete. Nach WEISS gehören hierher die Steckrübe, (Brassica Napus L. var. esculenta DC.) deren fleischige Verdickung zum Theil der Wurzel, zum Theil dem hypocotylen Stengelglied angehört, die Wurzeln von Brassica Rapa L.1), Raphanus sativus L. und Bryonia dioica L. Bei Brassica und dem die tertiären 2) Bildungen überhaupt seltener zeigenden Raphanus ist die Entstehung derselben nicht nur an den Ort, wo Gefässgruppen vorhanden sind, sondern auch an eine bestimmte Zeit gebunden, nämlich wenn vom primären Reihencambium durchschnittlich 12-20 Xylemzellen auf einem Radius erzeugt worden sind. Bei Bryonia dioica habe ich mich selbst von dem Vorhandensein dieser neugebildeten concentrischen Gefässbündel überzeugt, ich gebe aber keine Abbildung davon, weil die Figur 6 (Tafel IV) der WEISS'schen Abhandlung eine gute Vorstellung dieser Verhältnisse giebt. Ueber die Beschaffenheit des Xylems des concentrischen Bündels bemerkt WEISS, dass er nie Tracheen darin auftreten sah, und was den Verlauf dieser Stränge betrifft, so sollen sie nach ihm anscheinend mit dem primären, peripherischen oder markständigen, Phloëm in direkter Verbindung stehen. Die Angabe von DUTAILLY (l. c.), dass in ähnlicher Weise wie um Gefässe, sich auch um Sekretbehälter concentrische Gefässbündel bilden, wie er es für Kohlrübe, Kohlrabi, Scorzonera hispanica L. und für einen pathologischen Fall einer Wurzel von Taraxacum dens Leonis Desf. angiebt, hält WEISS für eine irrthümliche, durch Beobachtung an vertrocknetem Material entstandene<sup>3</sup>). Ich selbst habe bei Scorzonera in der Wurzel nichts derartiges gefunden; in der Basis des Stengels aber traf ich im Mark wenigzellige Phloëmstränge an, um welche tangentiale Theilungen zu bemerken waren, doch ohne Sekretbehälter in der Mitte.

Die vierte Gruppe der Fälle, wo concentrische Gefässbündel auf-

<sup>1)</sup> Nach den in der vorigen Anmerkung citirten dänischen Autoren sind die "intercalären concentrischen Gefässbündel", welche die Bildung der Rübe beim Turnips bedingen, schon bei der wilden Form (der sog. B. campestris), wenn auch nur als erste Anlage, vorhanden. Die Anlage entwickelt sich etwas mehr beim Sommerrübsen, noch mehr beim Winterrübsen, bis es eben beim Turnips zur Rübenbildung

<sup>2)</sup> tertiär, weil sie nachträglich im secundären Holze entstehen.

<sup>3)</sup> Da ich leider die Arbeit DUTAILLY's selbst nicht gesehen habe, halte ich mich an das ziemlich ausführliche Referat im Botanischen Jahresbericht für 1879.

treten, ist die grösste und mannigfaltigste, denn sie umfasst die in dem Marke der Stammorgane dikotyler Pflanzen auftretenden Bündel. Wenn auch nicht alle markständigen Bündel concentrischen Bau besitzen, so schreibt ihnen doch J. E. WEISS in seiner Abhandlung über das markständige Gefässbündelsystem einiger Dikotylen 1) die Neigung zu "ihr Phloëm mehr oder weniger durch das Xylem zu umschliessen"; ein durchgehendes Gesetz aber sei es, dass bei den markständigen Bündeln, wenn sie concentrisch gebaut sind, das Phloëm innen und das Xylem aussen liege, während bei den rindenständigen concentrischen Bündeln die umgekehrte Anordnung stattfinde<sup>2</sup>). BERGENDAL, der die Anordnung von Phloëm und Xylem im Gefässbündel, wie wir sie im Sinn haben, als verkehrt concentrisch bezeichnet, schliesst aus seiner Zusammenstellung der bekannten Fälle, dass diese Bündelform nur den tiefer im Stamme liegenden Strängen, welche von Holz- oder Bastringen umschlossen sind, zukommt. Indem ich mich im Allgemeinen den Ansichten der beiden genannten Autoren anschliesse, will ich im Folgenden versuchen, die verschiedenen Vorkommnisse ihrer grösseren und geringeren anatomischen Verwandtschaft nach zusammenzustellen.

Zunächst glaube ich bei den in Betracht kommenden Pflanzen zwei Klassen unterscheiden zu können, jenachdem dieselben auch auf der inneren Seite ihrer Xylemtheile Phloëm zu entwickeln pflegen oder nicht. Da die Verhältnisse bei den letzteren einfacher sind als bei den ersteren, so wollen wir ihre Behandlung vorangehen lassen. Wir haben hier zunächst Fälle, wo der für die Dikotylen typische Phloëmund Xylemcylinder nicht zur Entwicklung kommt, sondern wo die getrennten Gefässbündel unregelmässig bald weiter nach aussen, bald weiter nach innen gelagert sind, Fälle also, die schon gewissermassen als Uebergangsglieder zu dem Monokotylentypus mit auf dem Querschnitt zerstreut liegenden Gefässbündeln aufgefasst werden können. Man kann hier sehr gut beobachten, wie die weiter nach dem Stamminnern zurücktretenden Bündel concentrischen Bau annehmen, während die peripherischen collateral sind. Uebergänge zwischen beiden Formen sind häufig, der Xylemtheil erscheint dann auf dem Querschnitt halbmondförmig das Phloëm umfassend und ist an der Stelle, wo er sich

<sup>1)</sup> Botan. Centralbl. 1883. Bd. XV. Mit einer Doppeltafel.

<sup>2)</sup> Die Markbündel der Melastomaceen, denen DE BARY einen ähnlichen concentrischen Bau wie den Farnbündeln zuschreibt, erkennt daher Weiss überhaupt nicht als concentrisch an, weil die Gefässe nicht immer im Centrum des Bündels, sondern häufig sogar peripherisch liegen, und weil kein Reihencambium vorhanden ist. Und doch wird, wie es scheint, eine Ausnahme der Weiss'schen Regel bei Phyteuma limoniifolium Sibth, gefunden, denn nach Petersen kann sich bei kleineren äusseren der markständigen Bündel "der Weichbast so ausbreiten, dass das Holz inselförmig von demselben umschlossen auftritt, das Gefässbündel fast concentrisch wird."

zu bilden angefangen hat, am dicksten. Diese Ungleichmässigkeit in der Stärke des Xylemringes ist auch bei den wirklich concentrischen Bündeln noch die Regel und sie zeigt, dass wir es hier nicht mit Bündeln zu thun haben, die wesentlich und entwicklungsgeschichtlich von den collateralen verschieden sind, wie solches den in der vorigen Gruppe auftretenden Bündeln zukam.

Um nun zu concreten Fällen überzugehen, erwähne ich zunächst die Droseraceen nach der Beschreibung, welche W. OELS 1) von den anatomischen Verhältnissen dieser Pflanzen gegeben hat. OELS fand in den abnorm gebauten Wurzeln und den Blüthenschäften verschiedener Droseraceen in einen Ring gelagerte Gefässbündel, die alle Uebergänge vom collateralen zum concentrischen Bau - er bezeichnet ihn als perixylematischen - darboten. Vollkommen concentrische Bündel finden sich im Blüthenschafte von Drosera petiolaris R. Br. und Drosera capensis L. Bei letzterer Art umschliesst der tangential gestreckte ovale Phloëmkörper seinerseits wieder eine aus 2-12 Zellen gebildete Hartbastgruppe. Weiter wird darauf aufmerksam gemacht, dass aus dem Gefässbündelbau der Droseraceen hervorgeht, wie wenig Werth in manchen Fällen die Unterscheidung in collaterale und concentrische Bündel hat, und ferner, wie dadurch, dass ein solches concentrisches Bündel, wie bei D. capensis öfter, nicht unmittelbar dem die Rinde abschliessenden Sclerenchymring an, sondern weiter nach innen liegt, eine Annäherung an die zerstreuten Gefässbündel der Monokotylen gegeben wird.

Hier schliesst sich vielleicht am besten das im Eingang dieser Arbeit erwähnte Eryngium Serra Cham. an, denn auch bei diesem habe ich2) auf die Achulichkeit im Stammbau mit manchen Monokotylen hingewiesen. Innerhalb der durch sclerenchymatisches Gewebe zusammenhängenden peripherischen Bündel treffen wir auch im Marke einzelne Bündel, deren Anzahl nach der Basis des Blüthenschaftes hin beträchtlich zunimmt, indem sich vom Bündelring Theile ablösen und in das Mark zurücktreten. Dass die Zahl der markständigen Bündel sich nach unten hin vermehrt, finden wir auch bei manchen der später zu beschreibenden Pflanzen wieder. Bei Eryngium finden wir aber nicht nur bei den Markbündeln sondern auch bei einem Theile der dem Ring angehörenden Bündel einen vollständig concentrischen Bau, was ich deswegen hervorhebe, weil BERGEDAL sagt, dass er keine concentrischen Bündel im normalen Bündelkreis der Dikotylen kenne. Allerdings ist auch Eryngium so ziemlich die einzige Ausnahme dieser Regel, wenn wir überhaupt die Vereinigung der peripherischen Bündel

1) Vergl. Anatomie der Droseraceen. Dissertation. Breslau 1879.

<sup>2)</sup> PRINGSHEIM'S Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVII. p. 591-621. T. XXXVI und XXXVII.

bei dieser Pflanze als normalen Bündelkreis gelten lassen wollen. Was den Bau des Bündels betrifft, so liegt immer die Hauptmasse des Xylems, speciell das Holzparenchym, auf der dem Stamminnern zugewandten Seite. Zwischen Xylem und Phloem ist ringsherum die Thätigkeit des Cambiums zu erkennen. Das Ganze ist in eine sclerenchymatische Scheide eingebettet, während das Phloem seinerseits wieder eine Gruppe sclerenchymatischer Zellen umschliesst.

Das Vorkommen concentrischer Bündel im Marke mancher Staticeen erwähnt schon RUSSOW 1): auch hier scheint es damit zusammenzuhängen, dass dieselben einen unregelmässigen Bündelverlauf besitzen, denn auch in der Rinde kommen grössere und kleinere Gefässbündel vor. Von WEISS in seiner citirten Arbeit wird die Anatomie des Stengels bei den Staticeen kurz beschrieben, von dem concentrischen Bau der markständigen Bündel ist aber nicht die Rede und auch die Abbildung des Stammquerschnittes von St. Bonduellii Lestib. zeigt im Marke nur collaterale Bündel. Doch fand ich im Marke von St. caspia Willd. und St. serotina Rchb. neben collateralen Bündeln auch solche die den Uebergang zu concentrischen zeigten und einzelne, bei denen das Cambium und das Xylem den Phloëmstrang soweit umschloss, dass sie als concentrisch bezeichnet werden können, wie man aus Fig. 3 entnehmen wird. Der Xylemring, welcher eine Anzahl grösserer Gefässe enthält, wird da, wo dieselben fehlen, durch eine Gruppe sclerenchymatischer Zellen geschlossen. Das Phloëm beeteht aus lauter engen und dünnwandigen Zellen und umschliesst keine Sclerenchymzellen in der Mitte. Die Zahl der markständigen Bündel nimmt nach der Stammbasis hin zu; in einem oberen Internodium von St. caspia fand ich nur ein gerade in der Mitte des Markes gelegenes Bündel. St. caspia und St. serotina sind sehr ähnlich gebaut und ich kann nicht umhin anzuführen, wie schön bei diesen Stengeln das mechanische Princip zum Ausdruck kommt. Schon SCHWENDENER hat St. latifolia Sm. wegen des starken peripherischen Bastringes abgebildet. Bei den von mir untersuchten und genannten Arten ist kein kontinuirlicher Bastring vorhanden, sondern die Gefässbündelscheiden sind meist durch die Markstrahlen getrennt und nur stellenweise hängen einige Bündel, welche zu dem eigentlichen Ringe gehören oder einige rindenständige Bündel mit den Scheiden zusammen. Diese bestehen aus äusserst dickwandigen Zellen und sind bei den peripherischen Bündeln enorm stark auf der Aussenseite, fehlen meist auf der Innenseite und haben auf dem Querschnitt sichelförmige Gestalt, seltener schliessen sie sich hinter dem Xylem zu einem bier stark verschmälerten Ring. Den markständigen Bündeln fehlen solche Scheiden gänzlich. Schliesslich habe ich noch

<sup>1)</sup> s. oben. Er nennt als Beispiele Statice sareptana Becher und Goniolinum eximium Boiss.

zu bemerken dass ich an dem von mir untersuchten, im Heidelberger Garten gewachsenen Exemplar von Goniolinum eximium im Marke keine Gefässbündel, sondern nur grössere und kleinere Sclerenchymfasergruppen fand, welch letztere offenbar zum Zusammenhalten der sehr locker verbundenen, verholzten, parenchymatischen Markzellen dienten.

Von Dikotylen, die keinen normalen Bündelring bilden, hätten wir hier noch die Papaveraceen anzuführen, denn bei Papaver umbrosum L. (var. Danebrog) fand ich einzelne der innersten Bündel von concentrischer Form. Bei dieser Art sind die immer durch Grundgewebe von einander getrennten Bündel innerhalb eines peripherischen Sclerenchymringes annähernd in zwei alternirende Kreise gestellt; die meisten derselben sind normal gebaut mit collateraler Anordnung von Xylem und Phloëm; einige der am weitesten nach aussen liegenden kleinen Bündel aber haben das Xylem in der Mitte und das Phloëm um dasselbe von aussen herumgelagert und einzelne der mehr nach dem Stammmittelpunkt zurücktretenden haben, wie erwähnt, concentrischen Bau mit centralem Phloëm und peripherischem Xylem, so dass die von WEISS aufgestellte Regel hier aufs schönste bestätigt wird. Bei den letztgenannten Bündeln (Fig. 8) umschliesst das auf dem Querschnitt ziemlich kreisförmige primäre Phloëm einige Sclerenchymzellen, welche der bei collateralen Bündeln vor dem Phloëm gelegenen Hartbastgruppe entsprechen. Um dieses hat nun das zum Kreis geschlossene Cambium einen Ring von sekundärem Phloëm nach innen und von Xylem nach aussen gebildet. Die Grenze von primärem und und sekundärem Phloëm wird durch einen Kranz von Milchsaftgefässen bezeichnet. Das ganze primäre Holz liegt auf der inneren Seite des Bündels, aussen sind nur wenige Gefässe vorhanden und an der Stelle, wo sonst die Hartbastgruppe liegen würde, wird der Xylemring durch einige Reihen parenchymatischer Zellen geschlossen. Der Bündelverlauf bei den Papaveraceen mit abnormer Anordnung der Gefässbündel ist von SANIO1) und WEISS2) an Papaver orientale L. studirt worden, doch geben dieselben nichts über die Form der Bündel an.

Wir werden nun solche Pflanzen anführen, bei denen in der Regel ein normaler Bündelring ausgebildet wird, innerhalb dessen bei manchen Arten markständige Bündel auftreten, die concentrisch gebaut sein können. Von diesen verdienen die Begoniace en schon deshalb zuerst erwähnt zu werden, weil bei ihnen die concentrischen Bündel am längsten bekannt sind 3). Die markständigen Bündel sind hier zum

<sup>1)</sup> Botan. Zeit. 1864, p. 230.

<sup>2)</sup> Botan. Centralbl. 1883. p. 285 und 412.

<sup>3)</sup> Vergl. HILDEBRAND, De caulibus Begoniacearum. Dissertation. 1858. und Anatomische Untersuchungen über die Stämme der Begoniaceen. Mit 8 Tafeln. 1859. In letzterem bildet er in Taf. V, Fig. 3 ein markständiges Bündel von Scheidweileria muricata ab, wo das Phloëm rings von einer cambialen Schicht und auf 2 Seiten von Xylem umgeben ist.

Theil, nämlich bei den rhizomartigen, niederliegenden oder ansteigenden Stämmen, den sog. Gireoudia-artigen, wie die des peripherischen Ringes collateral gebaut, zum Theil, nämlich bei den aufrechten und ästigen, sog. Begonia-artigen Stämmen, liegt dem eigentlichen Xylemtheil auf der andern Seite des Phloëms ein kleiner und der Gefässe entbehrender Xylemtheil gegenüber, bisweilen endlich ist der Phloëmstrang ringsum von Xylem umgeben. Dass auch hier die concentrischen Bündel aus den collateralen abzuleiten sind, zeigt sich an den Uebergängen zwischen beiden Formen, wie sie HILDEBRAND beispielsweise in der Inflorescenzaxe von Gireoudia caroliniaefolia antraf. Gleichzeitig, wie sich die dünnwandigen Phloëmelemente mehr und mehr um die äusseren Bastfaserzellen zusammenzuschliessen streben, umfasst auch das Xylem von beiden Seiten her den Phloëmkörper, bis es ihn völlig eingeschlossen hat. Ausserdem bemerkt HILDEBRAND noch besonders, dass "dieses Verhalten (das Umgreifen des Xyleintheiles) nicht durch die Verwachsung zweier Gefässbündel zu erklären ist, sondern dadurch, dass sich das einzelne Bündel von seinem Basttheile aus eingestülpt hat." Den Hauptunterschied zwischen den centralen und den peripherischen Bündeln findet er darin, dass diese sogenannte "ungeschlossene", jene "geschlossene" sind; d. h. obgleich die Zellen an der Grenze von Xylem und Phloëm bei den centralen Bündeln deutlich in Reihen liegen und dünnwandig sind, findet keine merkliche cambiale Thätigkeit mehr statt.

Dass bei den Geraniaceen von BERGENDAL "verkehrt concentrische" Gefässbündel gefunden sind, wurde in der Einleitung bereits angedeutet. Da die mehrfach hier citirte Arbeit in schwedischer Sprache geschrieben ist, muss ich mich vor allem an die beigefügten Abbildungen halten. Unter diesen findet sich der Querschnitt durch ein älteres Stengelinternodium von Geranium palustre L., welcher bei schwacher Vergrösserung 6 äussere und 4 markständige Bündel zeigt; von letzteren sind 2 concentrisch gebaut. Mit genauerer Ausführung und stärkerer Vergrösserung ist sodann ein Bündel von G. Robertianum L. dargestellt, das in der Mitte ein ziemlich starkes Phloëm und ein dasselbe umschliessendes Xylem besitzt, das letztere enthält auch zahlreiche Gefässe, welche besonders an zwei gegenüberliegenden Seiten angehäuft sind. Zwischen Xylem und Phloëm findet sich eine Cambiumzone. Was das weitere Vorkommen und die Ausbildung der concentrischen Stränge bei den Geraniaceen betrifft, so muss ich also auf das Original ver-Jedenfalls haben nicht alle Geranium-Arten markständige Bündel und wiederum sind diese, wo sie auftreten, nicht immer concentrisch gebaut.

Hieran schliesse ich gleich eine Bemerkung BERGENDAL's, wonach ähnliche concentrische Bündel im Marke einiger Araliaceen, so bei Aralia indica und in den unteren Internodien von A. racemosa vorkommen, wie aus den Untersuchungen von CEDERVALL<sup>1</sup>) hervorgeht. Da ich dessen Arbeit nicht selbst geschen habe und bei den anderen Autoren, welche die Araliaceen behandeln (SANIO und WEISS) über diese Verhältnisse nichts angegeben finde, mir selbst aber zur Nachuntersuchung kein Material zu Gebote stand, so muss ich mich auf diese kurze Angabe beschränken.2)

In ganz ähnlicher Lage befinde ich mich auch zwei andern Pflanzengruppen gegenüber, nämlich den Piperaceen und Mesembyanthe-

meen.

Was die Piperaceen betrifft, so finde ich in einer Arbeit von F. DEBRAY 3) angegeben, dass bei den Markbündeln die Lage von Xvlem und Phloëm im Internodium zwar meist normal ist, dass aber im Knoten der Xylemtheil sich manchmal stufenweise um den Phloëmtheil herum ausbreitet, so dass er schliesslich eine Scheide um denselben bildet.

Die Markbündel der Mesembryanthemeen führt Russow in der früher erwähnten Zusammenstellung als concentrisch an, indem er sich auf Mesembryanthemum crystallinum beruft. Nun hat zwar J. F. DANNEMANN4) die ganze Familie anatomisch bearbeitet, ohne überhaupt markständige Bündel gefunden zu haben, da er aber gerade M. crystallinum nicht untersucht zu haben scheint, so mag die Angabe RUSSOW's immerhin ihre Richtigkeit haben, denn wohl bei keiner Pflanzengattung, wo markständige Bündel vorkommen, verhalten sich alle Arten bezüglich des Auftretens derselben gleich. Bevor ich die Arbeit DANNEMANN's kennen lernte, habe ich einige Mesembryanthemum-Arten (M. linguaeforme Haw., M. multiflorum Haw., M. tricolor Haw. und M. muricatum Haw.) auf das Vorkommen der Markbündel hin untersucht, ohne solche bei ihnen zu finden.

Schliesslich gehört nach RUSSOW zu den Pflanzen mit concentrischen Bündeln ohne markständiges Phloëm auch Phytolacca dioica L., welches sich zugleich seines abnormen Dickenwachsthums wegen am besten an die Mesembryanthemeen anschliesst. Da ich diese Art nicht selbst untersuchen konnte, so lasse ich die von NÄGELI<sup>5</sup>) gegebene Beschreibung folgen: "Die im Mark zerstreuten Fibrovasal-

<sup>1)</sup> Undersökningar öfver Araliaceernas stam sid. 10 u. 11.

<sup>2)</sup> Beim Abschluss meiner Arbeit finde ich im Botan. Jahresbericht 1884 noch die Angabe, dass nach Courchet (Etude anatomique sur les Ombellifères, Ann. sc. nat. 6. sér. 1884. T. XVII.) auch unter den markständigen Bündeln der Umbelliferen solche mit concentrischem Bau vorkommen, und zwar bei Oenanthe.

<sup>3)</sup> Étude comparative des caractères anatomiques et du parcours des faisceaux fibrovasculaires des Piperacées 8º. 107 pp. et 16 planches. Paris 1886. (Referat darüber von Sanio im Bot. Centralbl. Bd. XXVI. p. 136).

<sup>4)</sup> Beiträge zur Kenntniss der Anatomie und Entwicklung der Mesembryanthemeen. Inaug.-Dissert. Halle 1883.

<sup>5)</sup> Beitr. zur wissenschaftl Botanik. 1858. p. 14.

bündel zeigen die Eigenthümlichkeit, dass jedes einzelne für sich einen mehr oder weniger, oft vollständig geschlossenen Ring mit eigenem Cambium bildet, welcher auf den ersten Blick an den gewöhnlichen Holzring der Dikotylen erinnert, bei genauerer Betrachtung aber ein ganz anderes Verhalten offenbart. Die dem Centrum des Stengels zugekehrte Seite zeigt den primären oder Markscheidentheil als getrennte Vorsprünge in der Zahl von 2-4. Der Holzring, aus Holzzellen und porösen Gefässen bestehend, ist von 4-6 durchgehenden und einigen unvollständigen Markstrahlen unterbrochen und schliesst in seinem Innern zunächst Cambiform, dann Bast von wenig charakteristisch entwickelter Struktur und zu innerst etwas Parenchym ein. Offenbar entsteht diese merkwürdige Erscheinung dadurch, dass der beträchtlich in die Breite wachsende Fibrovasalstrang an seiner äusseren Seite concav wird und sich zuletzt ringförmig schliesst, wodurch paradoxer Weise der Bast ins Innere des Holzringes zu liegen kommt." Da die Vermuthung NÄGELI's durch eine neuere Untersuchung über die Entstehung und den Verlauf der markständigen Gefässbündel bei Phytolacca dioica von DOULIOT1) bestätigt wird, so können wir auch diese Bündel unter die concentrischen zählen. DOULIOT, der die Angabe NÄGELI's nicht erwähnt, fand im Marke 6-10 anfangs collaterale Bündel; später verbreitert sich das Cambium derselben, bis um das Phloëm ein geschlossener Cambiumring entsteht, der nach innen Phloëm, nach aussen Xylem abscheidet. Die Parenchymzellen in der Mitte würden dann analog sein den Sclerenchymzellen, die wir bei den Staticeen, Begoniaceen und bei Papaver umbrosum im Centrum des primären Phloems liegen sahen.

Wenden wir uns nun zu den Pflanzen, bei welchen das Auftreten concentrischer Bündel im Marke zusammenfällt mit dem Vorhandensein von Phloëm innerhalb der Xylemtheile des peripherischen Bündelringes. Die hierhergehörigen Arten haben entweder wirkliche bicollaterale Bündel, oder es treten im Marke noch Phloëmstränge oder auch Zuwachszonen, die Xylem und Phloëm erzeugen, auf. Eine Uebersicht über die verschiedenen Stellungen, welche die Phloëmtheile zwischen den übrigen Geweben des Stammes einnehmen können, finden wir in einer Abhandlung über die vergleichende Anatomie der Rinde von J. VESQUE 2); mit dem Auftreten bicollateraler Bündel hat sich specieller O. G. PETERSEN3) beschäftigt. Der letztere unterscheidet Pflanzenfamilien, bei denen bicollaterale Bündel mit Ausnahmen vorkommen

<sup>1)</sup> Sur les faisceaux médullaires du Phytolacca dioica (Bull. d. l. soc. Botan. de France. T. XXXII. N. 7. p. 391-392).

<sup>2)</sup> Annales des sciences nat 6. Série. Botanique. II. p. 82-198 avec 3 pl.

<sup>3)</sup> Ueber das Auftreten bicollateraler Bündel bei verschiedenen Pflanzenfamilien und über den Werth derselben für die Systematik. (ENGLER's Bot. Jahrb. 3. Bd. 1882. p. 359-402. Taf. IV-VIII.)

und solche, wo sie sich ohne Ausnahme finden. Wir haben es hier ausschliesslich mit der ersteren Klasse zu thun, denn es ist mir kein Fall bekannt, dass bei Pflanzen der zweiten Klasse concentrische Bündel beobachtet worden wären.

Die Entstehung der concentrischen Bündel aus den inneren Phloëmsträngen lässt sich am besten aus den Uebergängen erkennen, wie sie uns verschiedene Polygonaceen, speciell Rumex- und Rheum-Arten darbieten. Wir finden hier im peripherischen Ringe zum Theil Bündel, denen innerhalb des Sclerenchymgewebes, welches das eigentliche Xylem einfasst, noch ein Phloëmstrang angelagert ist. Bei einigen der inneren Phloëmtheile treten auf der äusseren Seite noch Gefässe hinzu und dieses Xylem kann sodann sich um das Phloëm ringsherum ausbreiten, so dass an dem inneren Ende des collateralen Bündels ein kleineres concentrisches gelegen ist. Das letztere kann sich schliesslich von dem ersteren ablösen und in das Mark zurücktreten. Der letztgenannte Zustand, also das Auftreten wirklicher markständiger concentrischer Bündel wird angegeben für Rheum palmatum L. von RUSSOW, Rh. Rhaponticum L. und Rh. hybridum Ait. von BER-GENDAL, Rumex orientalis Bernh. von RUSSOW, Rumex crispus L. und R. domesticus Hartm. von BERGENDAL, wozu ich nach meinen Beobachtungen noch R. cordifolius Hornem. fügen kann. Uebrigens scheinen nicht nur verschiedene Internodien derselben Pflanze sich ungleich zu verhalten und zwar so, dass die untersten und stärksten Internodien häufiger markständige Bündel zeigen, als die oberen, sondern auch verschiedene Exemplare derselben Spezies scheinen nicht immer übereinzustimmen. So habe ich bei Rheum palmatum in dem unteren Theile des Blüthenschaftes im Bündelring neben gewöhnlichen collateralen einige bicollaterale und einzelne Bündel gefunden, denen innen noch ein kleineres, verkehrt orientirtes anlag, nicht aber markständige und concentrische Bündel. Bei Rheum compactum L., welches der vorigen Art sehr gleicht, waren einzelne der inneren Bündel concentrisch entwickelt (Fig. 4). Für Rumex crispus hat SANIO1) zuerst die eigenthümliche Ausbildung der Gefässbündel aufgefunden und folgendermassen beschrieben: "Die Bündel sind in radialer Richtung sehr verbreitert und bestehen von aussen nach innen aus folgenden Lagen: 1. dem primären Bastbündel, 2. dem Cambiform, 3. dem Cambium, 4. dem sekundären Holzkörper, 5. dem Spiralgefässtheil, 6. verdickten bastartigen Zellen, 7. aus einigen getüpfelten Gefässen, 8) aus Cambiform, umgeben von bastartigen Zellen." Eine skizzenhafte Zeichnung dieser Verhältnisse giebt PETERSEN (Taf. VII. Fig. 22). SANIO vermuthet, dass sich die an Rumex crispus auftretende Erscheinung bei allen zur Abtheilung Lapathum gehörigen Arten finden wird. In der

<sup>1)</sup> Bot. Zeit. 1865, p. 179, citirt von DE BARY, l. c. p. 598.

That habe ich auch solche Doppelbündel bei Rumex Hydrolapathum Huds, und R. confertus Willd. beobachtet. Noch complicirtere und sehr eigenthümliche Verhältnisse zeigte mir R. cordifolius aus dem Heidelberger botanischen Garten, dessen Stammbau ich bei dieser Gelegenheit beschreiben will, zumal es die einzige Art von Polygonaceen ist, bei der ich wirkliche concentrische Bündel im Marke gefunden habe. Die peripherischen Bündel sind hier durch schmale Markstrahlen getrennt. Jedes Bündel hat auf seiner Phloëmseite sowie auf der Xylemseite einen starken sclerenchymatischen Beleg. An einzelnen Stellen liegen die Bündel nicht in normaler Lage, so dass Phloëm aussen und Xylem innen ist, sondern quer und zwar gewöhnlich so, dass sich zwei benachbarte Bündel ihre durch einen schmalen Streifen sclerenchymatischen Gewebes getrennten Phloëmtheile zuwenden; das Cambium liegt also in der Richtung des Radius und in dieser Richtung sind beide Bündel stark abgeplattet. Zwischen den aus Xylem und Phloëm bestehenden Bündeln kommen auch einzelne kleine Phloëmstränge vor. Ferner treten scheinbar bicollaterale Bündel auf, bei denen also innerhalb des Xylems noch ein Phloëmtheil liegt. Da indessen bei ihnen die primären Holzgefässe in der Mitte des Xylems liegen, sind diese Bündel als aus zweien zusammengesetzt aufzufassen, von denen das innere verkehrt orientirt ist. Noch deutlicher wird dies, wenn die beiden Xylemtheile durch Sclerenchym getrennt werden. Wir erhalten dann den Fall, wie ihn SANIO für Rumex crispus beschrieben hat, und wie ich ihn ausser bei R. cordifolius auch bei R. confertus öfters angetroffen habe. Schliesslich kann sich innen noch ein drittes Bündel anlegen, dessen Xylemtheil dann wieder dem Marke zugewandt ist. In solchen Fällen habe ich immer gefunden, dass die Phloëmtheile der beiden inneren Bündel an den Seiten mit einander verschmolzen und nur in der Mitte durch sclerenchymatisches Gewebe getrennt sind, wie es Fig. 9 darstellt. Bei dem gezeichneten Bündel ist eine weitere Complication noch dadurch eingetreten, dass an der einen Seite noch ein Phloëmstrang, welcher dem das erste und zweite Bündel trennenden Sclerenchymgewebe eingelagert ist, hinzutritt. So erhalten wir einen im höchsten Grade auffallenden Bau in der Zusammensetzung des peripherischen Bündelrings. Doch damit nicht genug, besitzt der Stengel auch noch im Marke Bündel und Bündelcomplexe. Letztere sind aus zwei oder mehreren Bündeln meist derart zusammengesetzt, dass in der Mitte Sclerenchym vorhanden ist, an welches sich die Bündel mit ihren mehr oder weniger verschmolzenen Phloëmtheilen anlegen. Aber auch andere Combinationen kommen vor und so waren an einer Stelle z. B. vier Bündel in einer Reihe derart verbunden, dass sich folgten: Xylem, Phloëm, Sclerenchym, Phloëm, Xylem, Phloëm, Sclerenchym, Phloëm, Xylem. Neben den Bündelcomplexen finden sich noch einzelne concentrisch gebaute Bündel, von denen Fig. 10 eines darstellt.

Bei diesem ist das Phloëm der überwiegende Bestandtheil, es umschliesst einige Sclerenchymzellen und wird zunächst von einem Cambium, dann von einem schmalen Holzring umgeben; das ganze Bündel wieder ist von einer Sclerenchymscheide eingeschlossen. Dass dasselbe nur ein Bündel und nicht aus mehreren verschmolzen ist, dafür sprechen sowohl die Grössenverhältnisse als auch der Umstand, dass das Xylem nur auf der einen Seite etwas stärker entwickelt ist.

Die andern Pflanzenfamilien, bei denen inneres Phloëm und markständige Stränge mit concentrischer Anordnung von Phloëm und Xylem vorkommen, sind die Acanthaceen, Campanulaceen und Cichoriaceen. Ich glaube, mich bei denselben um so kürzer fassen zu können, als sie bereits von SANIO, PETERSEN und WEISS mehr oder

weniger ausführlich untersucht und beschrieben worden sind.

Von den Acanthaceen haben nur einige Arten, wie es scheint, bicollaterale Bündel, den Arten der Gattung Acanthus fehlen sie. Aber gerade bei diesen finden wir im Stengel markständige Bündel von abnormer Gestalt und Anordnung ihrer Holz- und Basttheile. WEISS, dem es besonders darauf ankommt, nachzuweisen, dass die markständigen Bündel wirkliche Blattspurstränge sind, hat Acanthus longifolius Poir. am genauesten untersucht 1) und giebt zwei Abbildungen (bei schwacher Vergrösserung) von Querschnitten durch ein oberes und ein unteres Internodium des blüthentragenden Schaftes. Bei diesen finden wir innerhalb des normalen Gefässbündelringes mehrere tangential gestreckte Bündel, welche auf der äusseren Seite einen starken Xylemtheil mit Gefässen, auf der inneren Seite ein ziemlich eben so starkes Phloëm entwickelt haben; letzteres wird aber auch auf seiner Innenseite noch von einem Cambium und einer schmalen Zone verholzter Zellen umgeben, so dass jedes Bündel concentrisch mit ungleicher Ausbildung des Xylems gebaut ist. Nach WEISS sollen sich dieser Art gleich verhalten A. speciosus und A. mollis L. Ich habe ausser der letztgenannten Art auch den unteren Theil des Blüthenschaftes von A. spinosus L. untersucht und fand hier seine Angabe bestätigt, "dass zwischen diesen eben behandelten markständigen Strängen und dem peripherischen Ringe noch eines oder selbst einige concentrische Gefässbündel sich befinden." Dieselben sollen im Knoten oberhalb jener Stelle, an welcher die aus dem Blatte kommenden Lateralblattspuren in den peripherischen Kreis einrücken, in das Mark einbiegen und hier zwischen dem äusseren typischen Kreise und den inneren Strängen eine längere oder kürzere Strecke weit nach unten verlaufen, um sich zuletzt zwischen die Bündel des markständigen Strangsystems einzuschieben. Bei den kleinen Zwischenbündeln tritt der concentrische Bau äusserst deutlich hervor, der runde Phloëmkörper

<sup>1)</sup> Botan. Centralbl. XV. p. 322.

wird von einem Cambium und von den strahlig angeordneten Reihen der Xylemelemente, unter denen auch einige Gefässe sind, umgeben, wie es Fig. 2 zeigt; Fig. 7 dagegen stellt einen Theil eines inneren Stranges dar, bei dem das Xylem wesentlich nur auf der äusseren in der Figur oberen Seite entwickelt ist. Beide Figuren sind von Acanthus spinosus genommen. Bei A. mollis lagen in dem untersuchten Stengeltheil innerhalb des peripherischen Ringes nur grössere und kleinere Bündel an der Peripherie des Markes, welche zum Theil wie die Zwischenbündel der vorigen Art, zum Theil wie deren innere Bündelstreifen gebaut waren.

Von den Campanulaceen haben einige Arten der Gattung Campanula keine markständigen Bündel, während andere mit solchen versehen sind und dabei zum Theil ziemlich complicirte Einrichtungen in der Vertheilung der Gewebe des Stammes zeigen. Nach WEISS (l. c. p. 364) "ist das ganze markständige Gefässbündelsystem als eine mehr oder weniger weit fortgeschrittene Vereinigung vieler concentrischer Gefässbündel zu betrachten." So finden wir im Stengel von C. pyramidalis I. meist einen Ring innerhalb des normalen peripherischen Bündelkreises, der aus einem mittleren Phloëmkreis, einem äusseren und einem inneren Xylemkreis zusammengesetzt ist; wo aber die Internodien kürzer werden, wird dieser Ring in 6-8 langgezogene, ungleich grosse, concentrische Gefässbündel aufgelöst. Aehnliche Verhältnisse beobachtete ich auch im Rhizom dieser Pflanze, ausserdem aber traf ich noch in einem jüngeren Theile desselben zwischen dem äusseren normalen und dem inneren markständigen Ring kleine Stränge von kreisförmigem oder elliptischem Querschnitt, die aus Phloëm oder aus Phloem und Gefässen bestanden; immer war das Phloëm von strahlig angeordneten Zellreihen, die also offenbar durch cambiale Thätigkeit entstanden sind, umgeben. Es scheint nun, dass es stellenweise zwar in den von dem kreisförmigen Cambium nach aussen abgeschiedenen Elementen zur Ausbildung einiger Holzgefässe kommt, häufiger aber sich die Stränge mit denen des markständigen Ringes vereinigen, bevor sich Xylemelemente an ihrer Peripherie entwickeln. Einzelne "fast concentrische" Bündel fand WEISS zwischen dem Xylem des typischen Gefässbündelkreises und jenem des markständigen im Stengel von C. lamiifolia Bbrst.. "Diese concentrischen Fibrovasalbundel liegen dem Xylem des markständigen Ringes bald näher, bald entfernter, ja sogar mitten in demselben sieht man sie. Vollkommen concentrische Bündel schliesslich giebt PETERSEN (l. c. p. 390) für C. sarmatica Ker. an: "Hier finden sich mehrere Kreise innerer Bündel, die fast alle sowohl aus Weichbast, als aus Holz bestehen, dieses gewöhnlich an der äusseren Seite; aber bei den im Querschnitte fast runden, ziemlich kleinen Bündeln können die Holzelemente an verschiedenen Seiten sich finden, ja den Weichbast allseitig umgeben, oder sie treten unter einer

den eigentlich bicollateralen Gefässbündeln entgegengesetzten Form auf, das Phloëm als eine Zone in der Mitte und Holz sowohl an der inneren wie äusseren Seite." Die von dem citirten Autor gegebene Abbildung (Taf. VIII. Fig. 33) eines concentrischen Bündels von C. sarmatica sieht der meinigen von Acanthus spinosus einigermassen ähnlich. Ob die Beschreibung SANIO's 1) von C. latifolia L. so zu verstehen ist, dass hier im Stengel ein innerer Kreis von concentrischen Gefässbündeln vorkommt, wie es BERGENDAL auffasst, scheint mir nicht zweifellos. SAN10 sagt zwar, dass die inneren Bündel ihr Cambiform in der Mitte haben, umgeben von verdickten Holzzellen; da er aber gleich darauf Zweifel ausspricht, ob man den inneren Bündelkreis für markständige Bündel ansehen darf, so kann er mit der vorigen Beschreibung auch einen ähnlichen Bündelkreis gemeint haben, wie ihn WEISS (s. oben) für C. pyramidalis angiebt. Im Uebrigen sind die Verhältnisse bei den einzelnen Pflanzen wiederum offenbar sehr veränderlich.

Was die Cichoriaceen betrifft, so liegt eine Angabe von WEISS (l. c. p. 393) vor über Scorzonera hispanica L., wonach in den tiefsten über der Wurzelkrone befindlichen Internodien die markständigen Phloëmstränge sich mit Reihencambium und Xylem, in dem sich regelmässig Gefässe befinden, umgeben; ferner eine Angabe von BERGENDAL, dass in den niederen starken Internodien von Tragopogon pratensis L. "verkehrt concentrische" Bündel keine Seltenheit sind. Bei beiden Pflanzen können wir also wiederum die oben schon mehrfach erwähnte Erscheinung beobachten, dass die unteren Internodien des Stammes eine complicirtere anatomische Struktur besitzen, als die oberen. Bei Scorzonera fand ich im untersten, direct der Wurzel aufsitzenden Stammtheil nur markständige Phloëmbündel, von dem eigentlichen Stengel war leider nichts mehr vorhanden. Ich untersuchte auch den unteren Theil des Stengels von Tragopogon barbirostris Boiss., aber auch dieser zeigte im Marke nur isolirte Phloëmbündel. Besonders betont sei noch die anatomische Uebereinstimmung in den von den meisten Systematikern unmittelbar nebeneinander gestellten Gattungen Scorzonera und Tragopogon.

Es bleibt uns nur noch ein Fall zu betrachten übrig, welcher sich schwer in die bereits behandelten einreihen lassen würde und deshalb als besondere Gruppe den Abschluss dieser Uebersicht bilden möge. Es mag dies um so eher schon deswegen geschehen, als uns hier der concentrische Bau des Gefässbündels mit centralem Phloëm und peripherem Cambium und Xylem am deutlichsten ausgeprägt entgegentritt. Es handelt sich nämlich um die im Marke der Inflorescenzaxe von Ricinus communis L. verlaufenden Stränge. Zuerst erwähnt dieselben

<sup>1)</sup> Bot. Zeit. 1865, p. 179.

SACHS 1) in einer kurzen Notiz, indem er sagt, dass sie "aus einem dünnen axilen Strang von Phloëm (?), welcher von einer Scheide strahlig angeordneter Zellen (Xylem?) umgeben wird, bestehen." Nach DUTAILLY (s. oben) finden sich solche Stränge auch in den Diaphragmen des vegetativen Sprosses als Anastomosen zwischen den Blattspursträngen. DUTAILLY hat sich vorzugsweise mit dem Verlauf dieser Gefässbündel beschäftigt, und ich will hier kurz ihren Bau und ihre Entwickelung beschreiben.

In der noch unausgebildeten Inflorescenzaxe (während der Blüthezeit) findet man innerhalb des normal gebauten Bündelringes 2) zuerst einzelne Phloëmstränge, um welche man sodann in den angrenzenden Zellen tangentiale Theilungen auftreten sieht. Es bildet sich ein wirklicher Cambiumring, durch den strahlig um das Phloëm angeordnete Zellreihen hervorgehen. Solche und weuig ältere Zustände haben offenbar SACHS vorgelegen und in ihm die Zweifel an der wirklichen Xylemnatur der peripherischen Zellen erzeugt. Wenn man aber die Blüthenspindeln nach der Fruchtreife untersucht, so erkennt man, dass diese dünnwandigen peripherischen Zellen sich in Holzelemente umgewandelt haben. Grösstentheils sind es Holzfaserzellen, dazwischen einige Reihen von Parenchymzellen und ausserdem einige wenige Gefässe, also dieselben Elemente, aus denen auch das sekundäre Holz im peripherischen Bündelring zusammengesetzt ist. Auch etwas sekundäres Phloëm wird durch das Cabium gebildes. Die meisten markständigen Bündel bestehen nur aus dem centralen Phloëmstrang und dem erwähnten Holzring, bei einzelnen aber findet sich ausserhalb des letzteren an einer in Bezug auf die Axe des Stengels nicht bestimmten Seite noch eine Gruppe von Spiralgefässen. Ein solches Bündel ist aus einem collateral angelegten Bündel entstanden, bei dessen Weiterentwickelung aber das Cambium das ganze Phloëm umfasste und dann in der beschriebenen Weise einen Holzring erzeugte. Fig. 5 stellt ein fertiges Bündel dieser Art dar 3), welches an der der Peripherie des Stengels zugewandten Seite eine Gruppe primärer Gefässe besitzt; denkt man sich diese hinweg, so erhält man das Bild eines einfachen concentrischen Bündels mit nur sekundärem Holz. Uebrigens treten ganz analoge Verhältnisse auch im peripherischen Bündelring 4) auf, denn wir finden hier in jungen Stammtheilen neben collateral angelegten Bündeln noch Phloëmbündel, innerhalb welcher sich erst eine Cambium-

<sup>1)</sup> Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. p. 626-627.

<sup>2)</sup> conf. DE BARY, vergl. Anatomie. p. 346.
3) Das Präparat wurde von frischem Material am 1. December gemacht.

<sup>4)</sup> Dies gilt auch besonders für die Polygonaceen und wurde hier an Polygonum und Fagopyrum von E. SCHMIDT (Dissert. Bonn 1879) beobachtet. Ich fand es ferner für verschiedene Rumexarten, für Oxyria digyna Campd. und Mühlenbeckia appressa Meissn.

zone bildet, die nachträglich, grösstentheils aus Parenchym und Holzfaserzellen bestehendes Xylem abscheidet; es bleibt eben bei den peripherischen Phloëmbündeln das Cambium auf deren innere Seite beschräukt.

Zum Schluss möchte ich noch eine systematische Uebersicht der Familien geben, bei denen Arten mit concentrisch gebauten Gefässbündeln vorkommen. Der folgenden Aufzählung ist das System, welches EICHLER in seinem bekannten Syllabus gebraucht, zu Grunde gelegt.

#### A. Monocotyleae.

- I. Liliiflorae.
  - 1. Liliaceae: die sekundären Bündel bei Aloe-, Yucca-, Beau-carnea-, Dracaena- und Cordyline-Arten, Blattspurstränge bei Dracaena angustifolia (?), Rhizombündel bei Paris quadrifolia.
  - 2. Juncaceae: (Rhizomleitbündel nach RUSSOW.)
  - 3. Iridaceae: im Rhizom von Iris germanica, pallida, florentina und Crocosmia aurea.
  - 4. Haemodoraceae: Die sekundären Bündel bei Aletris fragrans.
- II. Spadiciflorae.
- 5. Araceae: im Rhizom von Acorus Calamus und A. gramineus. III. Glumiflorae.
  - 6. Cyperaceae: im Rhizom von Carex- und Cyperus-Arten.
- B. Dicotyleae.

  IV. Piperinae.
  - 7. Piperaceae: (markständige Bündel nach DEBRAY).
  - V. Centrospermeae.
    - 8. Polygonaceae: Die markständigen Bündel, besonders in den unteren Stengelinternodien, verschiedener Rheum- und Rumex-Arten.
    - 9. Phytolaccaceae: markständige Bündel bei Phytolacca dioica.
  - 10. Aizoaceae: (markständige Bündel bei Mesembryanthemum crystallinum nach RUSSOW).
  - VI. Rhoeadinae.
    - 11. Papaveraceae: Die inneren Bündel im Stengel von Papaver umbrosum.
    - 12. Cruciferae: Die nachträglich entstehenden Bündel in fleischigen Stamm- oder Wurzelorganen bei Arten von Brassica, bei Raphanus sativus und Cochlearia armoracia.
  - VII. Cistiflorae.
    - 13. Droseraceae: markständige Bündel bei einigen Drosera-Arten.
  - VIII. Gruinales.
    - 14. Geraniaceae: markständige Bündel einiger Geranium-Arten.

#### IX. Tricoccae.

- 15. Euphorbiaceae: markständige Bündel in der Inflorescenzaxe von Ricinus communis.
- X. Umbelliflorae.
  - 16. Umbelliferae: innere Bündel im Stengel von Eryngium Serra und Oenanthe.
  - 17. Araliaceae: (markständige Bündel in den unteren Stengel-Internodien einiger Aralia-Arten. nach CEDERVALL).
- XI. Passiflorinae.
  - 18. Begoniaceae: markständige Bündel im Stengel verschiedener Begonia-Arten.
- XII. Primulinae.
  - 19. Plumbaginaceae: markständige Bündel im Stengel einiger Statice-Arten und von Goniolinum eximium (?).
- XIII. Labiatiflorae.
  - 20. Acanthaceae: markständige Bündel bei Acanthus-Arten.
- XIV. Campanulinae.
  - 21. Campanulaceae: markständige Bündel im Stengel bei Campanula-Arten und sekundäre Bündel in der Wurzel von C. pyramidalis.
  - 22. Cucurbitaceae: nachträglich entstandene Bündel in der Wurzel von Bryonia dioica.
  - XV. Aggregatae.
    - 23. Compositae: markständige Bündel im Stengel von Scorzonera hispanica und Tragopogon pratensis.

### Erklärung der Abbildungen.

### Tafel I.

- 1. Blattspurstrang aus dem Stamm von Dracaena angustifolia. Im Xylem Fig. rechts Gefässe und Tracheiden, links nur Tracheiden. 260/1.
  - 2. Markständiges äusseres Bündel aus einem unteren Internodium des Stengels von Acanthus spinosus. 310/1.
  - 3. Markständiges Bündel aus dem Stengel von Statice caspia. 200/1.
  - Inneres Bündel aus dem Stengel von Rheum compactum, welches mit der unteren Seite an den Sclerenchymbeleg eines collateralen Bündels des peripherischen Bündelkreises grenzt. 320/1.
  - 5. Ausgebildetes markständiges Gefässbündel aus der Inflorescenzaxe von Ricinus communis; oben, der Peripherie des Stengels zugewendet, einige primäre Gefässe. 310/1

#### Tafel II.

Fig. 6. Verschmelzung eines concentrischen Bündels mit einem collateralen Blattspurstrang im Rhizom von Acorus Calamus. 90/1.

 Ein Theil eines der tangential-gestreckten inneren Bündel im Mark des Stengels von Acanthus spinosus, aus demselben Querschnitt wie das in Fig. 2 dargestellte Bündel. 80/1.

8. Eines der am weitesten nach innen gelegenen Bündel im Stengel von Papaver umbrosum. 30/1. pr. P. primäres Phloëm, s. P. secundäres Phloëm, C. Cambium, s. X. secundäres Xylem, pr X. primäres Xylem.

 Gefässbündelcomplex aus dem peripherischen Bündelring von Rumex cordifolius. 100/1. Der untere Theil ist dem Marke zugekehrt, im übrigen

vergl. Beschreibung, p. 17.

10. Markständiges concentrisches Gefässbündel von derselben Pflanze.

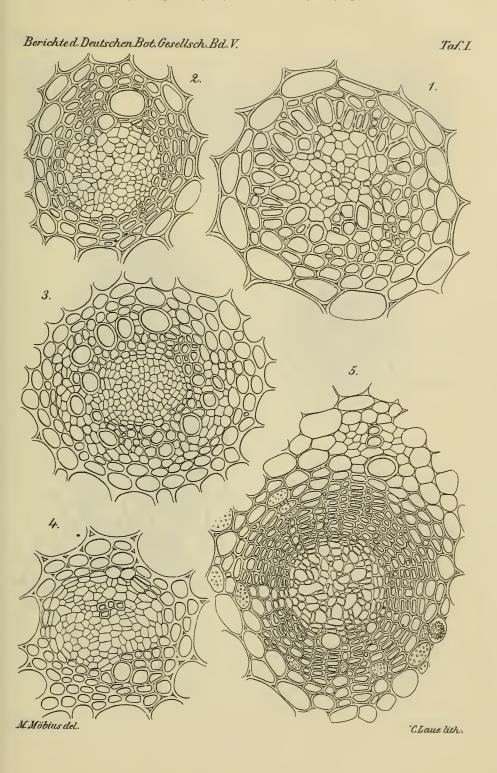
# 2. Ernst H. L. Krause: Beschreibung der im mittleren Norddeutschland vorkommenden Waldveilchen.

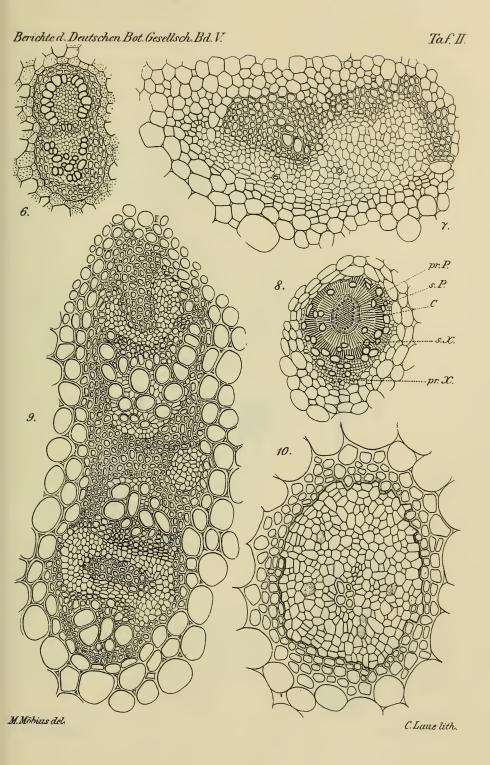
Eingegangen am 19. Januar 1887.

#### 1. Viola silvatica Fries.

Die Hauptaxe ist fast immer einfach. Wenn eine Pflanze mehrere Blattrosetten trägt, so stehen diese meist an der Spitze schlanker Zweige, welche von der an der Spitze abgestorbenen ursprünglichen Axe abgehen. Die Niederblätter fehlen an diesen Zweigen oder stehen zerstreut. Die Laubblätter entfalten sich im Mai und Juni, sind im Juli voll entwickelt. Die Axen zweiter Ordnung strecken sich normaler Weise erst im April des folgenden Jahres, gleichzeitig beginnen die Laubblätter, welche im Winter grün geblieben sind, zu welken. Die Blüthezeit dauert von Anfang April bis Mitte Mai. Die Früchte reifen im Juni. Nach der Fruchtreife sterben die Seitenaxen ab, selten entwickeln sich noch im Juni und Juli Blüthen, die dann zuweilen kleistogamisch sind. Nicht selten entwickeln sich die Seitenaxen schon im Juli, nachdem die Laubblätter voll ausgebreitet sind. Dann blüht die Pflanze zum zweiten Mal oft bis in den Herbst. Während der Blüthe ist das Veilchen 5—10, zur Fruchtzeit 10—15, seltener bis 30 cm hoch.

Der Stiel der entwickelten Blätter der Hauptaxe ist so lang bis doppelt so lang wie die Blattfläche. Das Blatt ist am Grunde herzförmig, im Ganzen eiförmig, spitz, meist lang zugespitzt (Breite zu Länge = 3:4 bis 4:4 cm). Die Blätter der Seitenaxen sind ebenso





# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: 5

Autor(en)/Author(s): Möbius (Moebius) Martin

Artikel/Article: <u>Ueber das Vorkommen concentrischer Gefässbündel mit</u>

centralem Phloem und peripherischem Xylem. 2-24