

Über die Bewegungseinrichtungen an den Blütenständen der Gramineen.

Von

Z. Woycicki.

Mit 151 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Jedem Botaniker und, wie ich wohl annehmen darf, gewiß auch einer großen Anzahl von Laien, ist das Faktum des Auseinanderspreizens des Blütenstandes bei der großen Mehrzahl der Gräser gleich nach dem Hervortreten des letzteren aus der Blattscheide eine bekannte Erscheinung.

Viele werden sicherlich schon beobachtet haben, wie einer der gewöhnlichsten Bewohner unserer Wiesen, Parkanlagen und Gärten, oder sogar auch unserer Straßendämme — die Gattung *Poa* —, die von ihr eingenommenen Stellen meist wie mit einem dichten Teppiche bedeckend, schon im zeitigen Frühjahre, nachdem die Pflanze kaum aus dem Winterschlaf erwacht ist und die nötige Anzahl von Blättchen entwickelt hat, aus der Spitze ihrer kurzen Triebe die anfänglich zusammengefalteten Büschel des Blütenstandes hervortreten läßt, der sich dann allmählich entfaltet und, von oben anfangend, seine Achsen eine nach der andern auseinanderspreizt, bis diese letzteren eine mehr oder weniger perpendikuläre Richtung zur Hauptachse des ganzen Komplexes angenommen haben. Damit ist es aber noch nicht genug: die sich abspreizenden Äste, welche, wie bekannt, mit Achsen höherer Ordnung besetzt sind, welche letztere ihrerseits ebenfalls nicht eher zur Ruhe gelangen, bis sie nicht ihre bestimmte Lage angenommen haben, zeigen öfter eine der Hauptachse des Stengels ganz entgegengesetzte Richtung. Auf diese Weise ergibt sich ein ungewöhnlich kompliziertes System von nach den verschiedensten Seiten gerichteten Ästen, die mit Ährchen besetzt sind, welche ebenfalls ihre schuppenartigen Hüllen zur Blütezeit öffnen. Mit einem Worte: während der Dauer der Ent-

wicklung des Blütenstandes unseres Grases beobachten wir eine ganze Reihe von Bewegungserscheinungen, deren Bild sozusagen ein in jeder Minute wechselndes ist.

Diese Erscheinung ist umso interessanter, als sich für sozusagen viel „feinere“ Bewegungserscheinungen schon längst Forscher gefunden hatten, während die eben erwähnte, soweit mir bekannt, erst einige Male, und auch dann nur oberflächlich, in der botanischen Literatur erwähnt wird. So schweigt z. B. sogar Haberlandt in der letzten Auflage seines gründlichen Werkes „Physiologische Pflanzenanatomie“ darüber vollständig, obgleich er in dem „die lebenden Bewegungsgewebe“ behandelnden Kapitel die *Gramineae* erwähnt bei der Betrachtung der Blattanschwellungen an den Knoten, mit deren Hilfe der negativ geotropisch reagierende Halm bestrebt ist, eine mehr oder weniger senkrechte Lage einzunehmen.

Zu denjenigen Forschern, welchen diese so allgemein verbreitete Erscheinung nicht fremd geblieben war, gehört auch der bekannte Verfasser der Monographie der Gramineen E. Hackel. In einer im Jahre 1880 in der Botanischen Zeitung unter dem Titel „Über das Aufblühen der Gräser“ veröffentlichten kurzen Abhandlung, in welcher der Verfasser die mechanischen Ursachen der Spreizung und Schließung der Blütenschuppen bespricht, kommt er zu der Schlußfolgerung, daß der Schwerpunkt des ganzen Vorganges auf den Lodiculae beruht, die als „Schwellkörper“ wirken, ganz analog den sogenannten „Entfaltungspolstern“, welche „in den Winkeln der Rispenäste“ gelagert sind. Eben diese Polster sind es, welche nach den Worten Hackels durch ihre Anschwellung „die Divergenz während der Anthese bewirken“ (p. 436), während ein Verschrumpfen und Zusammenfallen derselben die rückgängige Schließung der Äste des Blütenstandes hervorruft; im entgegengesetzten Falle, wenn „ihr Gewebe dauerhaft wird“, bleiben die Äste gespreizt.

Diese Bemerkung ist umso interessanter, als sie der Verfasser in seiner Monographie überhaupt nicht aufnahm, und noch erstaunlicher ist der Umstand, daß er es nicht für nötig hielt, die Rolle und Bedeutung der Lodiculae, mit denen er sich persönlich beschäftigte, näher zu berühren.

Ungefähr drei Jahre später erschien in der Zeitschrift „Pringsheims Jahrbücher“ die Arbeit K. Goebels¹⁾, in welcher der bekannte Morphologe auf die Polster, als auf höchst wichtige Organe hinwies. Grade diesen verdanken, nach den Worten des Verfassers, die Achsen diejenigen Veränderungen ihrer Lage, welche wir an den Blütenständen der Gramineen während ihrer Blütezeit beobachten. Diese Veränderungen in der Lage der Achsen, welche mit ihrer Bauchseite, d. h. mit ihrer äußeren Seite, sich allmählich nach unten kehren, ist daher keineswegs auf eine „unregelmäßige Belastung der Infloreszenzäste“ zurückzuführen, sondern müssen

¹⁾ Goebel, K., Beiträge z. Entwicklungsgeschichte einiger Infloreszenzen. (Pringsh. Jahrb. XIV. 1883.)

ausschließlich dem Umstande zugeschrieben werden, daß die Seitenäste an ihrer Basis von der Hauptachse des Blütenstandes „durch Gewebepolster“ weggedrängt werden. Die durch die Polster geleistete Arbeit erklärt K. Goebel durch deren Fähigkeit des „Anschwellens“, d. h. er bezeichnete sie mit demselben Ausdruck, welchen auch E. Hackel für die Tätigkeit derselben wählte.

Aber seit den Untersuchungen Goebels, welcher, wie aus dem oben angeführten ersichtlich ist, den uns interessierenden Gegenstand nur vorübergehend berührt, blieb die nähere Bekanntschaft mit den Bewegungspolstern der Gräser unberührt, obgleich die Bearbeitung desselben Themas bei anderen Pflanzen eine sehr lebhaft war.

Ganz abgesehen davon, daß eine nach der anderen Arbeiten erschienen, die uns über den Bau und den Mechanismus der Tätigkeit der polsterartigen Blattglieder bei den zu Variationsbewegungen¹⁾ fähigen Pflanzen Aufschluß geben, wie z. B. bei *Mimosa*, *Phaseolus*, *Oxalis* etc., so blieb auch das Verständnis der autonomen periodischen Bewegungen, mit welchem Thema sich so hervorragende Forscher wie Pfeffer, Darwin, Molisch u. a. beschäftigen, in lebhaftester Berücksichtigung.²⁾

Etwas anders verhält sich die Sache hinsichtlich der Aufklärung derjenigen Reihe von Erscheinungen, welche weder in die eine noch in die andere der oben angeführten Kategorien eingestellt werden können, die aber unter den höheren Pflanzen eine sehr große Verbreitung besitzen. Der Nomenklatur Josts folgend, konnte man sie als autonome „ephemere“ Bewegungen bezeichnen, d. h. als solche Bewegungen, welche keine periodische oder rythmische Regelmäßigkeit besitzen und deren Ursachen wir bis jetzt noch nicht näher zu erklären wissen“.³⁾

Als Beispiele derartiger, bisher von der reichhaltigen Literatur über die Bewegung der Pflanzenorgane nur sehr flüchtig berührten Erscheinungen lassen sich aus den mir bekannten hier anführen: die Biegungen der Blütenstiele bei den Alsineen während der Reifezeit ihre Früchte (vergl. *Spergula*, *Spergularia* oder *Holosteum*), die Rückwärtsbiegung der Fruchträger bei vielen Geraniaceen⁴⁾, oder endlich die in Rede stehende Reihe von Bewegungen der Achsen und Ährchenträger bei den Gramineen, welche letztere den Gegenstand meiner jetzigen Untersuchungen bilden und welche, in anbetracht der von mir beabsichtigten weiteren Fortsetzung und Erweiterung des Beobachtungskreises über ähnliche Erscheinungsarten auch bei anderen Gruppen des Pflanzenreiches, nur den ersten Teil der von mir unternommenen Bearbeitung darstellen.

¹⁾ Vergl. die Literaturangaben in: Pfeffer, „Pflanzenphysiologie“; — Jost, „Pflanzenphysiologie“; — Haberlandt, „Physiologische Pflanzenanatomie“.

²⁾ Vergl. die Literaturangaben in den oben angeführten Abhandlungen.

³⁾ Jost, l. c. S. 657.

⁴⁾ Während der Korrektur dieser Arbeit ist eine Dissertation von F. Pladeck über dieses Thema erschienen. Deswegen kann ich nur auf sie hinweisen, ohne die Einzelheiten zu berühren. (Pladeck, F., „Der anatomische Bau gammo- und karpotropisch beweglicher Blütenstiele“. Diss. Breslau 1909.)

Die vorliegende Arbeit war von mir bereits im Jahre 1904 auf Initiative von Prof. Goebel begonnen worden, welchem ich mir bei dieser Gelegenheit meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen erlaube für das — während meines zweimaligen Aufenthaltes in München — erwiesene große Interesse an der von mir unternommenen Arbeit.

I. Abteilung.

Experimentale Untersuchungen.

Die erste Frage, deren Lösung auf experimentalem Wege im bejahenden oder verneinenden Sinne zu lösen wünschenswert erschien, war natürlich die Frage bezüglich der Anteilnahme der polsterartigen Gebilde — die von Hackel „Entfaltungspolster“ genannt wurden — an der Arbeit der Spreizung der Achsen, deren Anzahl, wie ich solches als gut bekannt annehme, bei den verschiedenen Vertretern der Gräser eine höchst unbeständige ist.

Dactylis besitzt z. B. an jedem Knoten des Hauptstengels je einen Seitenast; *Poa* hat deren je einen oder je zwei; *Bromus* je drei, vier oder fünf; dieselbe Anzahl wiederholt sich auch bei vielen anderen Gramineen, so z. B. bei *Milium* (vergl. die anatomischen Untersuchungen).

Nachdem ich einige gut entwickelte, gesunde Exemplare von *Dactylis* und *Bromus*, bei denen die Polster, wie wir aus dem weiter nachfolgenden ersehen werden, außergewöhnlich kräftig entwickelt sind, ausgewählt hatte, wurden sie in Töpfe gepflanzt und einige Zeit lang im Garten ins Freie gestellt. Nachdem sie sich hier von dem Umpflanzen wieder völlig erholt hatten, wurden sie in das Laboratorium gebracht und an der äußeren oder innern Seite der Fenster aufgestellt.

Bei einem Teile der Individuen, sowohl von *Dactylis*, als auch von *Bromus*, bemühte ich mich, die Polster der unteren Achsen vorher auszuschneiden, d. h. an einem Zeitpunkte, an welchem der Blütenstand kaum erst aus der Blattscheide herauszutreten begann.

In denjenigen Fällen, in welchen diese Operation des Ausschneidens der Polster eine gelungene war, verlief die weitere Entwicklung der Blüentriebe normal, nur mit dem Unterschiede, daß die oberen, nicht operierten Achsen sich abspreizten, wie bei den Kontroll Exemplaren, während die unteren Achsen entweder während der ganzen Zeit ihre ursprüngliche Lage beibehielten, oder sich nur auf eine sehr unbedeutende Entfernung von der Hauptachse abneigten. Diese letzterwähnte Erscheinung trat bei *Dactylis glomerata* ein, wo, wie die Untersuchung zeigte, außer den Polstern an der Basis der Seitenachsen, ebensolche Polster, den ersteren gegenüberliegend, auch an der Hauptachse vorhanden sind.

Die Neigungswinkel schwankten bei den konstatierten Fällen innerhalb der geringen Spreizungsentfernungen von 10—15°.

Die andere Partie des in Töpfe gepflanzten und von Zeit zu Zeit begossenen Materials verblieb im Zustande völliger Ruhe, bis sich die Blütenstände vollständig entfaltet hatten und aufgeblüht waren.

Wenn hierauf, nachdem die Spreizungswinkel in der Vertikalebene gemessen worden waren, an den unteren Achsen die Polster herausgeschnitten wurden, so nahmen die Achsen, deren Entfernung der Spitze des Seitentriebes vom Hauptstengel 140° oder annähernd soviel betrug, beinahe augenblicklich eine Lage ein, die einem Winkel von 60° entsprach; nach Verlauf von 10 Minuten verkleinerte sich dieser Spreizungswinkel auf 30° , nach einer halben Stunde auf 25° und nach Verlauf von 24 Stunden nach dem Ausschneiden der

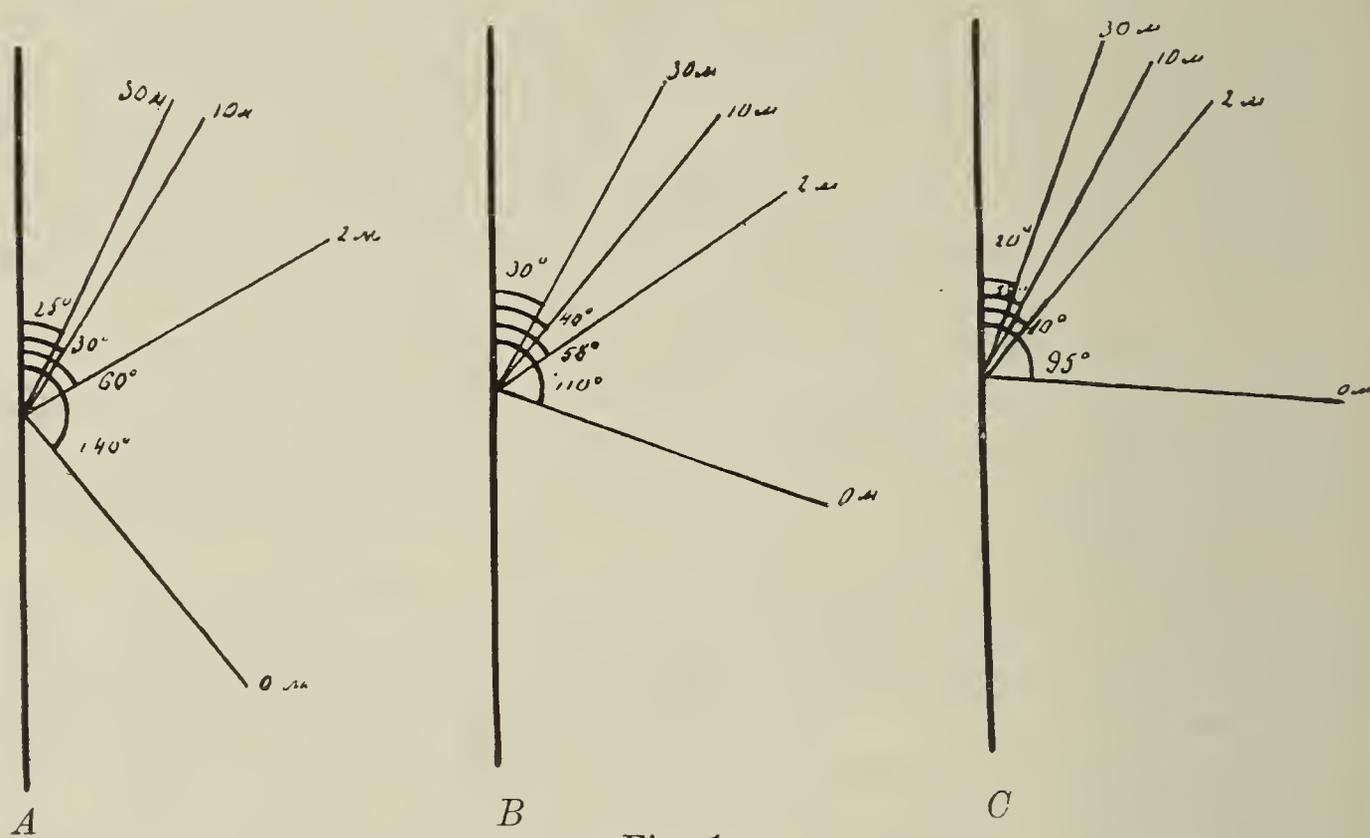


Fig. 1.

Polster betrug der Spreizungswinkel 15° und blieb so unverändert während der ganzen weiteren Beobachtungsperiode, welche noch auf zehn Tage fortgesetzt wurde. (Fig. I, A.)

Die Veranstaltung dieses Experimentalversuches bezüglich der Variationsfähigkeit des Spreizungswinkels war eine ebenso einfache, wie bei Schwendener bei dessen Untersuchungen über die Bedeutung der „Gelenkpolster“ bei *Mimosa*¹⁾, d. h. neben den Töpfen stand ein Stativ mit einer möglichst nahe an die zu untersuchenden Achsen herangerückten vertikal gestellten Glastafel, auf welcher mit Tusche von Zeit zu Zeit die Veränderungen in der Lage der Äste markiert wurde.

Wenn man höher gelegene Achsen von *Dactylis* nimmt, bei denen der Spreizungswinkel selten 100° erreicht, oder wie auf der angegebenen Skizze bis 110° (Fig. 1, B), so wiederholt sich

¹⁾ cf. S. Schwendener, „Die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*“. (Sitzber. d. Kgl. Pr. Akad. d. Wiss. Berlin. XIV. 1897. p. 15.)

auch hier genau dasselbe. Im ersten Moment (nach Verlauf von zwei Minuten) hebt sich die Achse schnell bis zu einem Winkel von 58° , nach 10 Minuten betrug der Spreizungswinkel 40° , nach einer halben Stunde betrug er 30° und in dieser Lage verblieb die Achse, denn sogar nach Verlauf von einigen Tagen konnte keine Veränderung in der Lage derselben mehr festgestellt werden.

Die an mehreren Exemplaren von *Bromus arvensis* vorgenommene gleiche Operation ergab im allgemeinen mehr oder weniger ähnliche Ziffern, von denen ich hier, mich auf das oben gesagte beziehend, nur die Beobachtungsergebnisse eines einzigen Triebes anführe. Eine der am stärksten entwickelten Achsen des unteren Knotens zeigte einen Spreizungswinkel von 95° . Sofort nach dem Ausschneiden des Polsters erhob sich die Achse auf 40° , nach zehn Minuten betrug der Spreizungswinkel 28° , nach einer halben Stunde verringerte er sich auf 20° , nach 24 Stunden ergab sich ein konstant bleibender Spreizungswinkel von 10° zwischen Seitenachse und Hauptstengel. (cf. Fig. I, C.)

Beide Versuche zeigen also deutlich, daß diejenige Rolle, welche Hackel und Goebel a priori den Polstern der Gräser zuschrieben, denselben tatsächlich zukommt, daß ohne die Polster die Achse weder imstande ist, sich in normaler Weise herabzusenken, noch die Fähigkeit besitzt, sich in derjenigen Lage zu erhalten, welche sie in diesem oder jenem Entwicklungsstadium einnimmt.

Nun sollte aber noch aufgeklärt werden: In welchem Abhängigkeitsverhältnis steht die Entwicklung und Tätigkeit dieser Bewegungsorgane zu gewissen äußeren Einflüssen, und zwar vor allem zur Schwerkraft und zum Lichte?

Im ersteren Falle mußte zunächst unbedingt festgestellt werden, ob wir es hier nicht mit geotropischen Erscheinungen zu tun haben, und wenn dies der Fall ist, in welchem Maße und bis zu welchem Grade sie von der Schwerkraft abhängig sind.

Zu diesem Zwecke wurden einige Exemplare von *Poa annua* L., bei welcher die Gewebepolster sehr schön entwickelt sind (vergl. weiter unten in dem Kapitel „Anatomisch-experimentaler Teil“), mit der Gartenerde, in welcher sie wuchsen, in Blumentöpfe gepflanzt und in umgekehrter Lage auf Stative gebracht.

An einem dieser Stative wurden an den Blattscheiden kleine Gipskugeln angehängt, die den Zweck hatten, die Achsen möglichst in perpendikulärer Richtung zu erhalten, da andernfalls in den Gelenkgliedern infolge des, wie bekannt, verstärkt auftretenden Wachstumsprozesses eine Biegung des ganzen Triebes und das Bestreben eintrat, eine möglichst normale Stellung einzunehmen. An den übrigen Stativen wurden ebensolche Kügelchen an den Spitzen der bereits heraustretenden Blütenstände aufgehängt. Um nun die Pflanze mit der Erde in den Töpfen in der angegebenen Lage erhalten zu können, wurde allerfeinste Marlyleinwand angewendet, mit welcher der Topf umhüllt und umwickelt wurde, nachdem die zu untersuchenden Sprossen von *Poa* durch eine in die Leinwand geschnittene Öffnung hindurchgesteckt worden waren. Das Begießen erfolgte durch das im Boden des Topfes befindliche Loch alle zwei

bis drei Tage, um ein Faulen der Pflanzen zu vermeiden. Beide Kulturen standen ungefähr einen Monat lang (vom 27. April bis zum 20. Mai 1908) und zeigten, daß die Entwicklung der Blütenstände fast völlig übereinstimmend mit denjenigen Exemplaren vor sich ging, welche in normaler Lage wuchsen, nur mit dem Unterschiede, daß die Spreizung der Achsen am zweiten Stative eine stärkere war als am ersten Stative oder an den Kontroll-exemplaren, denn der Spreizungswinkel der Achsen sowohl der ersten als auch der oberen Reihen betrug ungefähr $110-120^\circ$, d. h. er war um $20-30^\circ$ größer, als es normalerweise der Fall ist.

Dieser Umstand gab dem ganzen Blütenstande ein noch lockereres Aussehen; die Ursache dieser Erscheinung erklärte ich mir bis zu einem gewissen Grade dadurch, daß alle Spitzen der Hauptachsen verbunden, d. h. zusammengedrückt und dadurch der Möglichkeit beraubt worden waren, sich weiter entwickeln zu können.

Daß diese Erklärung eine richtige war, bewiesen mir nachher die Kulturen von in normaler Lage wachsenden Exemplaren von derselben Poart, bei denen die Spitzen der Blütenstände abgeschnitten worden waren.

Auch in diesem Falle spreizten sich die Blütenstände viel stärker, als es gewöhnlich der Fall ist; die Spreizungswinkel der Achsen der ersten und zweiten Ordnung erreichten nicht nur 110 oder 120° , sondern betrug in vielen Fällen mehr als 130° .

Es ist also diese Erscheinung eine analoge zu dem Faktum, welches z. B. W. Wachter bei *Myriophyllum proserpinacoides* Gill. beobachtete, bei welcher durch Dekapitation Wuchs und damit auch Bewegungsfähigkeit „gesteigert oder von neuem angeregt wird“.¹⁾

Die oben angeführten Versuche bewiesen also, daß die Schwerkraft keinerlei unmittelbaren Anteil an der Entwicklung und Tätigkeit der Entfaltungspolster nimmt.

Diese Schlußfolgerung wurde durchaus bestätigt durch die weiteren Beobachtungen an *Dactylis glomerata* L., *Dactylis Aschersoniana* Graeb. und einigen anderen Vertretern der Gräser, welche schon in der freien Natur ihre Triebe in schräger Richtung oder sogar horizontal zur Erdoberfläche ausbreiten.

Was *Dactylis* anbetrifft, so wurde einer Anzahl der auf den Gartenbeeten erscheinenden Blütentriebe mit Hilfe von Holzstäben eine horizontale Richtung gegeben, eine andere Anzahl solcher Triebe erhielt eine perpendikuläre Richtung, jedoch mit den Spitzen nach unten gewendet. In diesem letzteren Falle wurde der Trieb vorsichtig nach abwärts gebogen und dann an mehreren Punkten mit Bastfäden an den Holzstäben befestigt.

Die Versuche mit *Dactylis* wurden auch im Laboratorium mit in Töpfe gepflanzten Exemplaren angestellt, die Ausführung dieser Versuche war genau dieselbe, wie bei denjenigen mit *Poa*. Sowohl

¹⁾ Wachter, W., Beobachtungen über die Bewegungen der Blätter von *Myriophyllum proserpinacoides*. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 46. 1901. p. 431.)

diese wie jene Versuche dauerten ungefähr einen Monat (vom 19. Mai bis zum 14. Juni 1908) und als Resultat ergab sich, wie bereits gesagt, die Bestätigung der an *Poa annua* gemachten Beobachtungen.

Bezüglich des Einflusses des Lichtes wurden der Untersuchung unterworfen: *Poa annua*, *P. pratensis*, *P. vivipara* und *Panicum Crus-Galli*, welche ebenso wie *Panicum lineare* und *P. sanguinale*, deren Triebe sich fast horizontal mit der Erdoberfläche ausbreiten, oder diese nur leicht über dieselbe erheben, deutlich die früheren Schlußfolgerungen hinsichtlich der Unabhängigkeit der Entwicklung und Tätigkeit der Entfaltungspolster von der Schwerkraft bestätigten.

Bei allen Versuchen, welche zum Teil im Dunkeln, zum Teil unter farbigen Glasglocken, teils im Zimmer, teils im Freien angestellt wurden, war den Pflanzen die Möglichkeit völlig freier Luftkommunikation vermittelt besonderer weiter Öffnungen an der Basis der Glocken belassen.

In allen Fällen spreizten sich die Blütenstände fast normal, bald ein wenig später, bald ein wenig früher, als bei den daneben, unter farblosen Glasglocken befindlichen Kontrollexemplaren.

Als Beispiel führe ich hier die Beobachtungen über den Verlauf eines dieser Versuche mit *Poa annua* an.

Dieser Versuch der Lichtentziehung der Pflanzen im Moment des Austritts des Blütenstandes aus den Blattscheiden wurde am 8. August 1908 im Dunkelzimmer des Laboratoriums angestellt. Ein Begießen fand nur ziemlich selten statt, um ein Entwickeln von Pilzen zu verhindern. Jeden dritten Tag, während der ganzen Versuchsdauer, wurde die Pflanze einer vergleichenden Betrachtung unterworfen. Am 23. August wurde der Versuch als abgeschlossen betrachtet, denn die Poapflanze entfaltete ihre chlorotischen, schwachen Blütenstände und spreizte, mit Hilfe von sehr gut entwickelten Bewegungspolstern die Seitenachsen vom Hauptstengel beinahe unter einem rechten Winkel.

Am 17. August 1908 wurden zwei Exemplare in genau demselben Entwicklungsstadium wie im vorerwähnten Versuche unter eine rote Glasglocke gebracht. Schon nach Verlauf von 3 Tagen waren durch die Wand der Glasglocke die kurzen, aber kräftig entwickelten, auseinandergespreizten und bereits blühenden Blütenstände sichtbar. Der durch die Tätigkeit von ausgezeichnet entwickelten Entfaltungspolstern hervorgerufene Spreizungswinkel erwies sich nach Abnahme der Glasglocke am 23. August in vielen Fällen bedeutend größer als ein rechter Winkel. Die Winkelmessung ergab Resultate, die in den Grenzen von 115—130° schwankten.

Eine genau ebensolche Spreizung zeigte sich an denjenigen Exemplaren von *Poa*, welche gleichzeitig mit den vorigen unter eine blaue Glasglocke gebracht worden waren. Dieser Versuch dauerte jedoch länger, nämlich bis zum 30. August, und die dem Einflusse des blauen Lichtes unterworfenen Pflanzen zeichneten sich durch ein ungewöhnlich dunkles Grün aller ihrer Triebe aus.

*

*

*

Bei einer anderen Versuchsserie war die Veranstaltung eine etwas andere, denn anstatt die ganze Pflanze mit einer farbigen Glasglocke zu bedecken, führte ich in hohe und weite, farbige oder mit Ruß geschwärzte Glaszylinder nur einzelne Triebe ein, welche, aus der Blattscheide heraustretend, sich genau ebenso entfalteten, wie es in den vorher beschriebenen Fällen geschah.

Nachdem ich mich auf diese Weise von der vollständigen oder relativen Unabhängigkeit der Entwicklung und Tätigkeit der Polster von den oben erwähnten Agentien überzeugt hatte, schien es mir durchaus notwendig, wenigstens annähernd den Verlauf der Spreizung der Seitenäste erster Ordnung zu bestimmen und zwar sowohl in demjenigen Falle, wenn im Knoten nur eine einzige Achse vorhanden ist, als auch dann, wenn deren mehrere dort vorhanden sind. Zu diesen Untersuchungen wählte ich wiederum *Dactylis*, *Poa* und *Bromus*, d. h. Pflanzen mit einer verschiedenen Anzahl von seitlichen Blütenästen. Die Pflanzen wurden in Töpfe gepflanzt und im Laboratorium an die während der ganzen Versuchsdauer geöffneten Fenster gestellt, so daß sie sich unter genau denselben Temperaturverhältnissen befanden, wie die im Freien wachsenden Individuen. Die Methode der Bestimmung des Charakters der Bewegung war folgende:

Auf den Töpfen wurden zwei Markierungszeichen in der Entfernung von 90° voneinander angebracht und zwar derartig, daß die durch sie hindurchführenden Ebenen entweder zugleich auch durch die zu untersuchende Achse liefen, oder zum mindesten mit derselben parallel verliefen.

Diese Töpfe wurden auf einen genau gezeichneten und seinerseits in vier Teile geteilten Kreis gestellt, welcher sich in einer bestimmten Entfernung von einer Auerschen Gaslampe befand, welche an ihrem unteren Teile von einer metallischen Spiegelfläche umgeben war, durch welche die Bündel der mehr oder weniger parallelen Lichtstrahlen reflektiert wurden.

Hinter die Pflanze wurde, möglichst nahe an die zu untersuchende Achse, ein Glasschirm gestellt, auf welchen nach Bedarf Streifen von graduiertem Papier geklebt wurden.

Nachdem auf dieses Papier mit möglichster Genauigkeit der Schatten eingezeichnet worden war, welchen der ganze Trieb, oder nur die zu untersuchende Achse auf dasselbe warf, wurde der Topf um 90° gedreht und dieselbe Manipulation wiederholt.

Auf diese Weise wurden jedesmal zwei gegenseitig perpendikuläre Projektionen der Achsen auf das Papier übertragen. Hierzu muß noch bemerkt werden, daß die Lichtquelle unbeweglich festgestellt wurde. Da nun aber auch der Topf denselben, sozusagen dauernd beibehaltenen (d. h. für die Dauer des Versuches) festen Platz inne hatte, so veränderte sich ausschließlich nur der Standort des Schirmes, welcher je nach dem Grade der Spreizung der Achse in der perpendikulären Ebene gerückt werden mußte.

Um nun imstande sein zu können, die Bewegung der Achsen, wenn deren mehrere vorhanden waren, zu verfolgen (*Bromus*), so

wurden an den oberen Enden der Ährchen vermittelst Syndetikon Merkzeichen ein wenig unterhalb ihrer abgeschnittenen Spitzen angeklebt. Das Abschneiden der Spitzen der Ährchen bei *Bromus* erwies sich als notwendig, weil die anfänglich dicht zusammengeschlossene Bündel bildenden Achsen mit der fortschreitenden Entwicklung und Aufblühens der Ährchen sich nach den Seiten zu entfalteten und dadurch ein richtiges und genaues Aufzeichnen des Schattens verhinderten.

Außer den an den zu untersuchenden Seitenästen befestigten Merkzeichen wurden auch noch kleine Papierstückchen an dem Hauptstengel befestigt und zwar an der einen Seite unterhalb der Knoten, aus welchen die Seitenäste sich abzweigen und auf der andern Seite oberhalb derselben; es geschah dies zu dem Zwecke, sich zu überzeugen, ob nicht etwa die Achse während der Untersuchungsdauer der Spreizung weiter wächst.

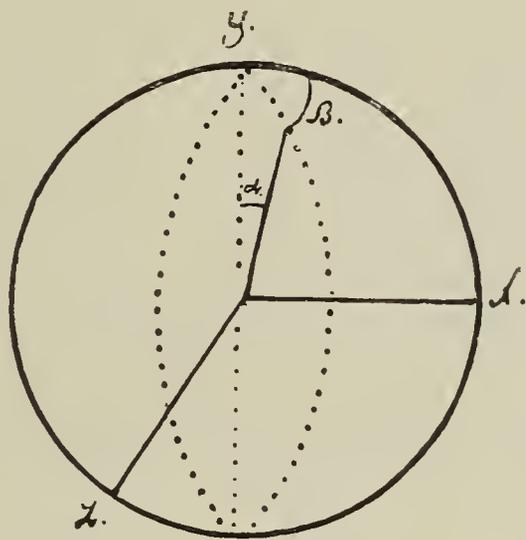


Fig. 2.

Die Länge der Seitenäste wurde bei jeder Aufzeichnung des Schattens durch direkte Zirkelmessung festgestellt.

Schließlich ist noch zu bemerken, daß der Blütentrieb an mehreren mit Tusche bezeichneten Stellen an ein Holzstäbchen befestigt wurde, um Veränderungen in der Lage der Achse zu vermeiden, hervorgerufen durch interzelluläres Wachstum der unteren Teile des Triebes, welcher bei der Intensität dieses Prozesses sich unterhalb der Befestigungsstelle des Blütenstandes bogenförmig nach außen krümmte. Aus der Zusammenstellung der auf diese Weise ungefähr alle 24 Stunden aufgezeichneten Stellungen der Achsen ergaben sich für jeden Fall je zwei Kurven, auf Grund deren unter Berücksichtigung von Beobachtungsfehlern sich eine Schlußfolgerung hinsichtlich der Bewegung der Achsen und der Richtung derselben während der Schlußmomente der Spreizung ziehen ließ.

Als Beispiel führe ich hier zwei Beobachtungen *Dactylis* (mit einer Achse am Knoten), eine für *Poa* (je zwei Achsen am Knoten) und eine für *Bromus* an, bei welchem, wie bereits erwähnt, an den unteren Knoten des Blütenstandes normaler Weise je vier Achsen vorhanden zu sein pflegen. Weiter nach oben hinauf haben die Knoten je drei, je zwei oder auch nur je einen Ast.

Zur Bestimmung des Verlaufes der Spreizung der Achse im Raume war es notwendig, die im Laufe der Zeit auftretenden Veränderungen der Winkel α und β zu kennen, von welchen der erstere (α) uns die Stellung des Seitenastes zur vertikalen Achse y , der andere (β) diejenige zur Ebene $x y$ angab. (Fig. 2.)

Beide Größen wurden aus den Dreiecken $A B C$ und $A D C$ (Fig. 3) berechnet.

Aus $\triangle A D C$: $A C = \sqrt{x^2 + z^2}$, während aus $\triangle A B C$: $y = A C \cdot \cotg \alpha$; demnach: $y = \sqrt{x^2 + z^2} \cdot \cotg \alpha$; und $\tg \alpha = \frac{\sqrt{x^2 + z^2}}{y}$.

Aus $\triangle A D C$: $z = x \cdot \tg \beta$; demnach: $\tg \beta = \frac{z}{x}$.

Aus den Beobachtungen ergaben sich die Größen x , y und z , und aus diesen wurden nach den oben angeführten Formeln die Winkel α und β berechnet.

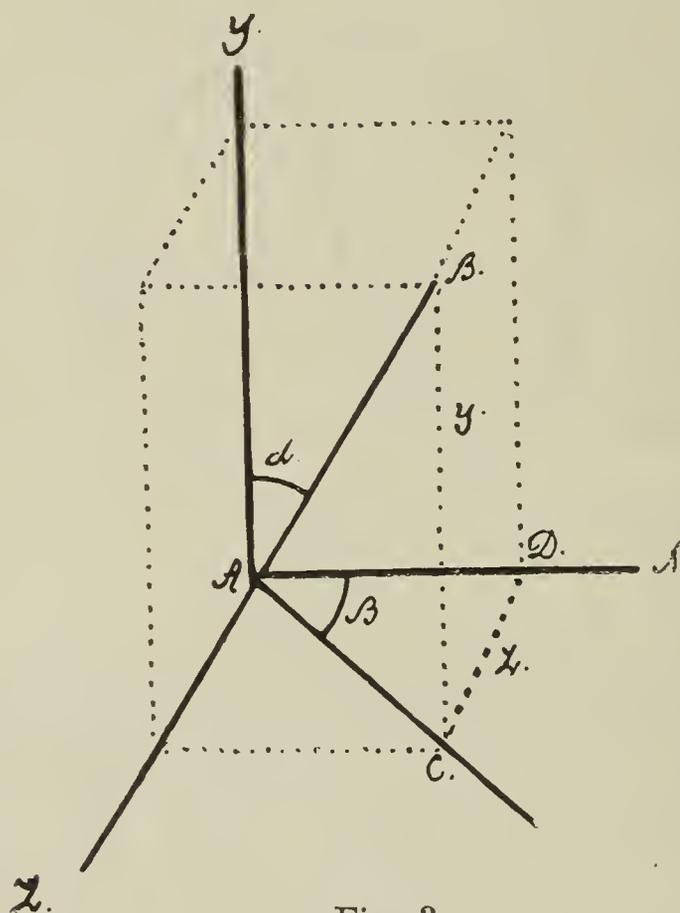


Fig. 3.

Wenn nun die Größen dieser beiden letzteren auf die beiden perpendikulär zueinander stehenden Achsen abgetragen wurden, so ließ sich leicht auf der Ebene die allmähliche Spreizung der Achse darstellen, wobei zu berücksichtigen ist, daß zu einer noch vollkommeneren Vorstellung man sich die Zeichnung als zum Zylinder gerollt denken muß.¹⁾

Der Verlauf der Spreizung der alleruntersten Seitenachse bei *Dactylis glomerata*.

Die Beobachtung begann am 17. September 1909 und die Messungen wurden, mit Ausnahme des 19. September, täglich zu derselben Zeit, immer aber erst nach Verlauf von zwei Stunden nach dem Begießen der Pflanzen, ausgeführt.

¹⁾ Die Konstruktion der Kurven verdanke ich dem Ingenieur Herrn Pozryski, welchem ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank dafür ausspreche.

Die Größen x , y und z ergaben sich wie folgt:

Datum	y	x	z
17. Sept.	23 mm	11 mm	1 mm
18. "	7,5 "	27 "	6,5 "
20. "	— 4,0 "	28 "	1,5 "
21. "	— 10,0 "	24 "	1,5 "
22. "	— 13,5 "	27 "	0 "
23. "	— 14,0 "	21 "	— 1,4 "
24. "	— 17,0 "	21,5 "	— 1,0 "
26. "	— 19,5 "	19,0 "	— 2,0 "
28. "	— 19,0 "	16,5 "	0,0 "

Daraus ergeben sich die $\sphericalangle \beta$ und $\sphericalangle \alpha$ wie folgt:

Datum	$\sphericalangle \beta$	$\sphericalangle \alpha$
17. Sept.	5,5°	25,5°
18. "	14°	75,0°
20. "	3°	98°
21. "	4°	112,5°
22. "	0°	116,5°
23. "	— 4°	124,0°
24. "	— 2,5°	128,5°
26. "	— 6,0°	135,0°
28. "	0	139,0°

Die daraufhin konstruierte Kurvenlinie zeigt folgende Gestalt:

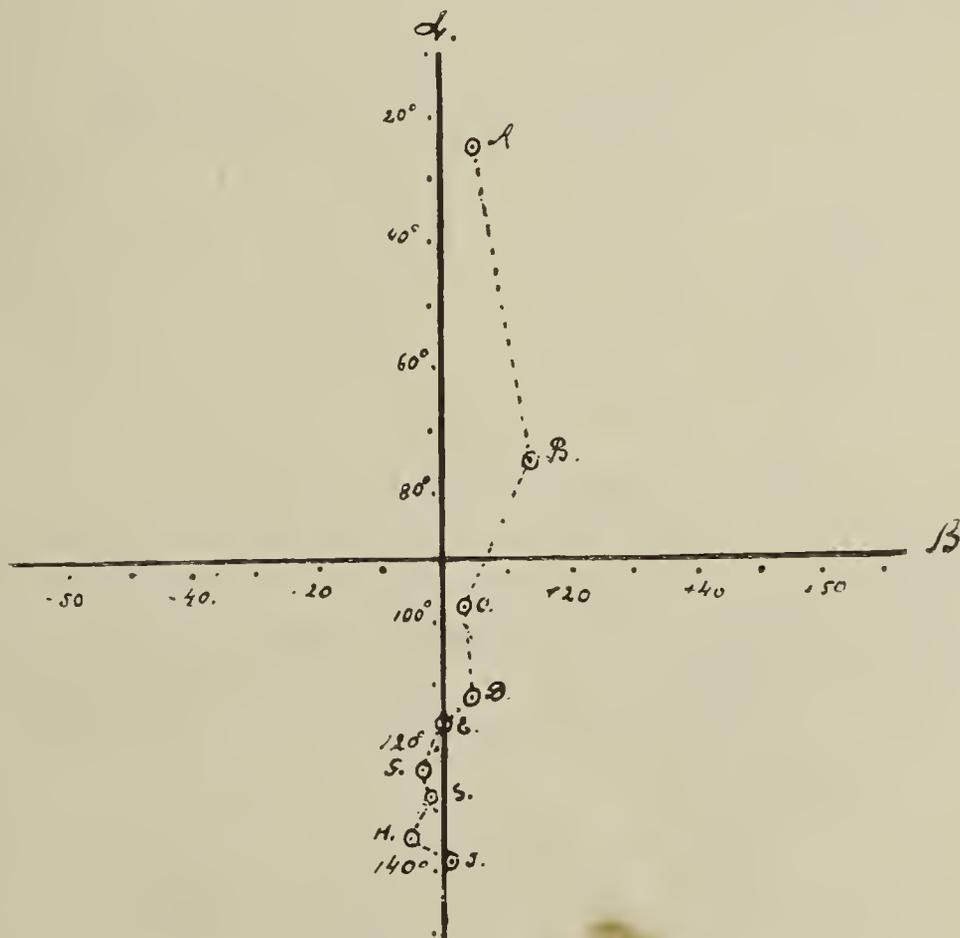


Fig. 4. *Dactylis glomerata*. Ser. 6.

Auf diese Weise ergibt sich, daß ganz zu Anfang die Bewegung der Achse am schnellsten geschieht (Spreizungsfortbewegung

vom 17. zum 18. September = 50°) und später die tägliche Spreizung derselben schwächer wird. Außerdem zeigt sich, daß der Ast fortwährend die Ebene der Abwärtsbewegung verändert, bald nach der einen, bald nach der anderen Seite, im Vergleich zu seiner ursprünglichen Lage. In den ersten 24 Stunden bewegt sich die Achse nach unten und, sagen wir, nach links; im Verlauf der folgenden zwei Tage rückte sie nach unten, ging aber zugleich aus der ursprünglichen Lage nach rechts über und verbleibt dann schon, sich immer mehr nach unten senkend, auf dieser Seite, indem sie sich derselben bald nähert, bald weiter von ihr entfernt. (Vergl. den Verlauf des Winkels β .)

Verlauf der Spreizung des zweiten Astes von unten des Blütenstandes von *Dactylis glomerata*.

Die Beobachtung begann am 19. September 1909; die Einzeichnung geschah nach je 24 Stunden (nach Verlauf von 2 Stunden

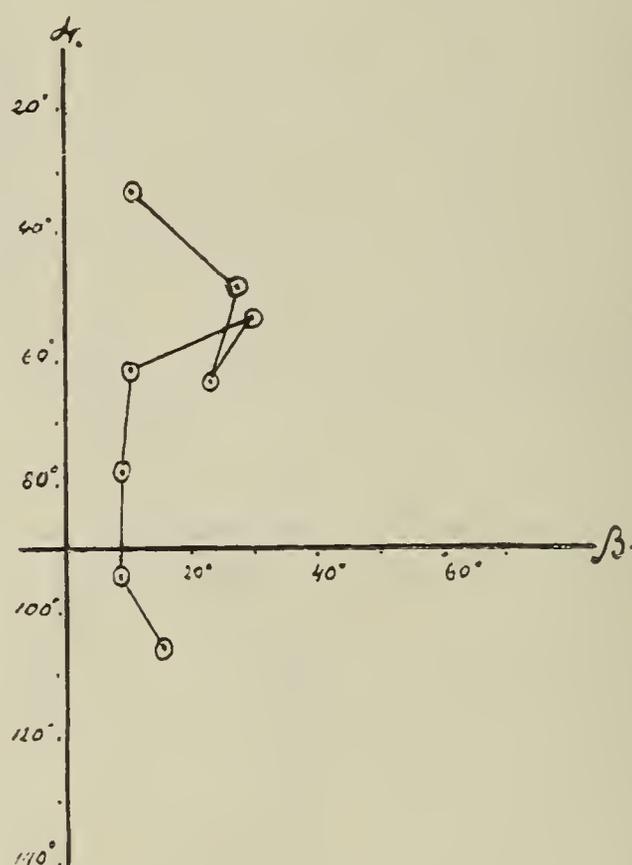


Fig. 5. *Dactylis glomerata*. Ser. c, I.

nach der Begießung der Pflanzen) bis zum 24. September, von da ab fand die Beobachtung nach je zwei Tagen statt bis zum 29. September. Alsdann fing der Ast an sich nach rückwärts zu bewegen.

Datum	y	x	z
19. Sept.	18,5 mm	11,5 mm	4,0 mm
20. "	16,0 "	16,0 "	8,5 "
21. "	12,5 "	18,5 "	8,0 "
22. "	14,0 "	16,5 "	9,5 "
23. "	10,5 "	19,0 "	3,5 "
24. "	4,0 "	19,0 "	3,0 "
26. "	— 1,5 "	19,0 "	3,0 "
28. "	— 5,5 "	18,5 "	5,0 "

Hieraus ergaben die \sphericalangle β und \sphericalangle α die folgenden Größen:

Datum	\sphericalangle β	\sphericalangle α
19. Sept.	19°	33°
20. "	28°	48,5°
21. "	23,5°	63,5°
22. "	30°	53,5°
23. "	10,5°	61,5°
24. "	9°	78,5°
26. "	9°	94,5°
28. "	15,5°	106,5°

Die Kurvenlinie der Spreizung zeigte die in Fig. 5 wieder-gegebene Gestalt, d. h. sie zeigte wiederum darauf hin, daß bei der Abwärtsbewegung der Seitenast die Ebene dieser Bewegung ändert. Die vom 21. bis zum 22. September beobachtete Aufwärtsbewegung der Achse muß augenscheinlich dem beträchtlichen Ver-falle des Turgors des Entfaltungspolsters zugeschrieben werden, der durch nicht näher zu bestimmende Ursachen hervorgerufen wurde.

Verlauf der Spreizung einer der beiden Achsen des unteren Knotens des Blütenstandes von *Poa annua*.

Die Beobachtung begann am 13. September und wurde ab-geschlossen am 17. September, nachdem die Achse keine weitere Abwärtsbewegung mehr zeigte.

Datum	y	x	z
13. Sept.	13,5 mm	3 mm	8,5 mm
14. "	15,5 "	2 "	7,0 "
15. "	13,0 "	8 "	11,0 "
16. "	9,5 "	10,5 "	9,5 "
17. "	8,5 "	10,5 "	10,0 "

Den erhaltenen Resultaten entsprechend, veränderten sich die \sphericalangle α und \sphericalangle β folgendermaßen:

Datum	\sphericalangle β	\sphericalangle α
13. Sept.	70,5°	33,5°
14. "	74,5°	25,5°
15. "	54,0°	45,0°
16. "	42,0°	56,0°
17. "	45,0°	59,0°

Die in Figur 6 dargestellte Kurvenlinie zeigte, daß auch hier sich ganz dasselbe wiederholt wie bei *Dactylis glomerata*; der Ast

bewegt sich nach abwärts nicht in einer und derselben Ebene und, wie solches zu erwarten war, beeinflusst die Nachbarschaft der andern, mit dem Entfaltungspolster versehenen Achse den der Untersuchung unterworfenen Ast insofern, als die Ebene seiner end-

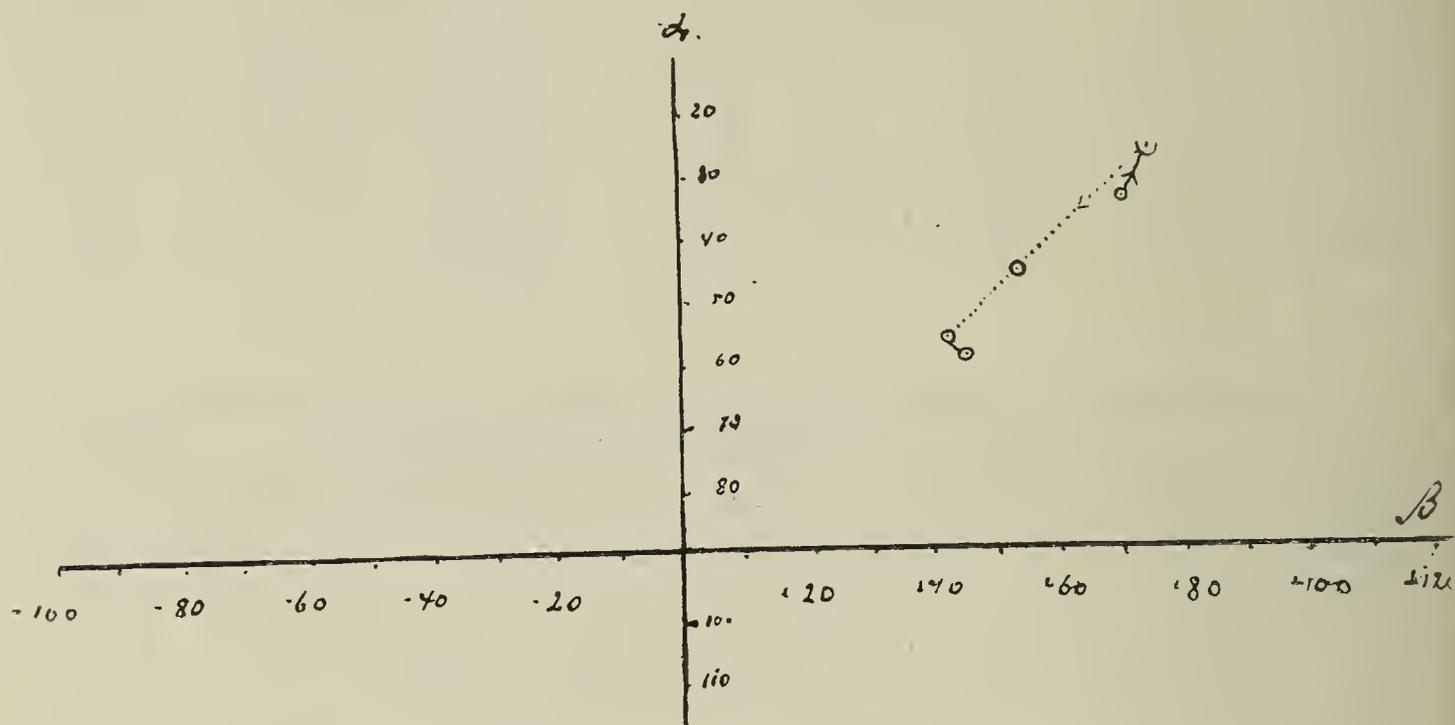


Fig. 6. *Poa annua*. Ser. C.

gültigen Ruhestellung sehr von der ursprünglichen abweicht (bei *Dactylis* schwankt die Differenz zwischen $5,5^{\circ}$ — $6,6^{\circ}$, während sie bei *Poa* = 25° beträgt).

Verlauf der Spreizung der drei Seitenäste des unteren Knotens im Blütenstande von *Bromus lanuginosus*.

Die Beobachtung begann am 3. September, wurde beendet am 15. September. Die Größen x , y und z drücken sich in folgenden Ziffern aus:

Achse A.

Datum	y	x	z
3. Sept.	34 mm	14, mm	23,5 mm
6. "	33 "	17,5 "	27,0 "
9. "	30 "	21,5 "	29,5 "
11. "	27 "	25,0 "	34,0 "
13. "	24 "	25,0 "	37,0 "

Achse B.

Datum	y	x	z
3. Sept.	27,5 mm	8,0 mm	2,0 mm
6. "	30,0 "	6,0 "	2,0 "
9. "	29,0 "	5,8 "	5,0 "
11. "	27,5 "	6,5 "	7,0 "
13. "	25,0 "	5,0 "	9,0 "
15. "	24,0 "	4,0 "	11,0 "

Achse C.

Datum	y	x	z
3. Sept.	15 mm	3,5 mm	14,0 mm
6. "	12 "	7,0 "	16,5 "
9. "	10,5 "	8,5 "	18,5 "
11. "	9,5 "	9,5 "	20,0 "

Hieraus ergibt sich der Verlauf der Veränderungen der \sphericalangle α und β in folgender Weise:

Achse A.

Datum	$\sphericalangle \beta$	$\sphericalangle \alpha$
3. Sept.	+ 59°	39°
6. "	+ 57°	44,5°
9. "	+ 54°	50,5°
11. "	+ 54°	57,0°
13. "	+ 56°	77,5°

Achse B.

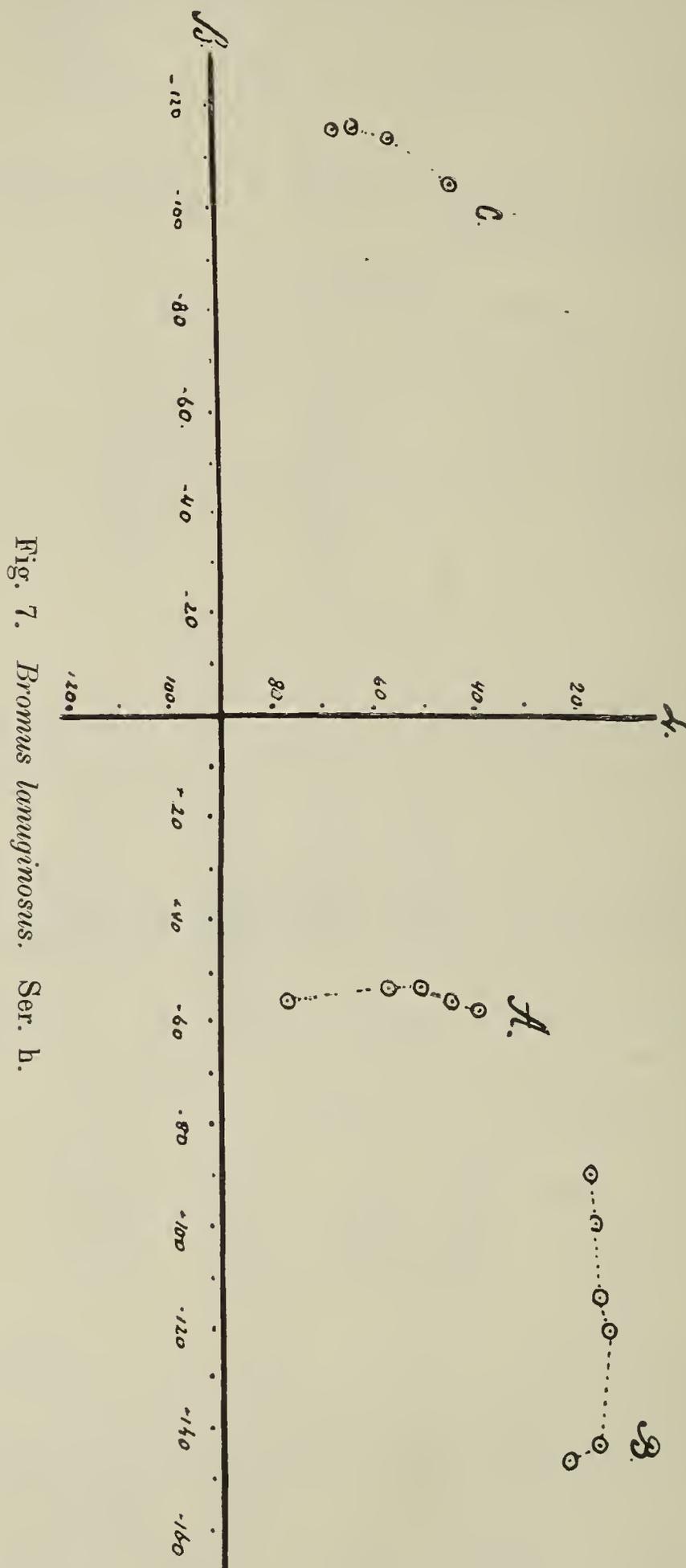
Datum	$\sphericalangle \beta$	$\sphericalangle \alpha$
3. Sept.	- 14 + 180 = 166°	17°
6. "	- 18,5 + 180 = 161,5°	12°
9. "	- 41,0 + 180 = 139°	15°
11. "	- 47 + 180 = 133°	19°
13. "	- 61 + 180 = 119°	22,5°
15. "	- 70 + 180 = 110°	26,0°

Achse C.

Datum	$\sphericalangle \beta$	$\sphericalangle \alpha$
3. Sept.	76 - 180 = - 104°	44°
6. "	67 - 180 = - 113°	56°
9. "	65 - 180 = - 115°	63°
11. "	65 - 180 = - 115°	67°

Mit einem Worte, es zeigt sich, wie aus den auf der Ebene konstruierten Kurvenlinien ersichtlich ist (Fig. 7), daß die Achse A, als mittlere, zur Zeit der Abwärtsbewegung kaum merklich die Ebene dieser Bewegung verändert; Achse C rückt, sagen wir, seitlich nach rechts um 11°, während der Ast B sich nur wenig nach abwärts bewegt, dafür aber stark nach links abweicht. Die Differenz der Winkel β beträgt, wenn wir die anfängliche und die endgültige Lage der Achse B vergleichen, = 56°. Hierbei ist zu bemerken, daß die Achse B in den ersten 24 Stunden sich um 4,5° nach aufwärts bewegte, während sich zu gleicher Zeit die Achsen A und C nach unten senkten.

Als Resultat gelangen wir zu der Schlußfolgerung, daß die Blütenäste der Gräser bei ihrer in größerem oder geringerem Maße stattfindenden Abwärtsbewegung von Tag zu Tag die Ebene dieser



Bewegung verändern, d. h. die Blütenstände entfalten ihre Achsen zickzackartig.

Die an die Äste angeklebten Merkzeichen gestatteten zugleich auch, darauf zu achten, ob nicht bei den sich spreizenden Achsen

irgend welche deutlicher bestimmbare Torsionserscheinungen auftreten.

Bei *Dactylis* und *Poa* gelang es mir nicht, solche deutlich zu konstatieren, obgleich gewisse leichte Andeutungen hierzu bei ihnen vorhanden sind; dagegen ergab die Untersuchung von *Bromus*, daß hier die Äste bei ihrer Abwärtsbewegung Torsionserscheinungen

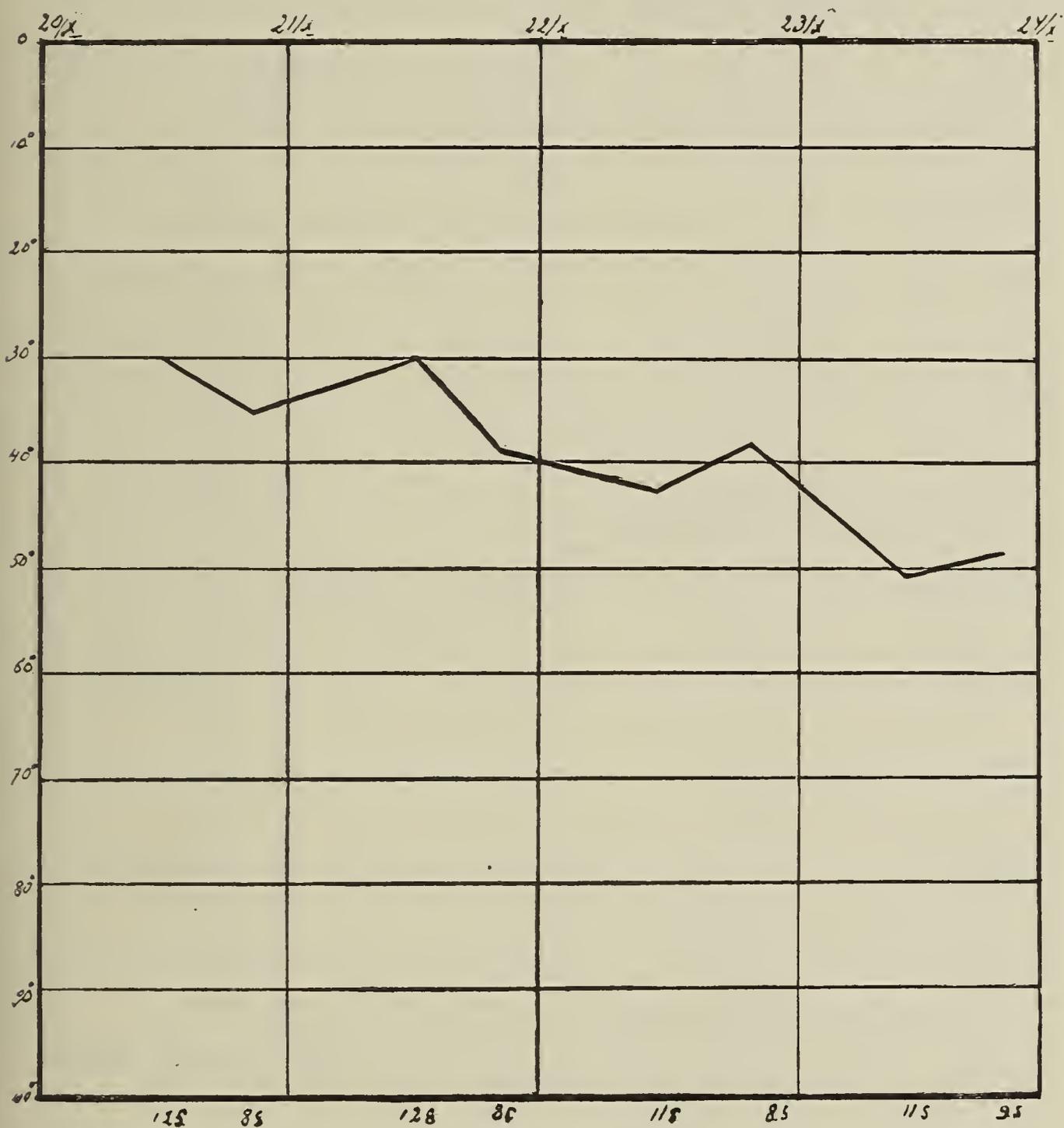


Fig. 8.

zeigen, und zwar sind dieselben besonders stark abhängig von den Turgorschwankungen, denn die Drehungen traten mit ungewöhnlicher Deutlichkeit bei aufeinanderfolgendem Austrocknen und Begießen der Pflanzen auf.

Dadurch werden die Annahmen Schwendeners bestätigt, welcher in seiner bekannten Abhandlung über *Mimosa pudica* auf die theoretische Möglichkeit hinweist vom Vorhandensein einer Rotation der Organe um ihre Achse, sogar in solchen Fällen, wenn das ihre Struktur bildende Zellgewebe keine „schraubenlinig ver-

laufende Reihen bildet, sondern wenn das Parenchym Longitudinalreihen aufweist¹⁾

Die gänzliche Unabhängigkeit der Entwicklung der Bewegungspolster vom Lichte wies schon a priori auf die Möglichkeit der Abwesenheit von nyktinastischen Bewegungen hin, was auch vollständig durch die an den Achsen verschiedener Gräser angestellten Versuche bestätigt wurde.

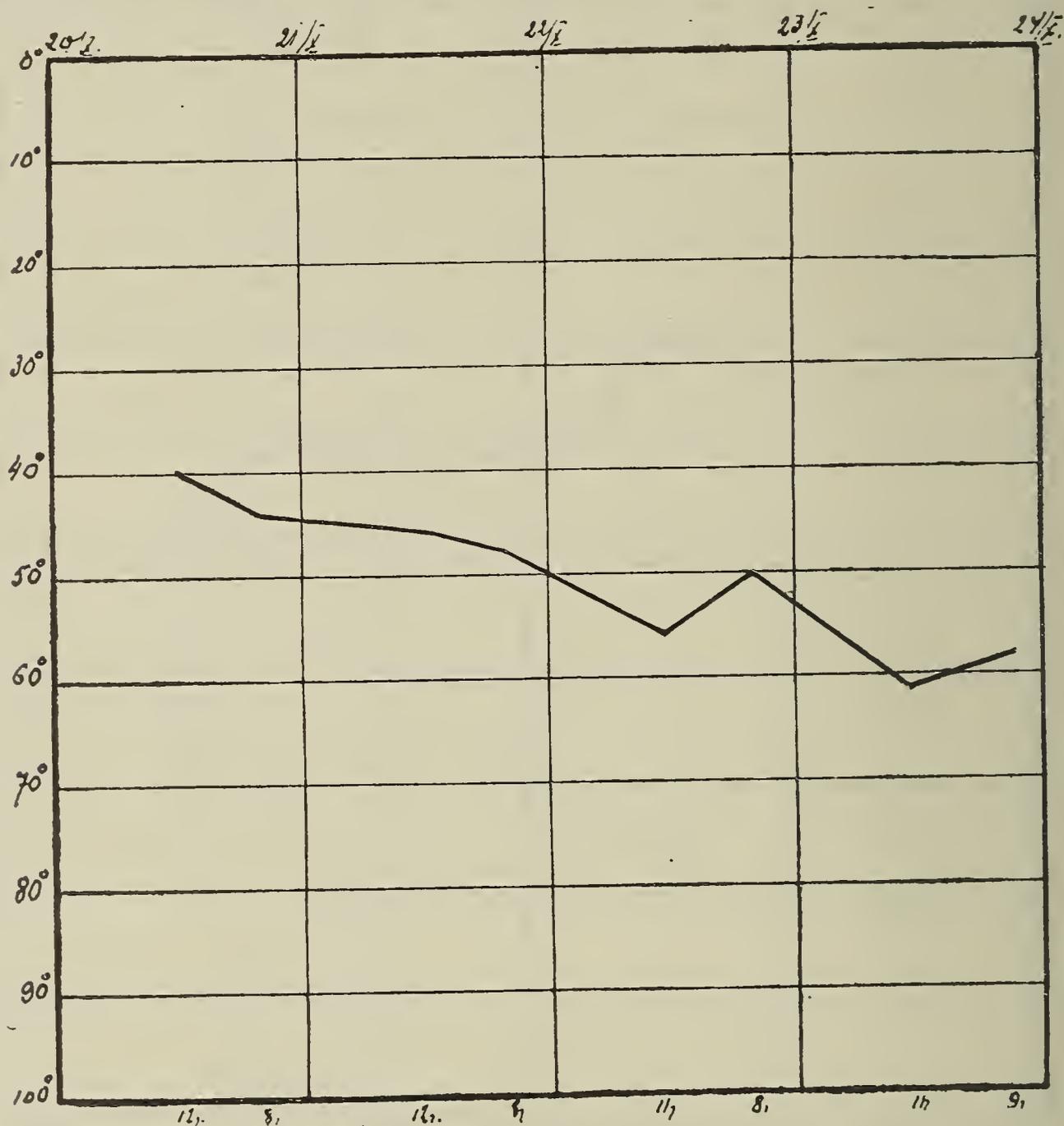


Fig. 9.

Die Untersuchung an *Bromus lanuginosus* ergab, daß die Lage der Achsen am Tage und abends schwanken kann, jedoch nicht in einem bestimmten Sinne, sondern bald nach dieser, bald nach jener Seite; mit anderen Worten: die Achsen bewegten sich abends bald nach oben, bald nach unten.

So waren zum Beispiel am 20. Oktober 1909 mittags die Achsen des dritten Knotens von unten des Blütentriebes in folgender Weise von der Hauptachse abgespreizt: Achse A um 30°,

¹⁾ Schwendener, l. c. p. 29.

Achse *B* um 40° ; abends zwischen 8 und 9 Uhr betrug der Spreizungswinkel bei Achse *A* 34° , bei Achse *B* 44° ; am 21. Oktober 1909 mittags um 12 Uhr betrug der Spreizungswinkel bei Achse *A* 30° , bei Achse *B* 46° ; um 8 Uhr abends betrug der Spreizungswinkel bei Achse *A* 38° , bei Achse *B* 48° .

Dagegen am 22. Oktober 1909 um 11 Uhr vormittags betrug der Spreizungswinkel bei Achse *A* 42° , bei Achse *B* 56° , und um 8 Uhr abends bei Achse *A* 38° , bei Achse *B* 50° .

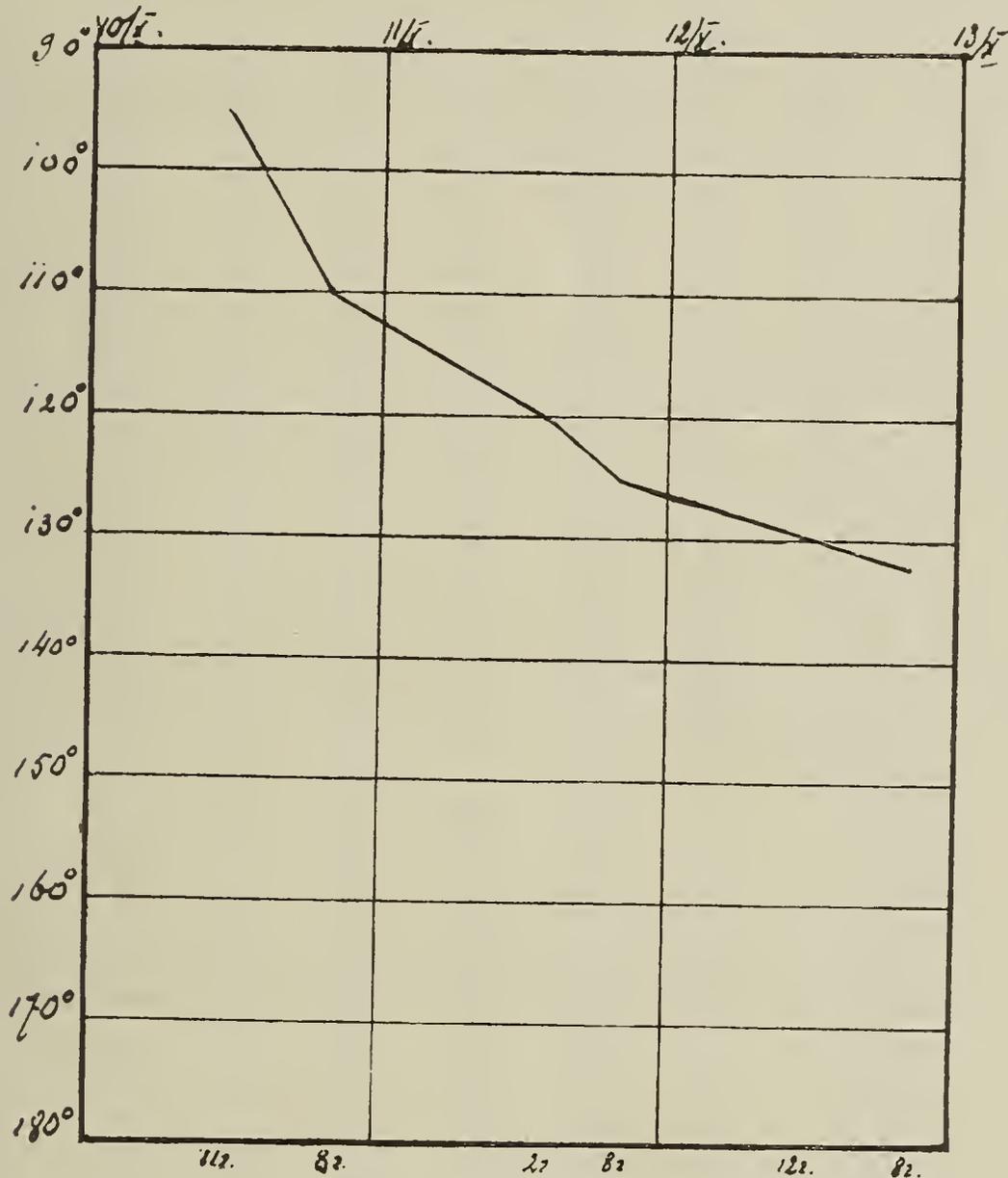


Fig. 10.

Am 23. Oktober 1909 um 11 Uhr vormittags betrug der Spreizungswinkel bei Achse *A* 50° , bei Achse *B* 61° , und abends um 9 Uhr bei Achse *A* 48° , bei Achse *B* 58° .

Ganz ähnliche, sozusagen Vor- und Rückwärtsneigungen wurden auch an den Achsen der unteren Knoten beobachtet.

Etwas anders verhielt sich die Sache bei *Poa trivialis* oder *Dactylis glomerata*. Bei dieser letztgenannten Graminee zum Beispiel betrug der Spreizungswinkel der unteren Achse am 10. Oktober 1909 um 11 Uhr vormittags 95° , am Abend desselben Tages 110° ; am folgenden Tage um 2 Uhr nachmittags 120° , abends um 8 Uhr 125° ; am 12. Oktober um 12 Uhr mittags 130° , abends 128° ; mit anderen Worten: die Achse neigt sich, ohne jegliche

208 Woycicki, Bewegungseinrichtungen an den Blütenständen der Gramineen.

Rückwärtsbewegungen, sowohl am Tage wie auch des Nachts stets nach abwärts.

Bei *Poa* betrug der Spreizungswinkel am 18. Oktober 1909 mittags bei Achse *A* 85° , bei Achse *B* 87° ; um 8 Uhr abends des-

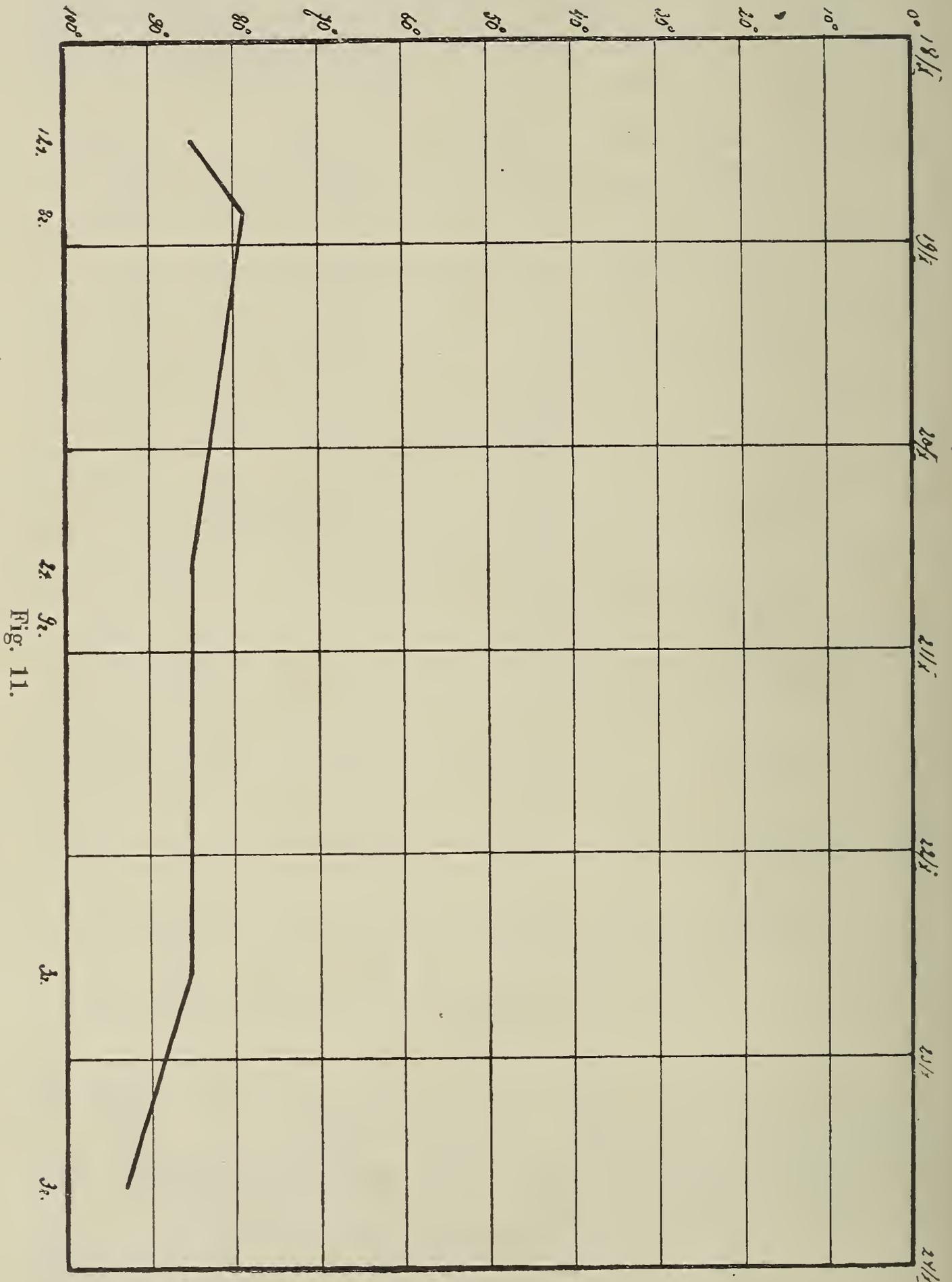


Fig. 11.

selben Tages bei Achse *A* 79° , bei Achse *B* 80° ; nach zwei Tagen, d. i. am 20. Oktober um 2 Uhr nachmittags, betrug der Spreizungswinkel wiederum bei Achse *A* 85° , bei Achse *B* 87° ; abends um 9 Uhr bei Achse *A* 85° , bei Achse *B* 65° .

Am 20. Oktober nachmittags gegen 3 Uhr befand sich die Achse *A* immer noch in derselben Lage; die Achse *B* hatte sich um 88° von der Hauptachse entfernt; am 23. Oktober um 3 Uhr nachmittags waren beide Achsen um 93° abgespreizt, und von

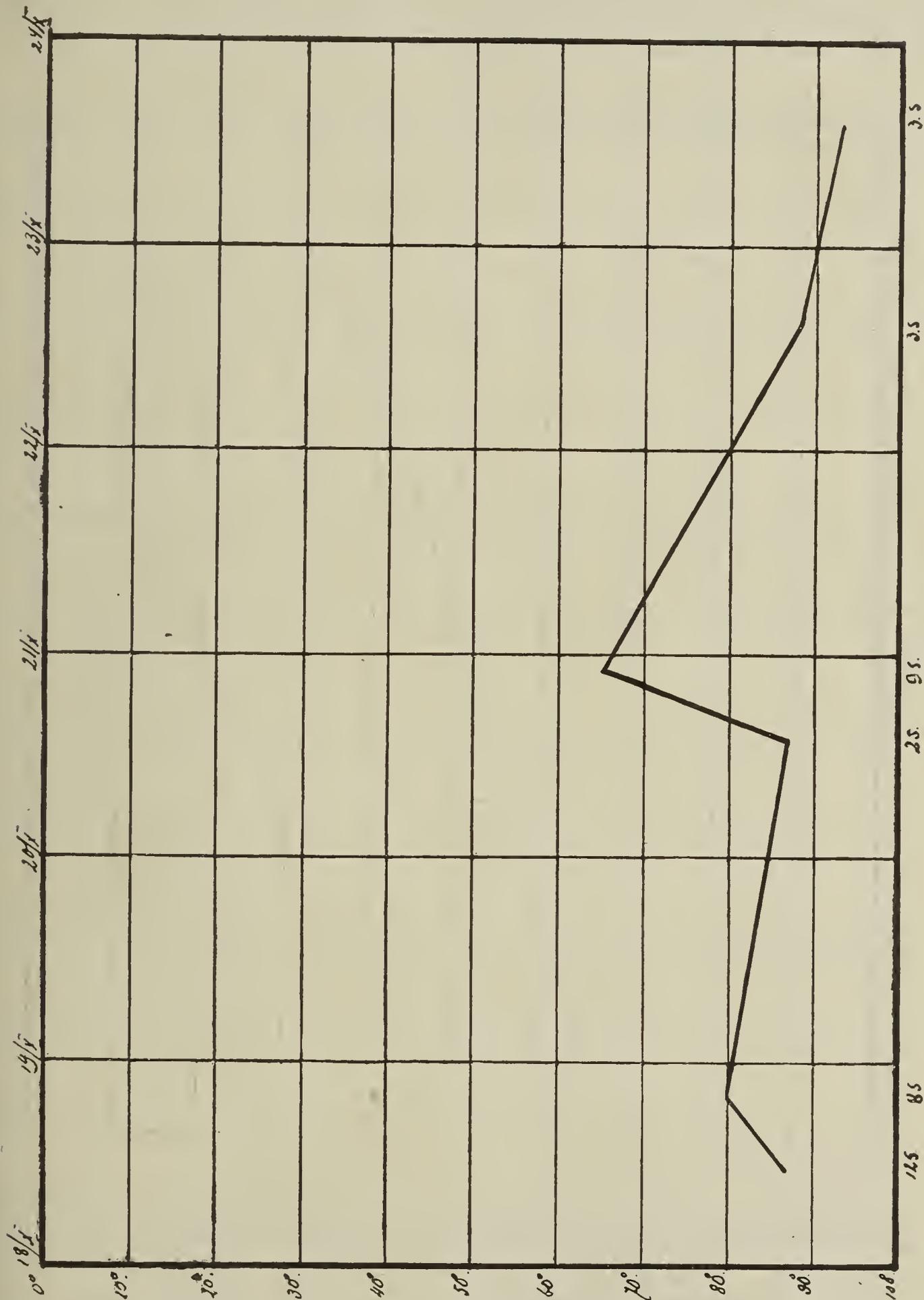


Fig. 12.

diesem Moment fingen sie wieder an, sich ein wenig zurück zu bewegen.

Indem ich zu größerer Deutlichkeit die Sache durch Kurvenlinien darstelle, so ergibt sich für die Achse *A* bei *Bromus lanuginosus* die Figur 8; für Achse *B* Figur 9. Für *Dactylis glo-*

merata ist die betreffende Kurve in Figur 10, und für *Poa trivialis* die Bewegung der Achse *A* in Figur 11, die Schwankung der Achse *B* in Figur 12 dargestellt.

Daß diese Schwankungen durch den Turgor, in alleiniger Abhängigkeit von der Verdunstung, verursacht wurden, war schon an und für sich zweifellos klar und es war sehr leicht, dieses Faktum

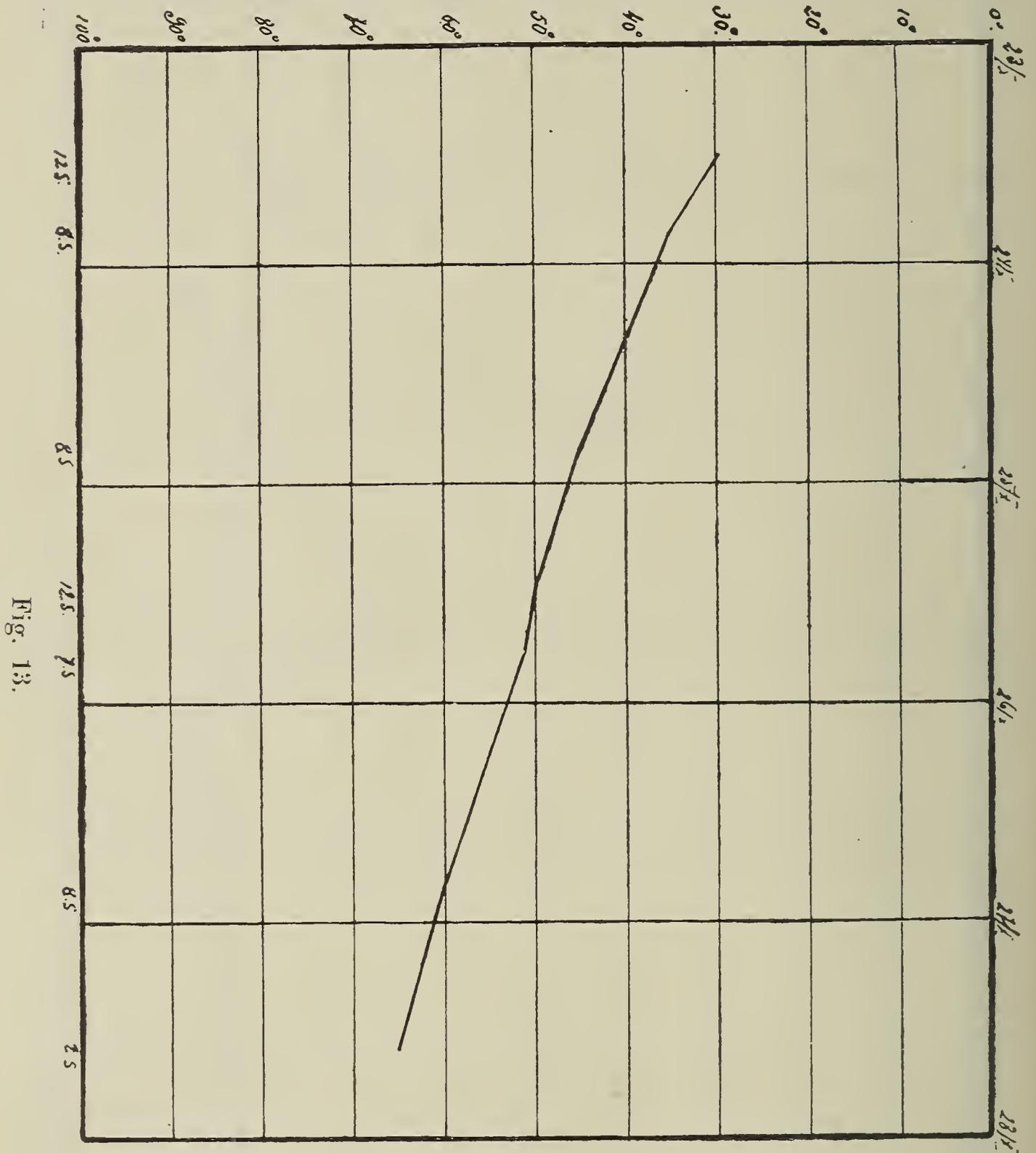


Fig. 13.

zu bestätigen, wenn die Pflanzen nicht nur einmal, wie solches bei den vorerwähnten Versuchen geschah, begossen wurden (eine Stunde vor Beginn der täglichen Messungen), sondern zweimal, d. h. auch vor den abendlichen Messungen (gegen 5 oder 6 Uhr abends), oder aber wenn die Pflanzen nach dem täglichen Begießen mit Glasglocken bedeckt wurden.

Alsdann ergab sich für denselben *Bromus* z. B., welcher unter den oben erwähnten Bedingungen die Kurve in Figur 8 oder 9 zeigte, eine Kurvenlinie, die dem in Figur 13 dargestellten Schema entsprach

(eine von den vier Achsen des zweiten Knotens), oder die Kurve Figur 14 (eine der drei Achsen des vierten Knotens).

Was für einen außerordentlichen Unterschied in der Lage der

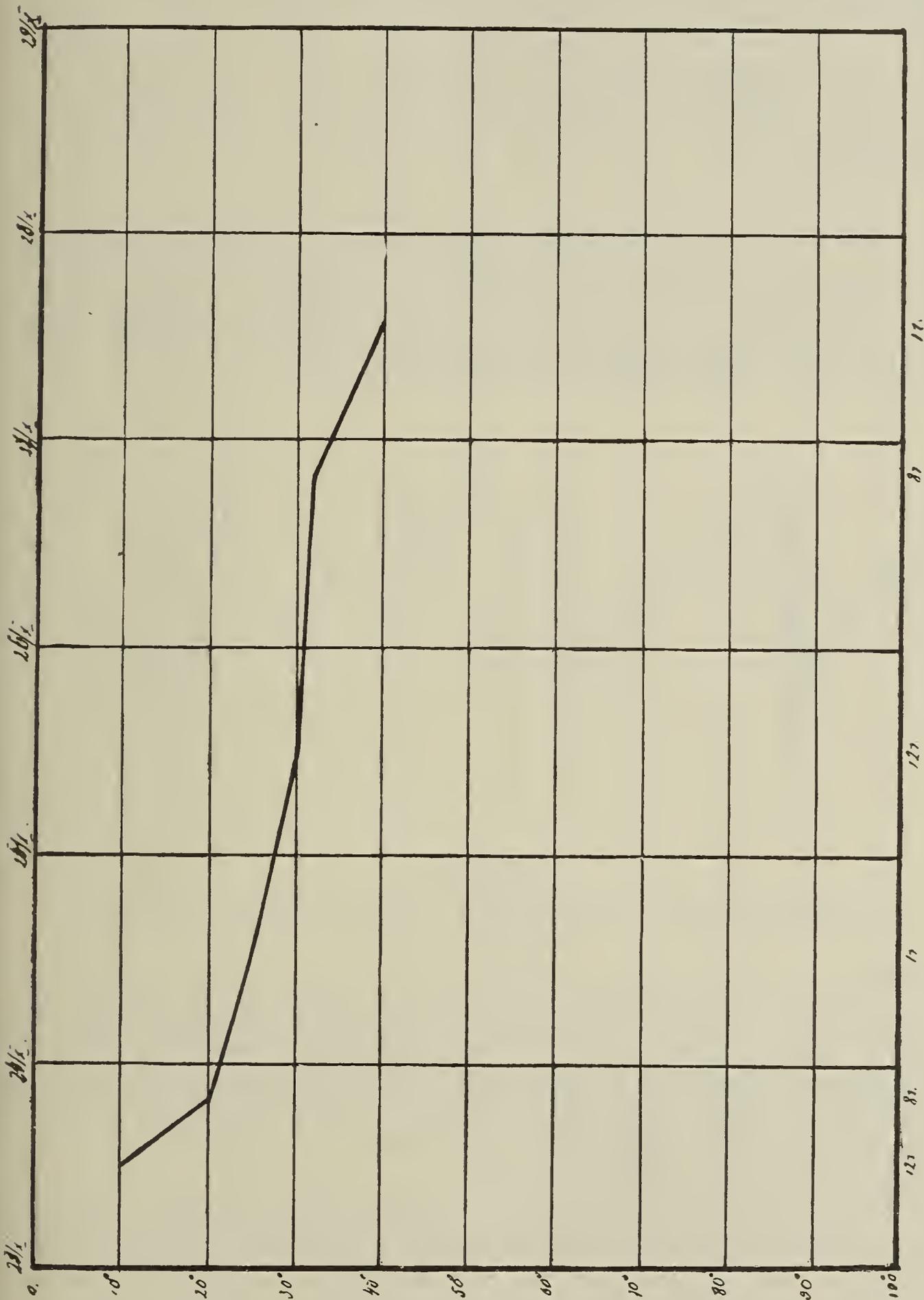


Fig. 14.

Seitenachse das Fallen oder Steigen des Turgors des Polsters hervor-
rufen kann, zeigt z. B. der folgende einfache Versuch:

Eines der Exemplare von *Bromus lanuginosus* wurde zwei
Tage lang nicht begossen. Die mittlere Achse des Knotenkomplexes,
welche vor Beginn des Versuches sich auf 70° geneigt hatte, be-
wegte sich innerhalb dieser zwei Tage bis auf eine Entfernung von

40° von der Hauptachse zurück. Als aber die Pflanze reichlich begossen worden war, trat sofort eine Spreizung der Achse ein, welche nach einigen Stunden aufmerksamer Beobachtung eine vollständige Rückkehr in ihre ursprüngliche Lage konstatieren ließ, d. h. sie führte eine Raumbewegung von 30° aus. In der ersten Stunde nach dem Begießen betrug der Abstand der Achse vom Hauptstengel 52°, nach Verlauf von zwei Stunden 57°, nach vier Stunden 65°, und nach Verlauf von fünf Stunden blieb sie in einer Distanz von 70° stehen.

Diese eben angeführten Fakta zeigten bereits deutlich den Weg an, auf welchem die Hauptquelle derjenigen Kräfte zu suchen war, durch deren Hülfe die Achsen in Bewegung gesetzt werden und diejenigen Lagerungen im Raume einnehmen, welche ihnen während der Blüteperiode charakteristisch sind.

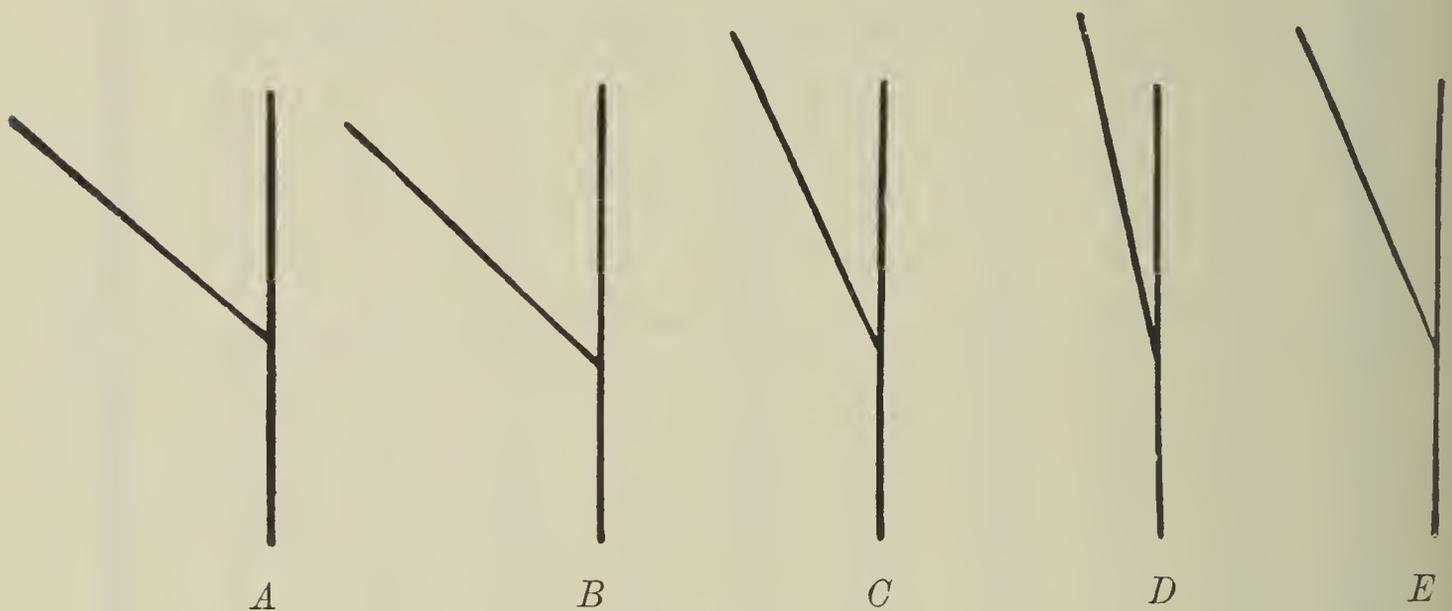


Fig. 15.

A Frisches Material. B Alc. abs. I. C H₂O (1 St.). D H₂O (19 St.).
E Alc. abs. II.

Auf der einen Seite spielt augenscheinlich der Turgor der Polster die Hauptrolle hierbei, andererseits aber bleibt auch ihr Wachstumsprozeß, wie z. B. aus den eben angeführten Beobachtungen hervorgeht, nicht ohne Einfluß auf die Lage der Achsen, denn er setzt dem durch Austrocknen der Pflanzen verursachten Zusammenschießen der Äste eine Grenze.

Zur genaueren Aufklärung der Rolle dieser beiden Agentien und deren gegenseitigen Beziehungen zueinander wurden mehrere Vertreter der Gräser mit verschiedenartigen Gelenkpolstern ausgewählt. Die Blütenstände wurden derartig in Teile geschnitten, daß an beiden Seiten des Knotens große Stücke der Internodien, sowohl der Haupt- als auch der Seitenachsen daran sitzen blieben. Dann wurden in hohen Petri-Schalen Beobachtungen über die Veränderungen der gegenseitigen Beziehungen der Äste unter der Einwirkung von Wasser, Alkohol und zehnpromzentiger Salpeterlösung, — welche aus dem Gefäße je nach Notwendigkeit vorsichtig durch die

Pipette¹⁾ entfernt wurden, — auf die zu untersuchenden Abschnitte angestellt. Es wurde z. B. von *Hierochloa odorata* Wahlbg. (aus der Gruppe der *Phalarideae*) ein unterer Knoten mit einem seiner Äste (Fig. 15, *A*) abgeschnitten und zunächst in absoluten Alkohol gebracht. Die Lage der Achsen veränderte sich unter diesen Bedingungen fast gar nicht. (Fig. 15, *B*.)

Derselbe Abschnitt aber brachte, nachdem er hierauf in reines Wasser überführt worden war, nach Verlauf von einer Stunde die Seitenachse in eine Stellung, wie sie Fig. 15, *C* zeigt, und behielt dieselbe später, nach Verlauf von 19 Stunden, endgültig in der auf Figur 15, *D* dargestellten Lage bei. Bei der Rückführung in absoluten Alkohol wurde der Seitenast wieder zurückbewegt. (Fig. 15, *E*.) Ein anderer Abschnitt von einem ebensolchen unteren Knoten, an welchem beide Seitenachsen belassen wurden, zeigte anfänglich eine solche Stellung, wie sie Figur 16, *A* darstellt. Im Alkohol näherten sich beide Achsen ein wenig unter-

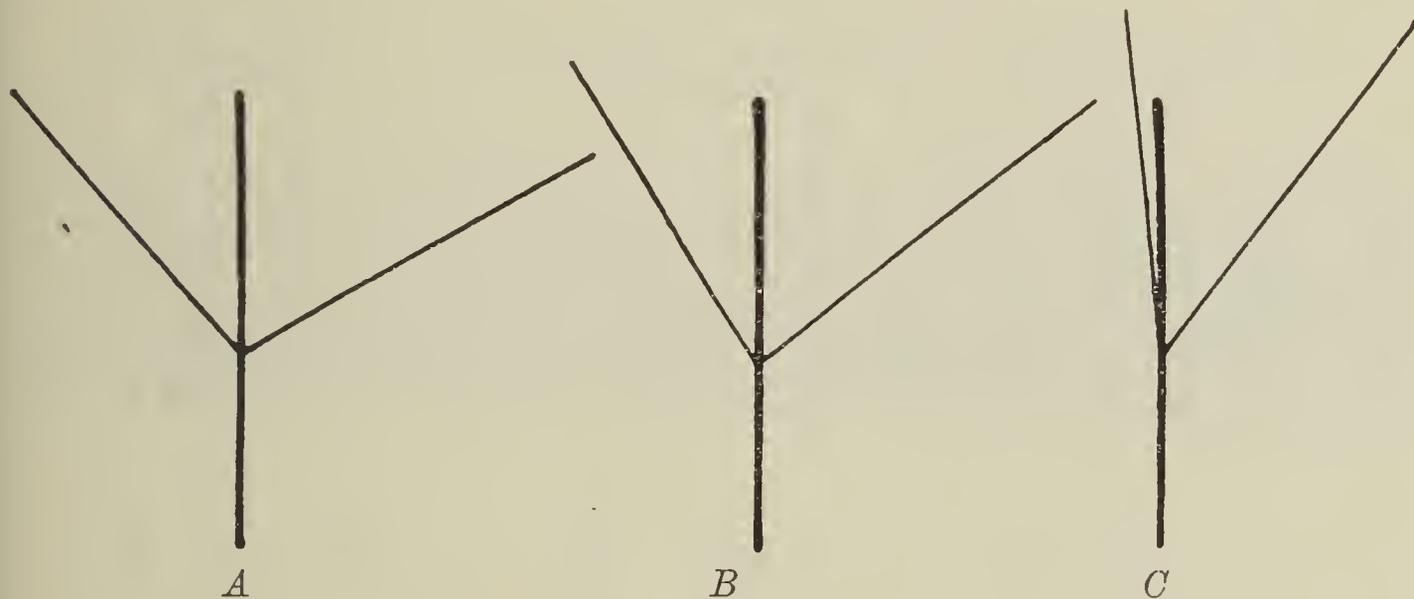


Fig. 16.

A Frisches Material. *B* In Alc. abs. *C* In H₂O.

einander als auch nach der Hauptachse zu (Fig. 16, *B*), im Wasser aber blieben sie schon nach Verlauf von 2¹/₂ Stunden in der in Figur 16, *C* dargestellten Lage stehen.

Was die oberen Knoten anbetrifft, so zeigen diese mehr oder weniger dieselben Beziehungen als die tiefer gelegenen. In Wasser gebrachte Abschnitte spreizten ihre Achsen um 10° mehr als vorher auseinander (Fig. 17 und 18, *B*), in Alkohol gelegte näherten dieselben einander (Fig. 17 und 18, *C*), und abermals in Wasser gelegte falteten sich noch mehr zusammen. (Der Spreizungswinkel betrug 33°.) (Fig. 17, *D*.)

Ganz ebenso verhielt sich auch *Poa alpina* L. var. *vivipara*. Der abgeschnittene und ins Wasser gelegte Knoten (mit großen Internodienstücken an beiden Seiten) spreizte die Seitenachse ab

¹⁾ Die zu beobachtende Achse wurde in der bestimmten Lage mit Hülfe von Metallblöcken befestigt, durch welche die Abschnittsenden des Haupthalmes angedrückt wurden.

und gab ihr eine auf Figur 19, *A* dargestellte Lage; der Spreizungswinkel betrug 43° .

Dasselbe Stück, in absoluten Alkohol überführt, zog die Seitenachse an den Hauptstengel heran (Spreizungswinkel 28° , Fig. 19, *B*),

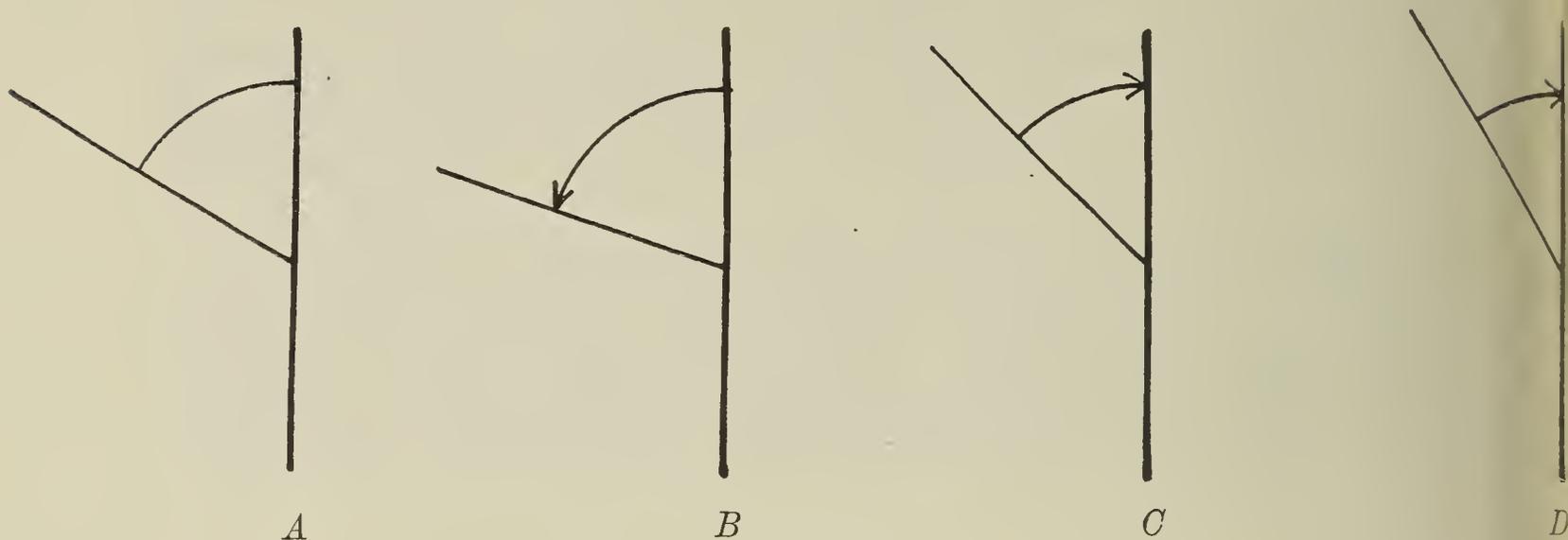


Fig. 17.

A Frisches Material. *B* In H_2O . *C* In Alc. abs. *D* In H_2O II.

und als es darauf wieder in Wasser zurückgebracht wurde, spreizte sich die Achse nicht ab, sondern sie bewegte sich noch näher der Hauptachse zu (Fig. 19, *C*; Spreizungswinkel 19°).

Genau dasselbe konnte beobachtet werden, wenn an dem Knoten anstatt einer Seitenachse deren zwei belassen wurden. In

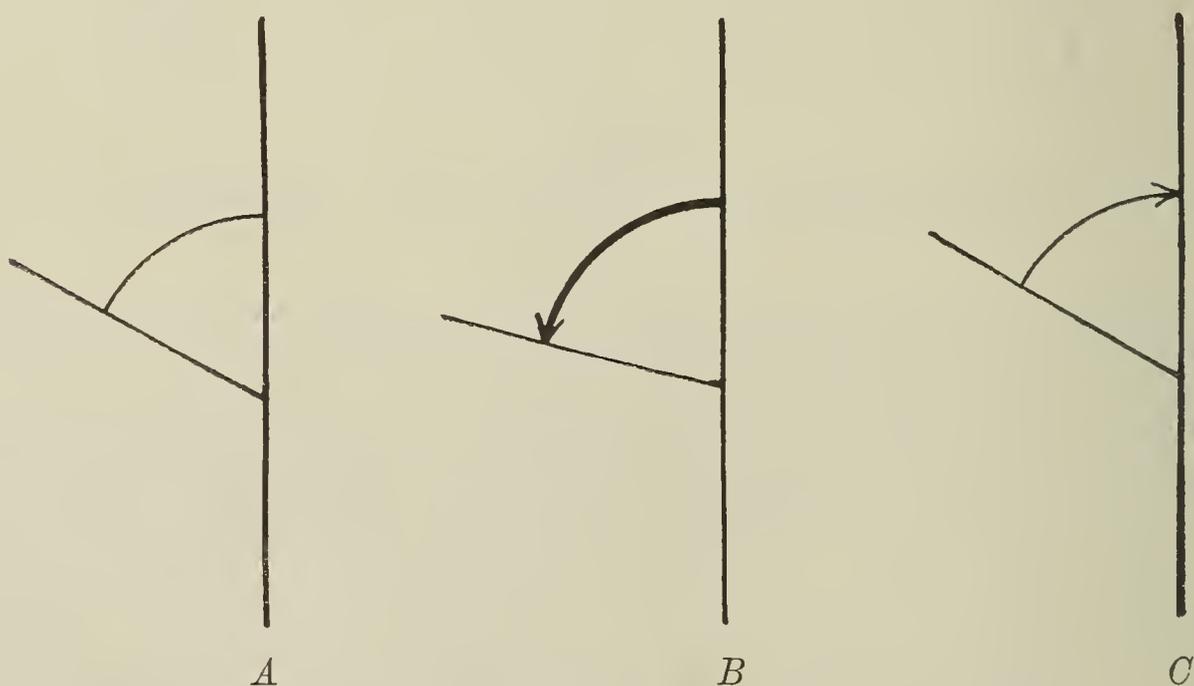


Fig. 18.

A Frisches Material. *B* In H_2O . *C* In Alc. abs.

Wasser fand zuerst deren Auseinanderspreizung statt (Fig. 20, *A*), in Alkohol eine Zusammenschließung (Fig. 20, *B*), und abermals in Wasser gebracht, zeigten die Äste die in Figur 20, *C* dargestellte Lage.

Wie wir sehen, verhält sich also *Poa vivipara* im allgemeinen

in Bezug auf die angewandten Reaktive genau ebenso wie *Hierochloa odorata*.

Die mikroskopischen Beobachtungen an der erstgenannten Graminee ergaben folgendes: Die natürlich ziemlich dicken Quer-

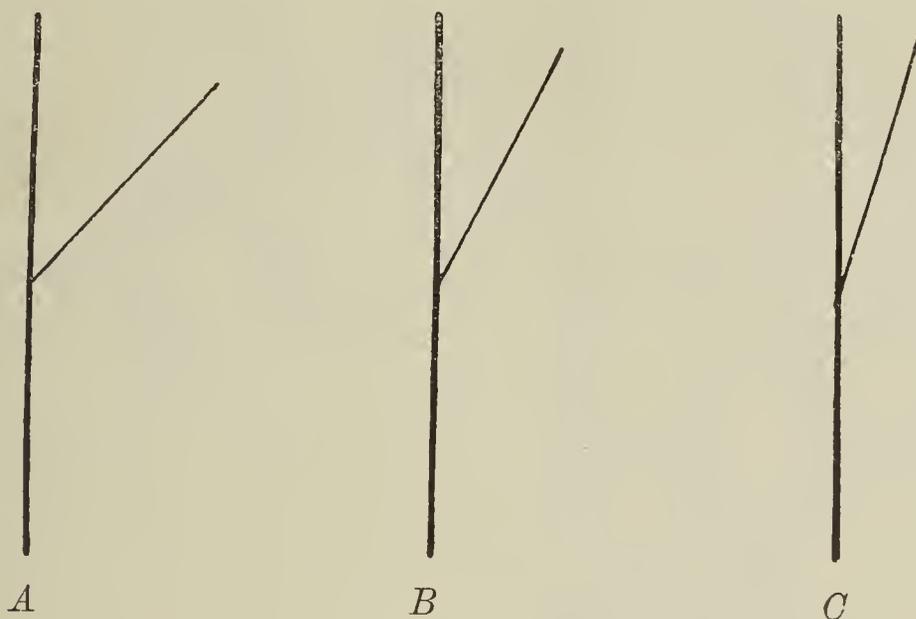


Fig. 19.

A In Wasser I. B In Alc. abs. C In H₂O II.

und Längsschnitte der Polster zeigten, in Alkohol gebracht, zusammengeschrumpfte Zellen (Fig. 21, A); bei hierauf vorgenommener allmählicher Ersetzung des Alkohols durch Wasser schwellen die Zellen auf (Fig. 21, B); bei umgekehrter Einwirkung des Alkohols

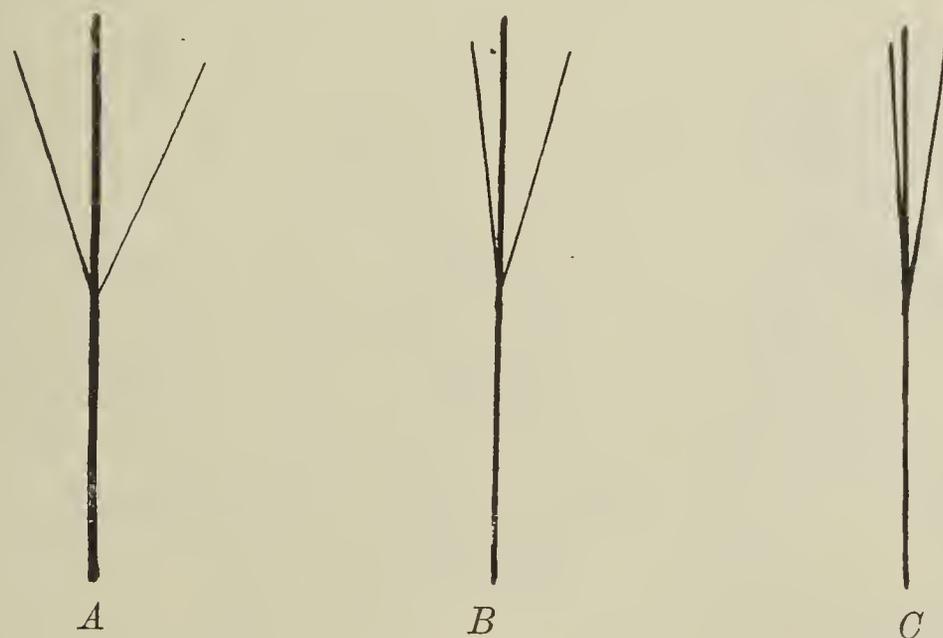


Fig. 20.

A In H₂O I. B In Alc. abs. C In H₂O II.

aber zeigen sie, sogar nach Verlauf einer Stunde oder noch länger, entweder durchaus gar keine, oder doch nur höchst geringfügige Veränderungen. (Fig. 21, B, punktierte Linie.)

Wenn die erstmalige Einwirkung des Alkohols keine plötzliche, sondern eine allmähliche war, so zeigten die Zellen ein weniger zusammengeschrumpftes Aussehen, und wenn sie dann wieder

in Wasser überführt wurden, so veränderten sie sogar nach Verlauf von 3 Stunden ihre Form nicht im geringsten.

Anders verhielt sich die Sache bei *Milium effusum* L. und *Anthoxanthum odoratum* L.

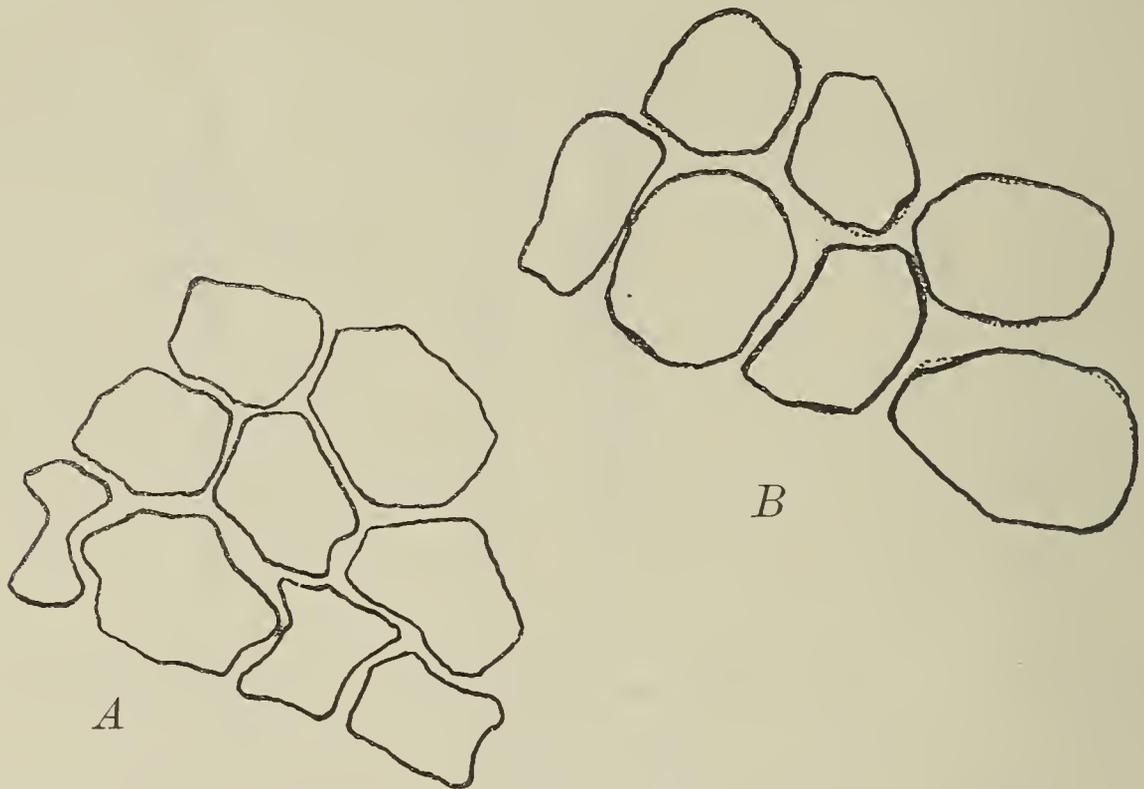


Fig. 21. Gez. mit Obj. Leitz No. 6 und Oc. No. 3.

Frische Blütenstände der erstgenannten Art spreizten ihre Äste im Wasser (Fig. 22, B), im Alkohol schlossen sie sich zusammen (Fig. 22, C).

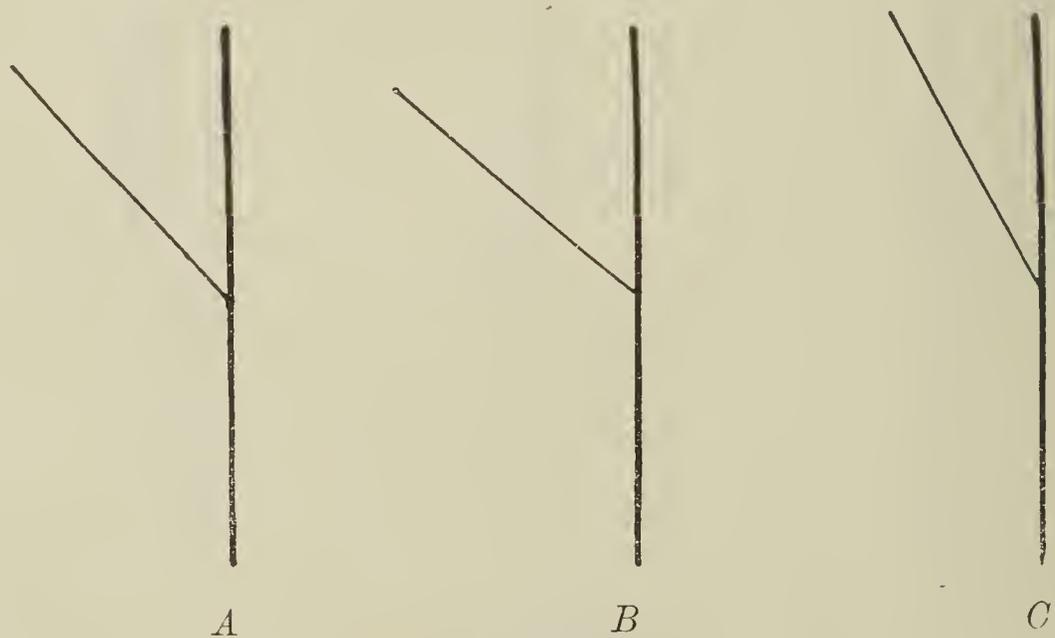


Fig. 22.

A Frisches Material. B In H_2O . C In Alc. abs.

Frische, in Alkohol gelegte Äste schlossen sich zusammen, spreizten sich jedoch bei der Überführung in Wasser wieder auseinander (Fig. 23). Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß die Zellen in Wasser aufschwellen (Fig. 24, A), in Alkohol zusammenschrumpfen (Fig. 24, B); aber bei ihrer Überführung in

Wasser offenbaren sich wiederum gewisse Veränderungen in Bezug auf ihre Form, Lagerung und Dicke der Wände. (Fig. 24, C: die volle Linie stellt den Querschnitt in Alkohol, die punktierte den Querschnitt in Wasser dar.)

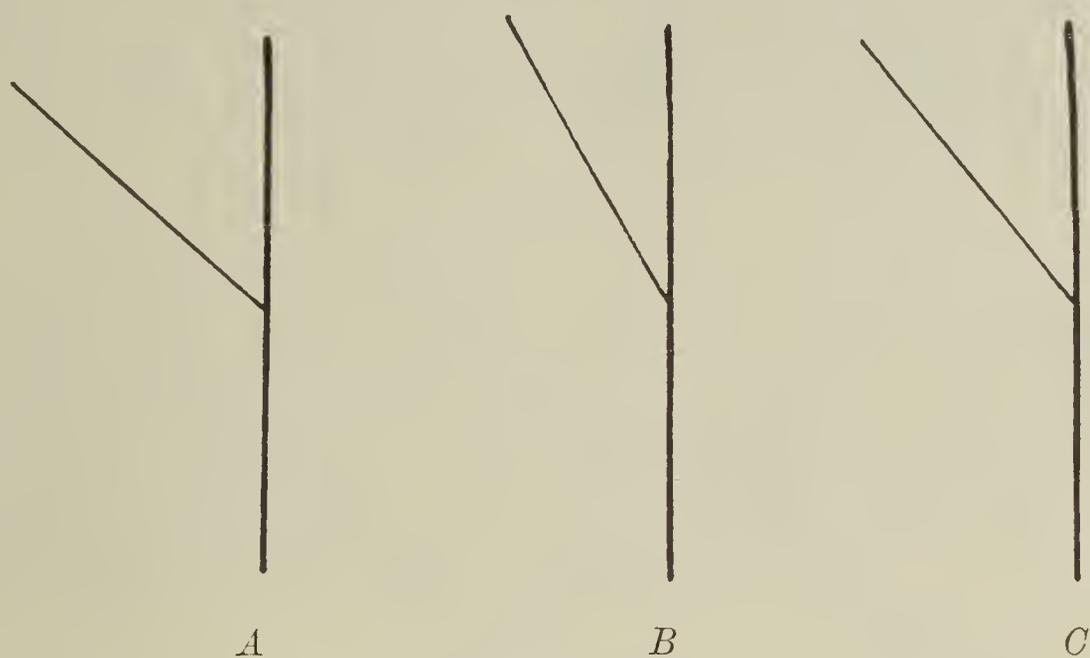


Fig. 23.

A Frisches Material. B In Alc. abs. C In H₂O.

Aber eine ganz besonders starke Formveränderung der Zellen post mortem, d. h. ausschließlich nur infolge von Aufschwellung, beobachtete ich bei *Anthoxanthum odoratum* L. Hierbei verläuft der Vorgang fast momentan. Die frischen Zellen schwellen, wie

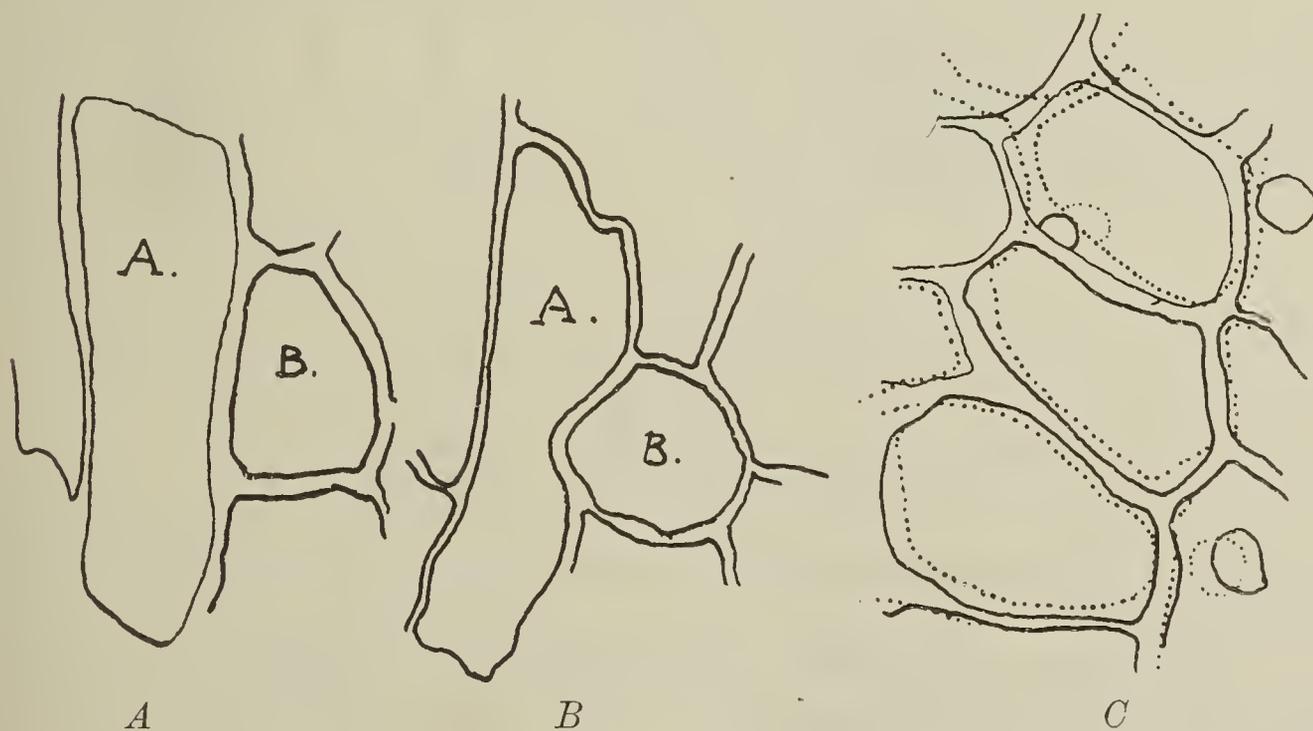


Fig. 24.

(Gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Oc. No. 3.)

bereits erwähnt, in Wasser sehr schnell auf (Fig. 25, A), in Alkohol schrumpfen sie zusammen (Fig. 25, B und C), aber nach der hierauf folgenden nochmaligen Einwirkung des Wassers breiten sie sich wieder aus, wobei sie intensiv aufschwellen. (Fig. 25, D.)

Hieraus folgt, daß wir augenscheinlich zwei Hauptquellen zu unterscheiden haben, welche von den Gräsern ausschließlich oder gemeinsam zur Spreizung ihrer reifen Blütenstand-Achsen angewendet werden, nämlich die eine, welche z. B. von *Hierochloa* und *Poa* angewendet wird, besteht in einer Erhöhung des Turgors der wachsenden Zellen, also derjenigen Kräfte, welche dem lebenden Protoplasma eigentümlich sind; — die andere, welche bei *Anthoxanthum odoratum* leicht zu konstatieren ist, besteht in einer Aufschwellung der Zell-

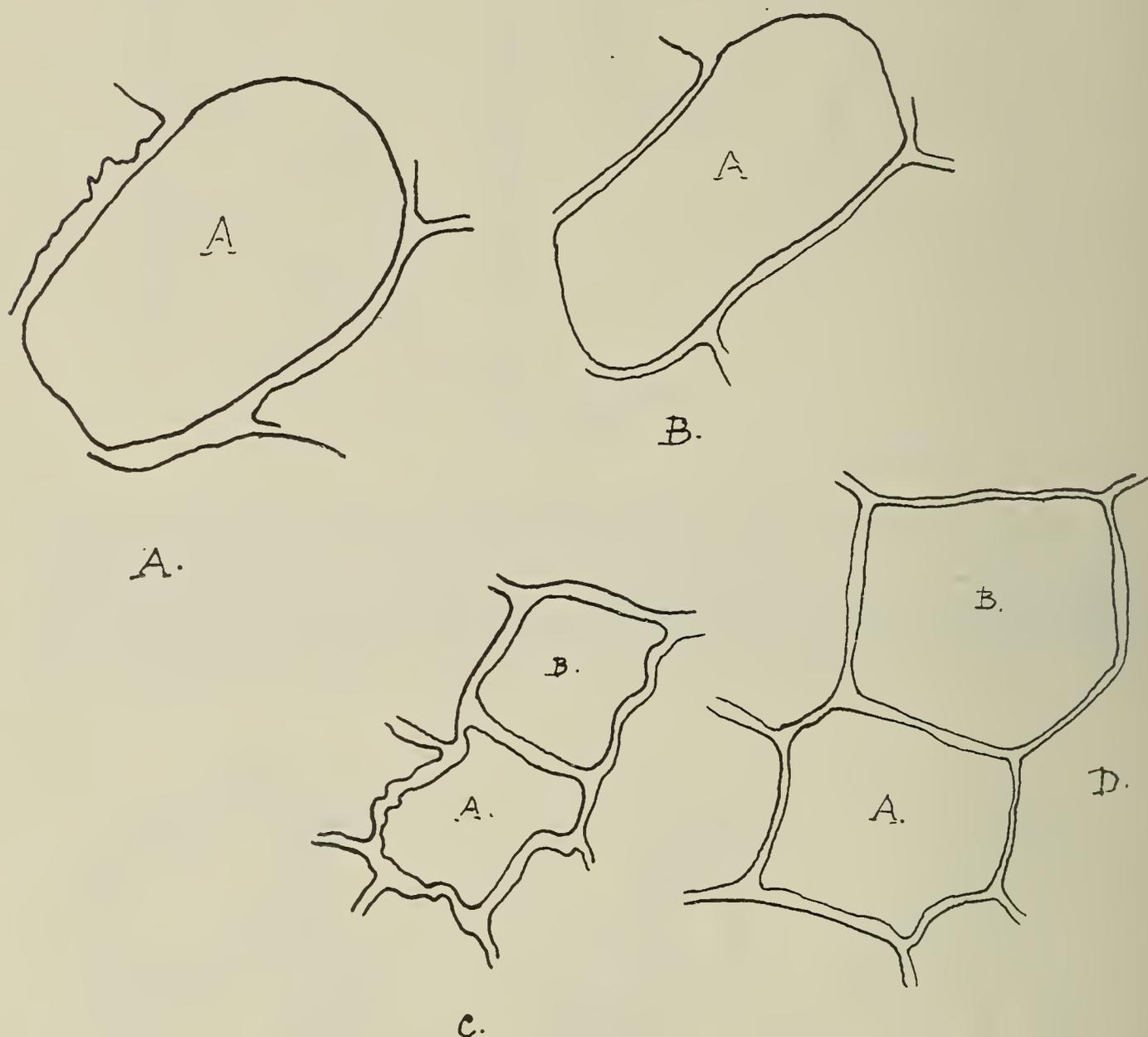


Fig. 25.

(Gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Oc. No. 3.)

wände, ist also eine rein physikalische Eigenschaft der energydalen Membrane.

Was *Milium* anbetrifft, so beweist eine so kräftige Spreizung, wie solche bei dieser Art in der freien Natur vorkommt, und wie aus der vergleichenden Zusammenstellung der Spreizungswinkel im frischen Zustande, in Alkohol und in Wasser ersichtlich ist (im ersteren Falle beträgt der Spreizungswinkel $48\frac{1}{2}^{\circ}$, im zweiten 29° und im dritten 40° ; vergl. Fig. 23) deutlich, daß diese Spezies die Spreizung ihrer Äste auch dem Drucke ihres Zellinhaltes verdankt, welcher auch in dem zweiten der angeführten Fälle unbedingt kein passiver Zuschauer bleibt, denn der Spreizungswinkel der lebenden

220 Woycicki, Bewegungseinrichtungen an den Blütenständen der Gramineen.

3. *Bromus arvensis* L.

Junger Blütenstand			Entwickelter Blütenstand
Nach	KNO ₃		
2 Stdn.	4 ‰	Keine Plasmolyse	Keine Plasmolyse
2	5 ‰	Schwache Plasmolyse in einigen Zellen	„
2	6 ‰	Schwache allgemeine Plasmolyse	„
2	7 ‰		Beginn der Plasmolyse
2	8 ‰		Allgemeine schwache Plasmolyse
2	10 ‰		Momentane starke Plasmolyse

4. *Grapphorum arundinaceum* Asch.

Junger Blütenstand			Entwickelter Blütenstand
Nach	KNO ₃		
2 Stdn.	4 ‰	Schwache Plasmolyse in einigen Zellen	Keine Plasmolyse
2	5 ‰	Beginn der allgemeinen Plasmolyse	„
2	6 ‰		„
2	7 ‰		Schwache Plasmolyse in einigen Zellen
2	8 ‰		Beginn der allgemeinen Plasmolyse
2	10 ‰		

5. *Holcus lanatus* L.

Junger Blütenstand			Während der Blütezeit gespreizter Blütenstand
Nach	KNO ₃		
2 Stdn.	4 ‰	Allgemeine schwache Plasmolyse	Keine Plasmolyse
2	5 ‰	Allgemeine starke Plasmolyse	„
2	6 ‰		„
2	7 ‰		Beginn der allgemeinen Plasmolyse
2	8 ‰		Allgemeine starke Plasmolyse.
2	10 ‰		Sofortige starke Plasmolyse.

6. *Briza media* L.

Junger, noch in der Blattscheide verborgener Blütenstand			Alter abgeblühter Blütenstand
Nach	KNO ₃		
2 Stdn.	4 ‰	Allgemeine schwache Plasmolyse	Keine Plasmolyse
2	5 ‰	Allgemeine starke Plasmolyse	„
2	6 ‰		Nur in einigen Zellen schwache Plasmolyse
2	7 ‰		Allgemeine Plasmolyse
2	8 ‰		
2	10 ‰		

7. *Anthoxanthum odoratum* L.

Junger Blütenstand		Gespreizter Blütenstand, während der Blüteperiode
Nach 2 Stdn.	KNO ₃ 4 ‰	Allgemeine schwache Plasmolyse
2	5 ‰	Allgemeine sehr starke Plasmolyse
2	6 ‰	Allgemeine Plasmolyse
2	7 ‰	"
2	8 ‰	"
	10 ‰	Sofortige Plasmolyse

Es ergab sich also auf diese Weise, daß der Turgor sogar innerhalb derjenigen Zellen, deren Membrane sich durch deutlich ausgedrückte Aufquellungsfähigkeiten auszeichnen, sich im Laufe der Reifeentwicklung des Blütenstandes und der Spreizung seiner Achsen, allmählich um einige Atmosphären vergrößert, denn in den jungen Blütenständen liegt „die Schwelle“ der Plasmolyse bei 4 ‰, 5 ‰ oder sogar auch bei 6 ‰ KNO₃, während sie bei voll entwickelten bei 7 ‰ oder 8 ‰ KNO₃ liegt, was im letzteren Falle einem Druck von 28 Atmosphären entspricht, wenn mit Jost ein Druck von 1 ‰ KNO₃ mit 3,5 Atmosphären angenommen wird.¹⁾ Diese Ziffer erscheint keineswegs erstaunlich hoch, wenn wir z. B. die Untersuchungen Eschenhagen's in Betracht ziehen, nach welchen in den Hyphen von *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* je nach der Konzentration des Substrates Drucke von 63 Atmosphären vorkommen. — Nach demselben Autor liegt für *Aspergillus* und *Penicillium* die Konzentrationsgrenze für aktives Wachstum bei 21 ‰ NaNO₃, für *Botrytis* bei 16 ‰ NaNO₃.

Die Untersuchungen von De Vries zeigten, daß durch 3 ‰ Salpeter nur einige Zellen der Markstrahlen, durch 4 ‰ die meisten, bei 5 ‰ sämtliche Elemente der Markstrahlen ohne Ausnahme und zugleich noch einige Rindenzellen von *Cephalaria* plasmolysiert werden.²⁾

Hohe Drucke sind überhaupt eine allgemeine Eigentümlichkeit der Gelenkglieder; so konstatierte doch Pfeffer in den Knotenzellen der Gramineen einen Druck bis zu 40 Atmosphären³⁾, und bei der Blattbewegung von *Mimosa* findet nach den Beobachtungen von Brücke und Pfeffer in dem Gewebe der Polster eine Erhöhung oder Erniedrigung des Turgors um zwei bis fünf Atmosphären statt, wobei aus den Zellen in die Interzellularräume Wasser austritt. Noch höher sind die Ziffern für die Gelenkglieder, welche Br. Dembski⁴⁾ in seiner

¹⁾ Jost, Vorlesungen. p. 516. Bei Stange, in dessen weiter unten zitierten Abhandlung ist diese nach den Angaben Pfeffer angeführte Zahl kleiner, er sagt: „Ein Druck von 1 ‰ KNO₃ = 2,3 Atmosphären....“

²⁾ Stange, B., Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. (Bot. Zeitg. 1892.)

³⁾ Jost, Vorlesungen. p. 517 u. Sperlich, Untersuchungen an Blattgelenken. 1910. p. 73.

⁴⁾ Dembski, Br., O budowie i mechanizmie ruchów lisci u Marantowatych. (Rozp. Akad. Um. w Krakowie. 1897.)

interessanten Arbeit anführt. Nach seinen Angaben ruft in dem Marke der genannten Organe von *Calathea Lietzei* erst eine 15prozentige Salpeterlösung, und auch dann noch nicht in allen Zellen, die Plasmolyse hervor; erst eine 20prozentige Lösung von KNO_3 plasmolysiert schließlich alle Energiden ohne Ausnahme.¹⁾

Daß auch in den Polstern der sich spreizenden, blütentragenden Achsen der Gramineen eine ebensolche Erhöhung des Druckes, wie z. B. bei *Mimosa*, um 3,5 bis 7 Atmosphären stattfindet, geht deutlich aus den oben angeführten Angaben hervor, jedoch mit dem höchst wesentlichen Unterschiede, daß diese Erscheinung bei *Mimosa* eine paratonische, hier aber eine autonome — dort aber eine plötzliche und schnell wechselnde —, hier aber eine allmähliche und, wenn man sich so ausdrücken kann, andauernd konstante ist.

In Berücksichtigung des eben gesagten mußte es von besonderem Interesse sein, auf dem Wege mikroskopischer Untersuchungen festzustellen, in welchem Sinne sich der Zellinhalt verändert, d. h. was sind dies für Turgorogene — denn diese mußten hauptsächlich im Auge behalten werden —, welche sich im Innern der Energiden der „Bewegungsgewebe“ ansammeln. In diesem Sinne wurden die folgenden Gramineenarten einer sorgfältigen Untersuchung unterworfen: *Dactylis glomerata* L., *Bromus arvensis* L., *Graphephorum arundinaceum* Asch., *Holcus lanatus* L., *Koeleria cristata* Pers., *Elymus arenarius* L., *Lolium temulentum* L., *Brachypodium pinnatum* P. B., *Calamagrostis arundinacea* Roth., *Panicum miliaecum* L., *Hierochloa odorata* Wahlb., *Milium effusum* L. und noch einige andere, d. h. Vertreter aller bei uns einheimischen Gramineen-Gruppen. Es ergab sich nun, daß die Bewegungspolster im Höhepunkte ihrer Tätigkeit eine ungewöhnlich starke Anhäufung von Nitriten und Nitraten in ihren Zellen aufweisen, deren Inhalt sofort eine ausgezeichnete Reaktion auf Diphenylamin ergibt.

Ganz anders verhalten sich in Bezug auf dieses obenerwähnte Reaktiv die Gelenkglieder in jugendlichem Zustande, d. h. zu der Zeit, wenn der Blütenstand noch innerhalb der Blattscheide verborgen liegt. In diesem Falle ruft Diphenylamin mit Schwefelsäure entweder überhaupt gar keine Reaktion hervor, oder verursacht nur eine ganz unbedeutende Färbung in nur einigen Zellen des Bewegungsgewebes. Dasselbe wird auch nach Beendigung der Blütezeit beobachtet, wenn, wie wir gesehen haben, die Polster in den meisten Fällen zu vertrocknen beginnen.

Die mikroskopische Untersuchung über das Vorhandensein von Nitriten und Nitraten in den zu beobachtenden Geweben zeigte zugleich auch, daß zur Zeit des Hervortretens des Blütenstandes — was besonders deutlich bei *Graphephorum arundinaceum* und *Holcus lanatus* der Fall war —, die genannten Turgorogene hauptsächlich im zentralen Parenchym der Achse konzentriert sind. Von hier aus gehen sie wahrscheinlich allmählich in die Polster über, welche die Arbeit der Spreizung der in der Jugend zusammen-

¹⁾ Vergl. auch in dieser Hinsicht die soeben erschienene Arbeit von Adolf Sperlich, Untersuchungen an Blattgelenken. Jena 1910. p. 59 u. 70.

gefalteten Blütenstände leisten. Es gelang mir nicht, weder Säuren, noch Schleime, noch Glukose, die den Turgor der Zellen hätten vergrößern können, zu entdecken.¹⁾

Was für eine Rolle der Turgor bei der Spreizung der Blütenäste der Gräser spielt, haben wir bereits aus den oben besprochenen

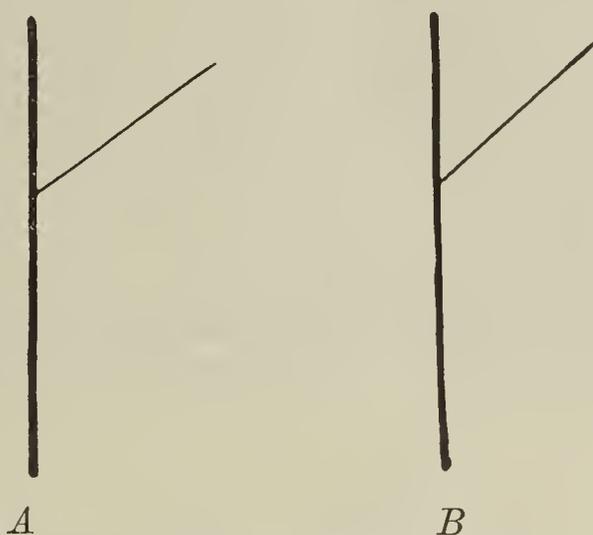


Fig. 26. *Hierochloa odorata*.²⁾
A Frisches Material. B In 10% KNO₃.

Versuchen ersehen, in welchen z. B. schon ein einfaches Austrocknenlassen der Pflanze ein Aufwärtsbewegen der Achsen um zirka 30° hervorrief. Noch deutlicher tritt diese Mitwirkung des

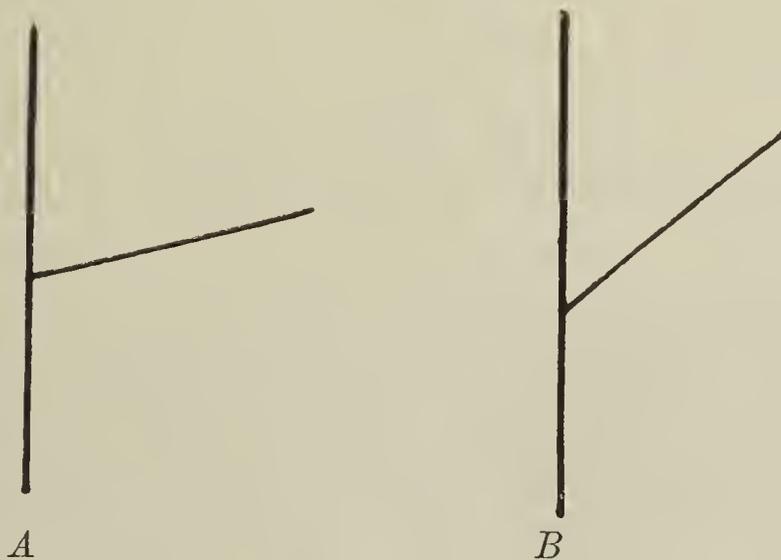


Fig. 27. *Poa alpina* var. *vivipara*.
A Frisches Material. B In 10% KNO₃.

Turgors zu Tage bei denjenigen Versuchen, welche den Zweck hatten, die Bedeutung des Wachstums der Zellelemente bei der Spreizung der Achsen aufzuklären.

¹⁾ Vergl. die von Dembski angegebenen Reaktionen. Nach Dembski entsteht die Zunahme des Turgors in den Zellen der Knotenglieder der Marantaceen infolge der Quantitätszunahme von Apfelsäure auf Kosten der Glukose und Stärke, deren Menge zur Zeit der Gelenkbiegungen abnimmt. (Cf. l. c. p. 135 u. 316.)

²⁾ Die Länge der Seitenachsen ist gemeinsam mit den Ästchen gezeichnet.

Wie wir bereits gesehen haben, spreizen sogar schon Abschnitte von sehr jungen Blütenästen von *Poa alpina* oder *Hierochloa odorata*, wenn sie ins Wasser gebracht wurden, ihre Seitenachsen ziemlich schnell, wodurch natürlich nicht das Wachstum der Zellen, sondern die starke Zunahme des intrazellularen Druckes in den Entfaltungspolstern bestätigt wird. Wenn schon etwas weiter aus der Blattscheide herausgewachsene Blütenstände in 10% KNO_3 gebracht wurden, welches eine sofortige starke Plasmolyse hervorruft, so beobachtet man entweder fast gar keine Rückwärtsbewegung (Fig. 26: der Spreizungswinkel frischer Achsen = 54° ; in 10% KNO_3 = 49°), oder nur eine schwache (Fig. 27: der Spreizungswinkel frischer Achsen = 75° ; in 10% KNO_3 = 50°).

Bei der Überführung derselben in Wasser tritt eine ungewöhnlich starke Spreizung der Achsen ein.

Hieraus ergibt sich, unter Berücksichtigung des Verhaltens der Achsen von *Poa* und *Hierochloa* und ihnen nahestehender Gräser

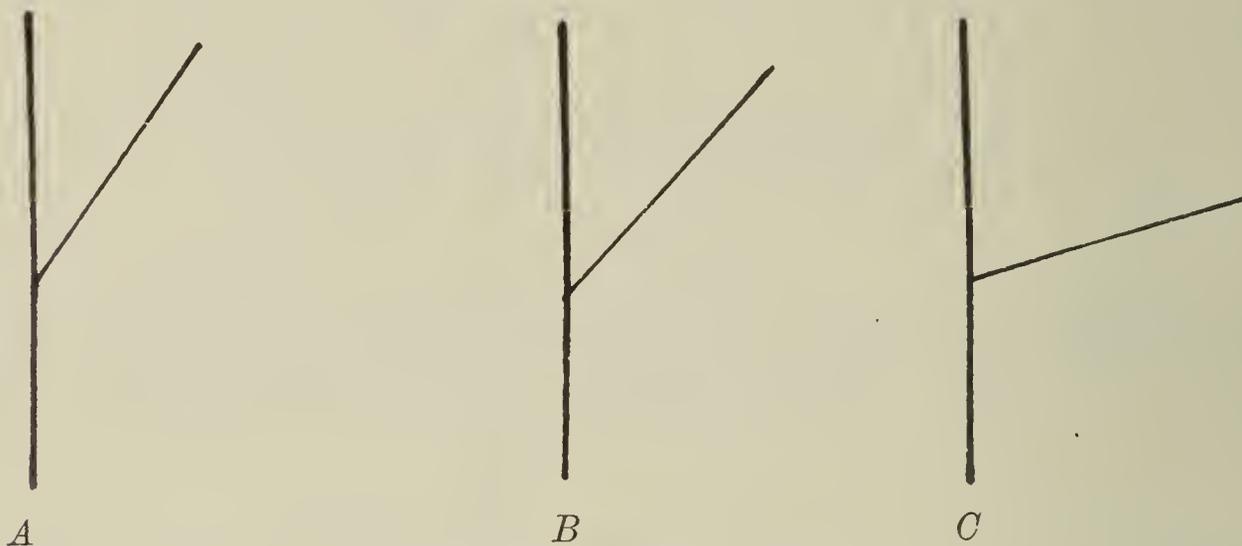


Fig. 28. *Milium effusum*.

A Frisches Material. B In 10% KNO_3 . C In H_2O .

zu Alkohol absolutus und Wasser folgendes: 1) daß die Erhöhung des Turgors innerhalb der Polsterzellen imstande ist, deren Achsen weit auseinander zu spreizen; 2) daß die Lage der Achsen, wenigstens in einem bestimmten Winkel, später durch die Wachstumsprozesse gefestigt wird¹⁾ und 3) daß absoluter Alkohol, indem er das Protoplasma der Energiden tötet, das Gewebe der Fähigkeit des Aufschwellens beraubt, d. h. daß der Bewegungsakt, wenn nicht ausschließlich, so doch beinahe ausschließlich, auf den Fähigkeiten der lebenden Zelle beruht.

Daß aber die eben angeführten Schlußfolgerungen nicht auf alle Fälle anwendbar sind, mit denen ich es bei den Gramineen zu tun hatte, zeigen zum Beispiel die oben besprochenen Fakta bezüglich *Anthoxanthum* und *Milium* (vgl. weiter unten *Triticum*), bei welchem als ein weiteres Hilfsmittel der Bewegung die Aufquellfähigkeit der Zellmembrane erscheint, wodurch post mortem der Zellen die Achse in die ihr im Leben, während der Blütezeit, eigentümliche Lage gebracht werden kann.

¹⁾ Cf. Moebius, l. c. p. 60 u. 61, und Jost, Vorlesung. 33. p. 250.

Unter der Einwirkung von 10% KNO_3 auf die Knoten von *Milium*, bei welchem die Polsterzellen mit aufquellbaren Membranen versehen sind, verhält sich die Sache folgendermaßen: Frische, bereits entfaltete Blütenstände spreizen in dieser Lösung ihre Achsen (Fig. 28 und 29);¹⁾ wenn dieselben hierauf in Wasser überführt werden, so spreizen sie sich nicht nur weit von der Hauptachse ab (Fig. 28 und 29), sondern in gleicher Weise auch voneinander. Ein solches Verhältnis der Achsen von *Milium* zu KNO_3 im Vergleich zu *Poa*, *Hierochloa* und *Holcus* erklärt sich durch die Verschiedenartigkeit der Struktur der Gelenke; bei *Milium* (siehe unten) lagert oberhalb des Sklerenchyms ein feinzelliges und dickwandiges Kollenchym, welches bei *Hierochloa*, *Poa* und *Holcus* nicht vorhanden ist.

Dieses Beispiel zeigt uns jedenfalls, daß die Arbeitsfähigkeit des Polsters eine ganz ungewöhnlich große ist und weist zugleich auch darauf hin, daß die erwähnte und praktisch allgemein an-

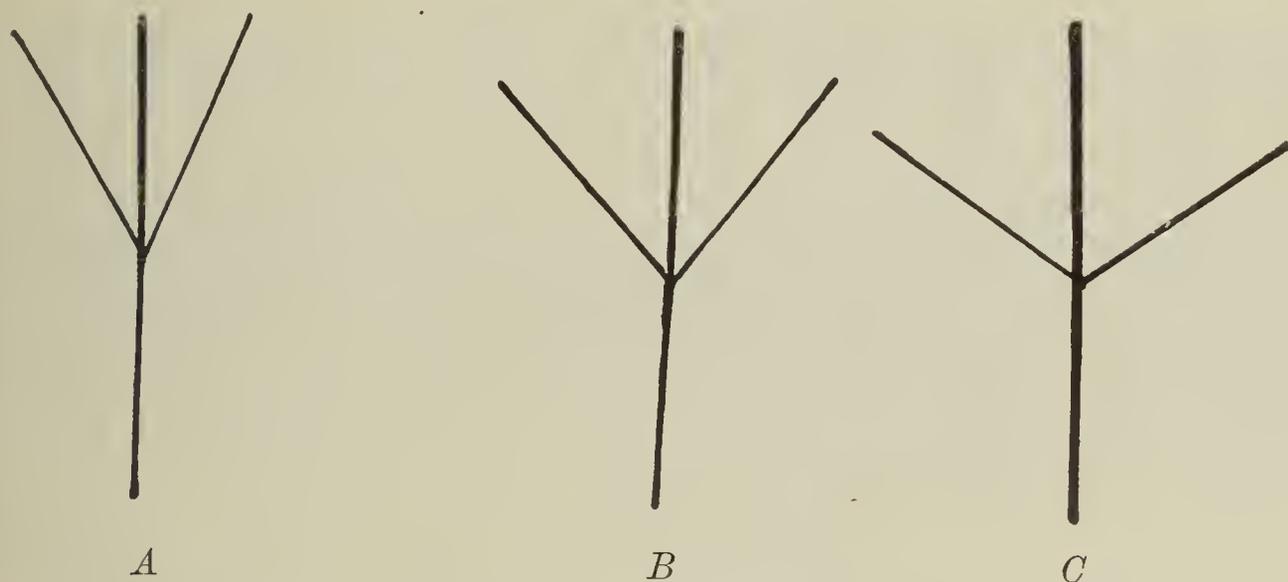


Fig. 29. *Milium effusum*.
A Frisches Material. B In 10% KNO_3 . C In H_2O .

gewendete Methode der Messung des Wachstumswinkels vermittelt einer schnellen Plasmolyse nicht für alle Fälle tauglich ist.

Wenn wir die bei der Bestimmung des Turgors und des Wachstums erhaltenen Ergebnisse resumieren, so gelangen wir zu nachstehender Schlußfolgerung in Bezug auf die Anteilnahme dieser Agentien an der Spreizung der Achsen:

In den ersten Momenten dieses Prozesses beginnt der Turgor die Arbeit, später verlaufen Turgor und Wachstum beinahe parallel zueinander,²⁾ und schließlich tritt ein Stillstand des Wachstums ein und der Turgor führt allein für sich die Arbeit der Spreizung zu Ende, indem er mitunter die Seitenachsen um 160° von dem Hauptstiele hinwegbewegt.

¹⁾ Die Entfernung der frischen Achse vom Hauptstengel beträgt, nach der Zeichnung zu urteilen, 36° ; in 10% KNO_3 44° ; in H_2O 73° .

²⁾ Dies wird bestätigt durch den geringen Unterschied zwischen den Winkeln bei der Einwirkung von 10% KNO_3 .

Daß die Schlußmomente der Spreizung eben gerade dem Turgor — der hier im weitesten Sinne dieses Wortes aufzufassen ist¹⁾ — zufallen, geht deutlich hervor aus den Beobachtungen über den Effekt der Plasmolyse auf bereits völlig abgespreizte Äste, d. h. welche ihren Wuchs schon längst abgeschlossen haben.

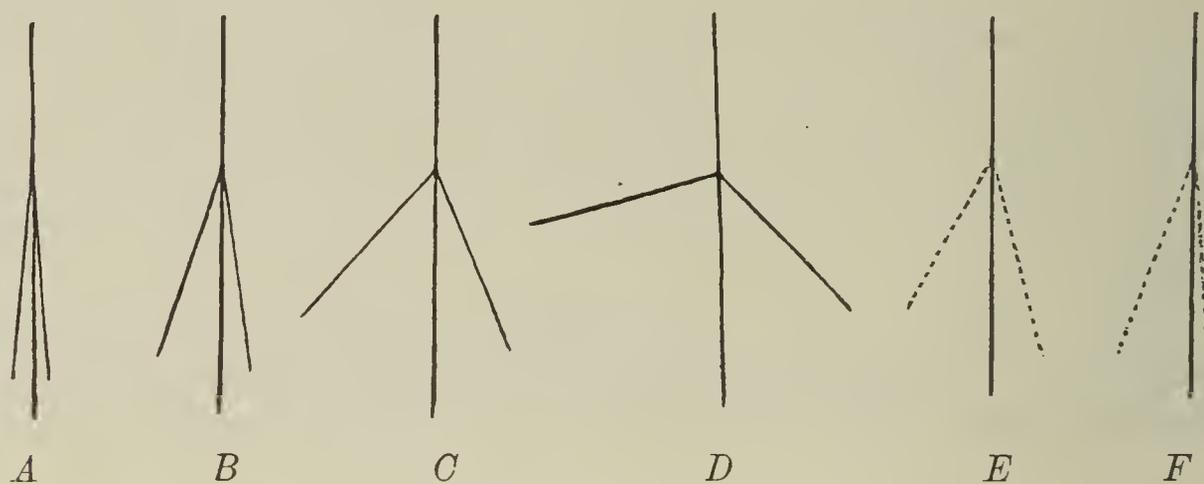


Fig. 30. *Holcus mollis*.

A Frisches Material. B In 10⁰/₀ KNO₃ n. 1/2 St. C In 10⁰/₀ KNO₃ n. 1 St. D In 10⁰/₀ KNO₃ n. 4 St. E In H₂O n. 10 St. F In H₂O n. 1 St.

Als Beispiel führe ich hier nur eine Zusammenstellung der Untersuchungen von *Holcus mollis* an, bei welcher Spezies die Seitenachsen ganz ungewöhnlich stark abgespreizt sind, deren Distanz gerade bei dieser Art den oben erwähnten Winkel von 160° ergibt. Eine 10prozentige Salpeterlösung verringert schon nach einer halben

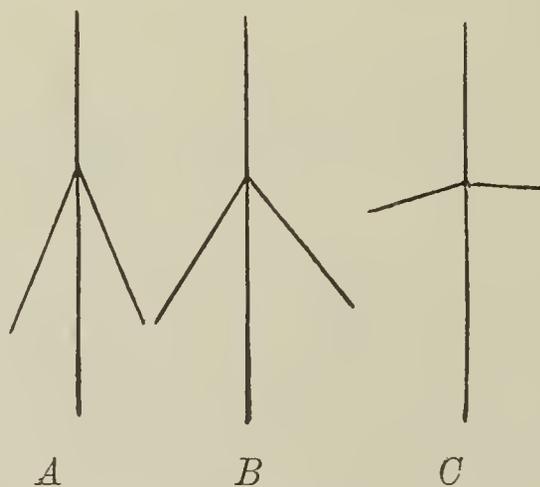


Fig. 31. *Holcus mollis*.

A In Alc. abs. B In H₂O n. 10 Min. C In H₂O n. 1 St.

Stunde sichtlich die Spreizung (Fig. 30, B), welche aber immerhin erst nach ungefähr 4 Stunden eine konstante wurde (Fig. 30, D), und sogar nach 12 Stunden sich nicht mehr veränderte (Fig. 30, D). Wenn die plasmolysierten Achsen in Wasser überführt wurden, so kehrten sie fast augenblicklich in ihre vorherige Lage zurück, d. h. im Verlauf von zehn Minuten durchmachen sie einen Raumwinkel von 52°. (Fig. 30, E und F.)

¹⁾ D. h. die Aufquellung der Membrane hier mit inbegriffen, welche, wie oben bemerkt, die Fähigkeit besitzt, die Achsen weit auseinander zu spreizen.

Durch absoluten Alkohol getötete Äste, in welchem sie ihre Beziehungen zueinander nur sehr wenig veränderten (Fig. 31, A), bewegten sich nach ihrer Überführung in Wasser sehr schnell aufwärts, nach der Hauptachse zu (Fig. 31, B) und blieben in einer Entfernung von 115° , oder auch von 92° von derselben stehen. (Fig. 31, C.)

Zugleich mit dem Anbiegen der Seitenachsen findet auch ein Auseinanderspreizen derselben nach der Seite zu statt und die Entfernung der Äste, welche bei voller Spreizung nicht mehr als 30° betrug, ist jetzt bis auf 90° und sogar 100° gestiegen. Alle diese Erscheinungen, welche übrigens bereits der Zerstörung der vitalen Beziehungen der Gewebe zueinander zugeschrieben werden müssen, geben uns bis zu einem gewissen Grade Verständnis von dem Widerstande, welchen das lebende Polster zu überwinden hat, um die ihm auferlegte Arbeit der Spreizung der Achse um 160° von der Hauptachse auszuführen.

* * *

Nachdem ich mich bei den vorläufigen Untersuchungen (vergl. weiter oben) überzeugt hatte, daß das Polster das eine Mal ausschließlich nur an den Seitenästen, das andere Mal an beiden, sowohl an den Seitenästen als auch an der Hauptachse entwickelt ist, handelt es sich jetzt noch darum, die gegenseitigen Beziehungen der Achsen zueinander zu bestimmen.

Zu diesem Zwecke wählte ich als Untersuchungsmaterial: *Dactylis glomerata*, *Grapphephorum arundinaceum* und *Bromus arvensis*. Bei den erstgenannten beiden Gramineen sind die Polster zu beiden Seiten des Spreizungswinkels der Achsen entwickelt, d. h. an der Hauptachse und an den Seitenachsen, während sie bei der dritten Art sich nur an den Seitenachsen befinden.

An mehreren Exemplaren von jedem der genannten Gräser wurde vorher rechtzeitig¹⁾ die Hauptachse der Blütenstände über dem zu untersuchenden Knoten abgeschnitten. Unter diesen Bedingungen verlief die Entwicklung der Polster und die Spreizung der Achsen in ganz normaler Weise.

Wenn jedoch die Hauptachse möglichst genau im Knoten abgeschnitten wurde, wobei die verursachte Wunde mit einer Gyps-schicht verschlossen wurde, so fand bei *Grapphephorum* und *Dactylis* ungeachtet einer fast normalen Entwicklung der Polster an der Seitenachse, eine viel weniger als normale Spreizung statt.

Bei *Bromus* entwickelte sich in diesem Falle das Bewegungspolster ebenfalls sehr gut, wobei die Achse in genau demselben Maße abgespreizt wurde, als es in normalen Fällen geschah.

Diese Versuche zeigten, daß schon das an der Seitenachse gelagerte Polster an und für sich, ohne sozusagen eines speziellen, höher als der Knoten an der Hauptachse gelegenen Stützpunktes zu bedürfen, die Abspreizung des Astes (*Bromus*) bewirken kann und daß eine Verletzung des normalen Zuflusses von organischen

¹⁾ D. h. zu einem Zeitpunkte, als der Blütenstand kaum erst mit seiner Spitze aus der Blattscheide hervorzutreten begann.

oder anorganischen Substanzen durch die Hauptachse bis zur Spitze derselben für die Tätigkeit der Polster keinerlei irgendwie tiefer eingreifende anatomische oder physiologische Abweichungen herbeiführt.

Andererseits zeigten *Dactylis* und *Graphephorum*, daß die Abwesenheit einer gehörig starken Spreizung der Seitenachsen auf die Verletzung des gegenseitigen Druckes der beiden turgeszierenden und wachsenden Zellkomplexe zurückzuführen ist.

Daß dies tatsächlich der Fall ist, zeigten Versuche, welche derartig angestellt wurden, daß an Stelle der Hauptachse ein ziemlich hoher Gipszylinder angebracht wurde, oder daß Internodienstücke der Hauptachse stehen gelassen wurden, welche von einer Seite



Fig. 32. *Dactylis glomerata*.
(Gez. mit Planar Zeiß 1:4,5 u. Ocul. Zeiß N₄.)

der Länge nach abgeschnitten worden waren, um die Möglichkeit der Bildung von Stützpolstern an denselben zu verhindern. (Fig. 32.)

Unter solchen Bedingungen war die Spreizung eine größere, als bei der Anwendung von Gipszylindern, jedoch bei weitem keine so kräftige, als es unter normalen Verhältnissen in der freien Natur beobachtet wird.

Zwecks Bestätigung dieser letzteren Beobachtungen wurden an einigen Individuen von *Dactylis* und *Graphephorum* (mit gleichartig abgespreizten Achsen) Einschnitte durch das nodiale Collenchym¹⁾ gemacht und in diese Einschnitte Seidenfäden derartig eingeführt, daß die beiden anschwellenden und weiterwachsenden Polster einander nicht berühren konnten. In denjenigen Fällen, in welchen diese Manipulation erfolgreich gelang, hatte sich die Seitenachse im Verlaufe von 3 Tagen kaum wahrnehmbar, um 2—3° fort-

¹⁾ Siehe weiter unten im „Anatomisch-vergleichenden Teile“.

bewegt. Wenn jedoch die Polster trotz der eingeführten Fäden aufeinander einen Druck auszuüben begannen, so trat alsdann in demselben Zeitraume eine starke Abspreizung des Seitenastes nach unten ein. In einem der beobachteten Fälle senkte sich die Achse um 19° , im andern um 28° .

Diese Einschnitte in Achsenwinkel ergaben auch gewisse Hinweise auf die Bedeutung der unter den beiden Polstern lagernden Gewebe. So verhinderte zum Beispiel, wie Figur 33 zeigt, sogar ein ziemlich tiefer Einschnitt bei *Dactylis* die Spreizung der Äste nicht, welche durch die Tätigkeit der, wie wir bereits wissen, an beiden Achsen befindlichen Polster hervorgerufen wird.



Fig. 33. Längsschnitt durch den Knoten von *Dactylis glomerata*.
(Gez. mit Planar Zeiß 1:4,5; F = 35 mm u. Ocul. Zeiß No. 3.)

Ganz ebenso verhält sich die Sache bei *Poa alpina*, bei welcher, wie aus Figur 34 ersichtlich ist, das gesamte nodiale Collenchym sich zusammenzog und sich unter das seitliche Kissen schob.

Ein solches Verhältnis des unter dem Polster lagernden Collenchymgewebes spricht, wie mir scheint, einerseits ganz deutlich dafür, daß dasselbe vollständig passiv zwischen den beiden Achsen eingespannt ist und nur als Verstärkung der Spreizungsstelle derselben dient; andererseits weist es auf die Turgor-Beziehungen der Polstergewebe zu den darunter liegenden Geweben hin, welche das Aufquellungsorgan sozusagen zusammenziehen.

Indem ich hiermit den ersten Teil meiner Beobachtungen abschließe, will ich nur noch eine von denjenigen Fragen berühren, auf welche bereits Goebel seiner Zeit eine negative Antwort gegeben hatte. Dieser Gelehrte sagt nämlich in seiner oben zitierten Abhandlung, daß die Abwärtsbewegung der Achsen durchaus nicht

auf eine „unregelmäßige Belastung der Inflorenzäste“ zurückzuführen sei. Und wirklich, wenn wir zum Beispiel bei *Dactylis* die ährchentragende Spitze des unteren Seitenastes während seiner Abwärtsbewegung abschneiden, so richtet es sich zwar auf, verändert aber die Entfernung seiner Achsenteile von der Hauptachse nicht im geringsten.

Führen wir aber dieselbe Operation später aus, wenn die Achse sich zurückbewegt, so tritt nicht nur ein Aufrichten der Achse ein, sondern auch die Entfernung zwischen der Hauptachse und dem Seitenaste verändert sich, denn dieser letztere bewegt sich sprunghaft um einige Grade von 5° bis 8° oder 9° nach oben.



Fig. 34. Längsschnitt durch den Knoten von *Poa alpina* var. *vivipara*.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 3.)

Dabei gleichen sich auch, bei *Dactylis* zum Beispiel, diejenigen Falten aus, welche wir an der Basis der Seitenachse an der dem Polster gegenüberliegenden Seite bemerken. Die gleiche Erscheinung („Querrunzelung“) beobachten wir, wie bekannt, auch an den Knoten der Halme der Gräser bei geotropischen Krümmungen des Stengels.¹⁾

Wie Figur 35 zeigt, kommen solche Buchten bei *Dactylis glomerata* vor: eine (Fig. 35, B), zwei (Fig. 35, A), oder auch mehr (Fig. 35, C). Sie weisen darauf hin, daß die Parenchymelemente gedrückt, zusammengepreßt werden in dem Sinne, wie dies Schwendener²⁾ für die Gelenkpolster bei *Phaseolus* und *Oxalis*

¹⁾ Czapek, F., Die Bewegungsorgane der Blattgelenke der Menispermaceen. (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 27. 1909. Heft 7.)

²⁾ Schwendener, Die Gelenkpolster von *Phaseolus* und *Oxalis*. (Sitzber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1898.)

nachgewiesen hat, nämlich daß diese „Faltenbildung . . . auf einer passiven Verkürzung der konkav werdenden Seite beruht“.¹⁾ In Bezug auf Anzahl und Tiefe dieser „Falten“ begegnen wir hier, wie aus dem oben angeführten ersichtlich ist, denselben Variationen, wie sie Schwendener bei *Oralis* bemerkte, denn auch dort kamen Kniegelenke vor mit entweder nur einer einzigen, aber tiefen Einbuchtung (vergl. Fig. 4, Taf. I), oder mit zwei, drei, oder sogar einer noch größeren Anzahl derselben; dafür waren sie aber im letzteren Falle bedeutend schwächer entwickelt (vergl. Fig. 1—3, Taf. I).

Um mich zu überzeugen, ob diese Parenchymelemente in dem Falle, in welchem sie an der gegenüberliegenden Seite des Polsters vorhanden sind, irgend eine genauer bestimmte Rolle zu spielen imstande sind bei der Aufwärtsbewegung der Achse, schnitt ich



Fig. 35.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

dieselben mit einer scharfen Lanzette ab, ohne den in die Rinde eingerückten Halbkreis der Gefäßbündel (vergl. weiter unten) zu beschädigen. Wenn ich nur die Fälle in Betracht ziehe, in welchen diese Operation eine gelungene war, so gelangte ich zu dem Schlusse, daß diesem zusammengepreßten Zellkomplexe ein gewisser Anteil an der Aufwärtsbewegung des Seitenastes zugeschrieben werden muß.

Wenn also nur ein einziges Polster an der Seitenachse abgeschnitten wurde, deren anfängliche Spreizung 105° betrug, so bewegte sich dieselbe schnell auf 50° aufwärts, nach Verlauf von einigen Stunden befand sie sich in einer Entfernung von 42° von der Hauptachse, und nach 24 Stunden betrug der Spreizungswinkel nicht mehr als 28° . Wenn jedoch bei dem Aste mit demselben anfänglichen Spreizungswinkel das zusammengepreßte Parenchym und das Polster weggeschnitten wurde, so erhob sich die Achse viel

¹⁾ Vergl. l. c. p. 5.

langsamer auf 85° , nach 4 Stunden befand sie sich auf einer Entfernung von 68° von der Hauptachse und nahm schließlich, nach Verlauf von 24 Stunden, eine konstante, sich nicht mehr verändernde Lage von 52° an.

Da ich nach Möglichkeit Äste von gleichen Dimensionen auswählte, so mußten folglich die Beobachtungsergebnisse, von denen ich hier als Beispiel nur einen einzigen anführe, auf die Teilnahme der zusammengepreßten Parenchymelemente zurückgeführt werden, deren Gestalt und Lagerung ich in diesem Momente bei *Dactylis* jedoch nicht genauer bestimmen konnte. (Vergl. weiter unten im „anatomischen Teile“.)

Indem ich nun zu dem zweiten Teile meiner Untersuchungen übergehe, welcher den Zweck hat, den Leser mit dem Aufbau, dem Charakter und der Verbreitung der Gelenkpolster bei den Gramineen näher bekannt zu machen, gebe ich diesem Abschnitte, unter Berücksichtigung des vorherrschend in demselben zusammengetragenen Materiales die Bezeichnung „anatomisch-histologischer Teil“, jedoch unter dem Vorbehalte, daß wir es mit vielen der oben angeführten Versuche noch zu tun haben werden gelegentlich der Beurteilung der beobachteten Organe bei diesen oder jenen Vertretern dieser so außerordentlich zahlreichen und mannigfaltigen Gruppe des Pflanzenreiches.

Und nun noch eine Bemerkung: Der Einteilung Hackels¹⁾ folgend, hätte ich in der hier folgenden Betrachtung die Gruppe der *Maydeae* die erste Stelle einräumen müssen, aber in anbetracht dessen, daß in unserer einheimischen Flora in Bezug auf die Anzahl ihrer Vertreter, mit denen wir es hier zu tun haben, die *Festucaceae* und *Hordeae* die reichsten sind, gestatte ich mir, gerade diese letzteren voranzustellen.

II. Abteilung.

Anatomisch-Histologische Untersuchungen.

I. Gruppe: Festucaceae.

Dactylis glomerata L.

Die die Spreizung verursachenden Polster sind bei dieser Gramineenart an beiden Ästen an deren Gabelung entwickelt (Fig. 36).

Am Querschnitt der jungen, d. h. noch zusammengefalteten Achsen ist zu sehen, daß deren Hauptachse vorläufig noch nicht mit einer Erhöhung, sondern mit einer Vertiefung versehen ist, in welcher das Polster der Seitenspreizung gelagert ist. Das Gewebe dieser Vertiefung besteht aus Parenchymzellen, welche mit dünn-

¹⁾ Vergl. *Gramineae* in „Die Natürlichen Pflanzenfamilien“ von Engler und Prantl.

wandigen, typisch zellulösen¹⁾ Membranen (Chl Zn reagiert sofort) und mit einem protoplasmatischen Primordialschlauche versehen sind, in welchem nur sehr wenige, und auch dann nur in einzelnen Zellen vorkommende Chlorophyllkörner eingebettet liegen. Genau

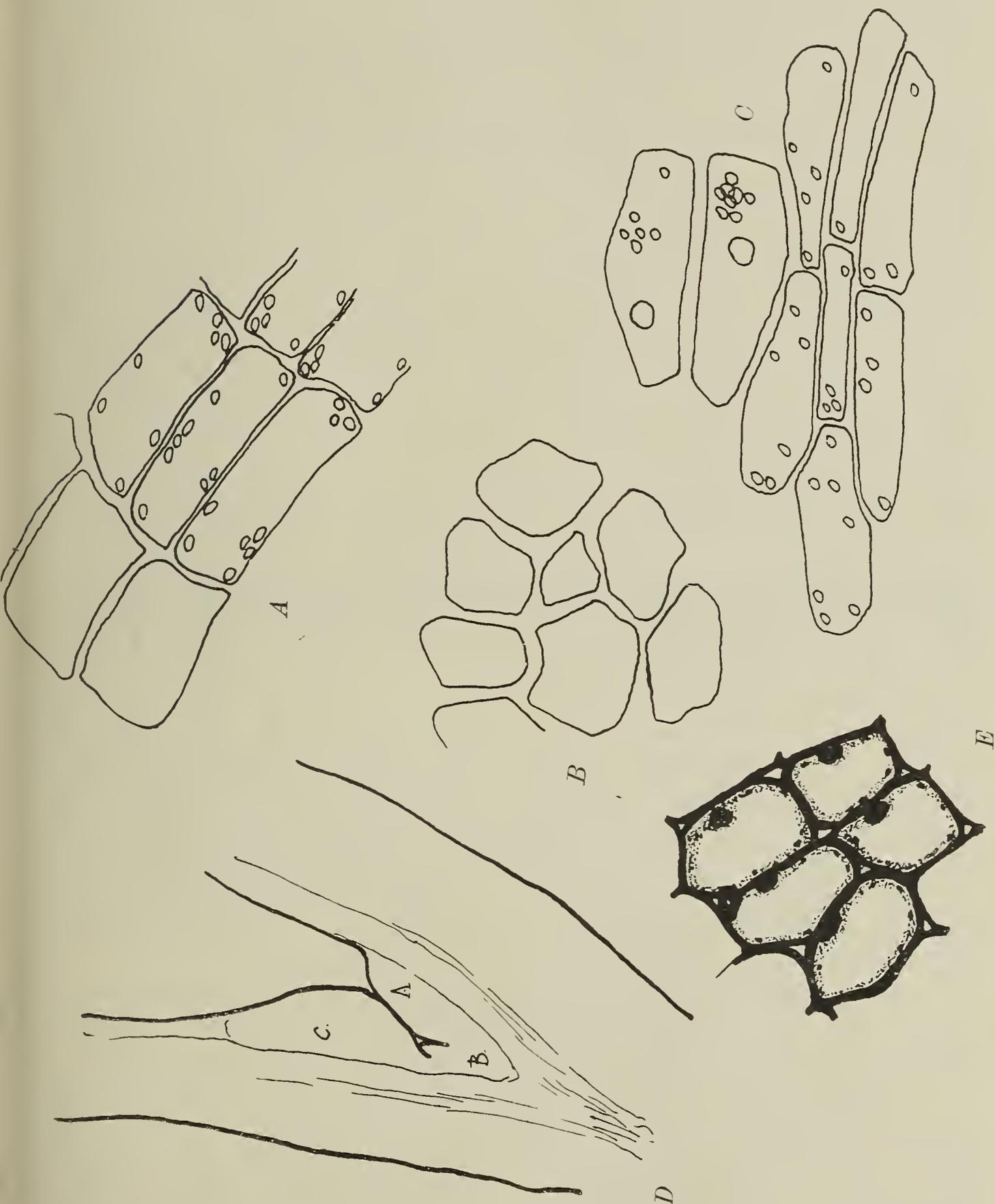


Fig. 36. A, B u. C gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3. D gez. mit Obj. Zeiß A₂ u. Ocul. No. 3. E gez. mit Obj. C. Zeiß u. Ocul. No. 3.)

denselben Charakter zeigt auch das in diese provisorische Rinne eingelagerte Bewegungspolsterchen, jedoch mit dem Unterschiede, daß in demselben viel zahlreichere Elemente vorhanden sind, als wie in dem letztgenannten. Ich hatte zum Beispiel Gelegenheit,

¹⁾ Bei den Marantaceen bestehen nach der Ansicht Dembskis die Zellmembrane des Schwellgewebes aus Cellulose und Pektinsäure.

in dem jungen Bewegungsgewebe des Hauptstengels vier Querschichten von Zellen zählen zu können, während bei den Seitenachsen deren 7—9 vorhanden waren. Sie erstrecken sich in regelmäßigen Längsreihen, welche besonders scharf an der Hauptachse hervortreten (Fig. 36, *A*) und mit zahlreichen Interzellulargängen versehen sind (Fig. 36, *E*), die zur Zeit der maximalen Spreizung der Achsen spurlos verschwinden. Die Regelmäßigkeit der Lagerung der Elemente beider Polster verschwindet allmählich, je näher sie der Gabelungsstelle der Achsen liegen, welche von einer dichten Masse chlorophylosen, verhältnismäßig dickwandigen kollenchymatischen Gewebes eingenommen wird, die beide Bewegungspolster miteinander verbindet (Fig. 36, *B*). Bei der Färbung von frisch angefertigten Präparaten durch Methylgrün fällt außer den symmetrischen Reihen der Zellelemente auch noch die ungewöhnliche Regelmäßigkeit in der Anordnung ihrer Kerne in die Augen, denn sie alle sind im Bereiche des Bewegungspolsters ohne Ausnahme an den oberen Enden der Energiden gelagert, was vom Haberlandtschen Gesichtspunkte aus direkt auf die Stelle der Energieansammlung hinweisen würde. Die energische Tätigkeit der Zellen des Bewegungsparenchyms dauert solange an, als die Blüten geöffnet sind, d. h. deren höchstes Entwicklungsstadium fällt genau zusammen mit dem maximalen Momente der Anschwellung der Lodiculae. Gerade dann geben uns die Querschnitte die allerbeste Vorstellung von der Mächtigkeit der Entwicklung des Organes, welches in diesem Momente aus polygonalen, an Nitriten und Nitraten außerordentlich reichen Zellen besteht, die in der Richtung des Radius des Polsters mehr oder weniger gestreckt sind (Fig. 37 und 38). Ein derartiger Charakter der Parenchymelemente tritt besonders deutlich hervor in den Peripherieteilen der Polster der Seitenachse (Fig. 38, *A*: Querschnitt des Bewegungsgewebes) und auf der ganzen Oberfläche dieses Organes an der Hauptachse, an welcher die Zellen den status quo ante ihrer ursprünglichen regelmäßigen Lagerung beibehalten haben (Fig. 37, *A*: Querschnitt, und Fig. 38, *B*: Längsschnitt des Bewegungsgewebes).

Im Polster der Seitenachse, in den tiefer liegenden Teilen derselben, ist diese Streckung in der Richtung des Radius des Querschnittes selbstverständlicherweise viel schwächer ausgedrückt (Fig. 37, *B*).

Dagegen wird gerade an diesen Stellen eine ungewöhnliche Dünnwandigkeit der Elemente des Bewegungspolsters (Fig. 37, *B*) und eine Armut derselben an Chlorophyll konstatiert, was übrigens auch für die mehr oberflächlichen Schichten des Polsters charakteristisch ist. Eine Vergleichung der Querschnitte der Seitenpolster in verschiedenen Altersstadien mit den Längsschnitten derselben zeigt uns, daß die Zellen sich räumlich bedeutend vergrößerten, jedoch nicht nach allen Richtungen im gleichen Maße. In der Richtung des Radius ist diese Zunahme um vieles größer, als diejenige, welche in der perpendikulären Richtung zu demselben konstatiert wird.

Dabei verschwindet in den meisten Fällen, mit Ausnahme der Hauptachsen (was bereits weiter oben erwähnt wurde) diejenige

Regelmäßigkeit der Lagerung der Parenchymelemente, welche anfänglich sowohl an den Quer-, als auch an den Längsschnitten der Polster bemerkt wurde (Fig. 36, *E* und *C*).

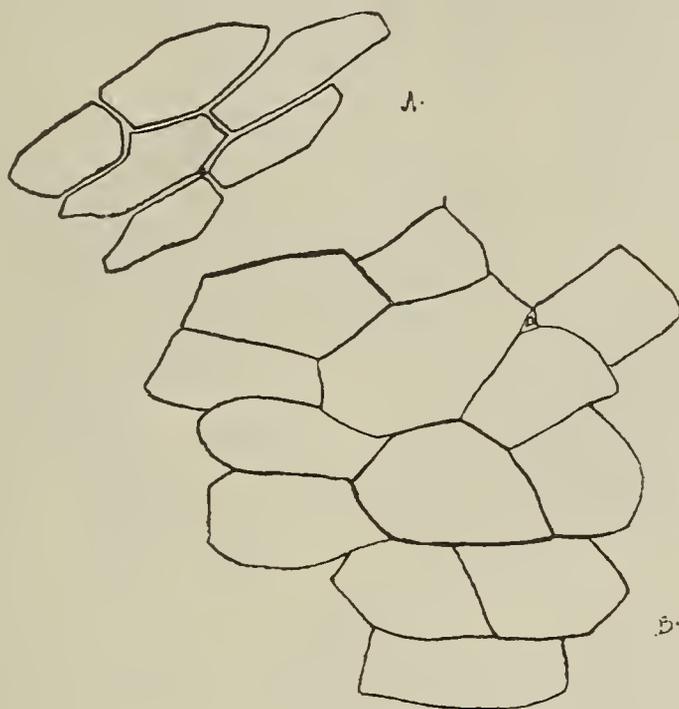


Fig. 37.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Nur in dem dem sklerotischen Ringe¹⁾, welcher die Gefäßbündel umgibt, anlagernden Rayon bleibt die Form und Lagerung der Zellen

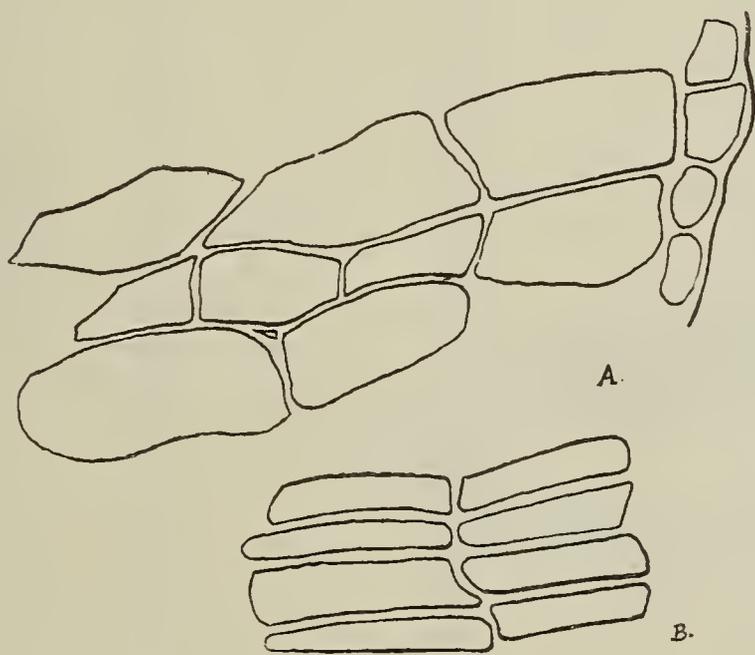


Fig. 38.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

der Schwellgewebe mehr oder weniger annähernd dieselbe, als wie sie solche beim Austritte des Blütenstandes aus der Blattscheide hatten.

¹⁾ Diesen Ausdruck wendet De Bary an für die Bezeichnung lebender Elemente, „deren Membranen mehr oder minder verholzt und hierdurch hart, „sklerotisch“ geworden sind“. (cf.: „Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane.“ Leipzig 1877. p. 127.) — Im Moment der Spreizung der Achsen ist das „sklerotische“ Gewebe mit Stärke angefüllt, welche aber trotzdem am reichlichsten in der speziellen Platte des Parenchymgewebes vorhanden ist, worüber weiter unten noch besonders die Rede sein wird.

Sobald der Blütenstand abgeblüht hat, schrumpfen die Polster zusammen (Fig. 39, *D*), das Gewebe vertrocknet und zerreißt stellen-



Fig. 39.

Fig. A gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.

weise, alle Seitenachsen des Blütenstandes aber bewegen sich, wie wir bereits gesehen haben, nach aufwärts zurück und nehmen bei-

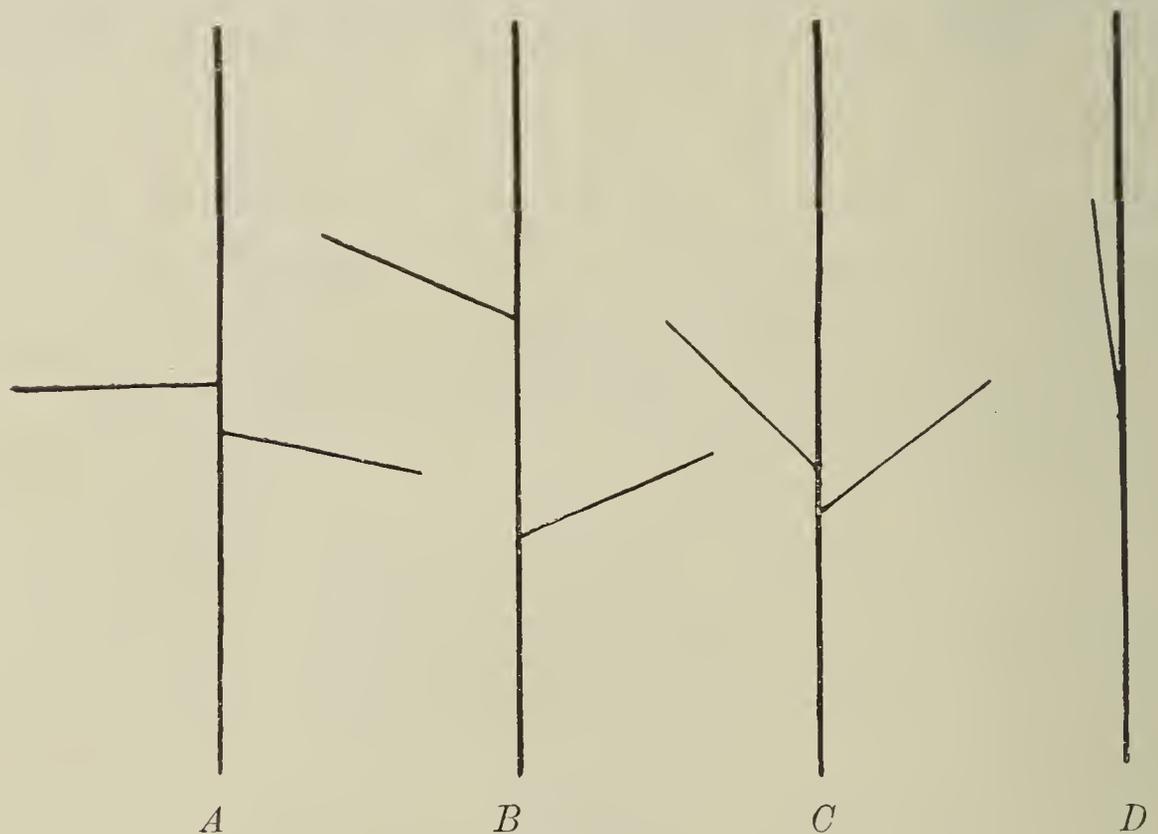


Fig. 40.

Einige Triebe von *Dactylis glomerata* in verschiedenen Entwicklungsstadien:

- A. Während der Blüte am 2. August 1908.
- B. Nach der Blüte am 7. August 1908.
- C. Nach der Blüte am 10. August 1908.
- D. Nach der Blüte am 13. September 1908.

nahe wieder ihre anfängliche „Jugendstellung“ an (Fig. 40, *D*), wodurch sie deutlich sichtbar die Rolle erscheinen lassen, welche

die nodialen Polster spielen. Die Zellmembrane des zusammengekrümmten Bewegungsgewebes (Fig. 39, *A*) sind sowohl im Längsschnitte (Fig. 39, *B*), als auch in ihrem Querschnitte (Fig. 39, *C*) auf die wunderbarlichste Weise wellenförmig gebogen; sie besitzen keinen lebenden Zellinhalt, wie solcher noch vor kurzem die Möglichkeit einer intensiven Ausführung der Spreizungsarbeit bewirkte.

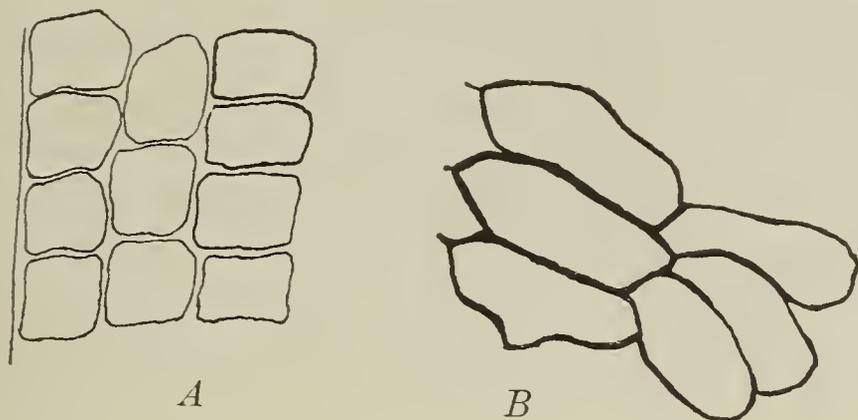


Fig. 41.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Aber nicht überall verlieren die Zellen des Bewegungsparenchymys so schnell ihre Lebensfähigkeit, denn in der Umgebung des sklerotischen Ringes bleiben sie noch lange lebendig, indem sie, wenn auch nicht ihre ursprüngliche, so doch zum mindesten eine sehr ähnliche Form und Lagerung beibehalten¹⁾ (Fig. 39, *D*). Was

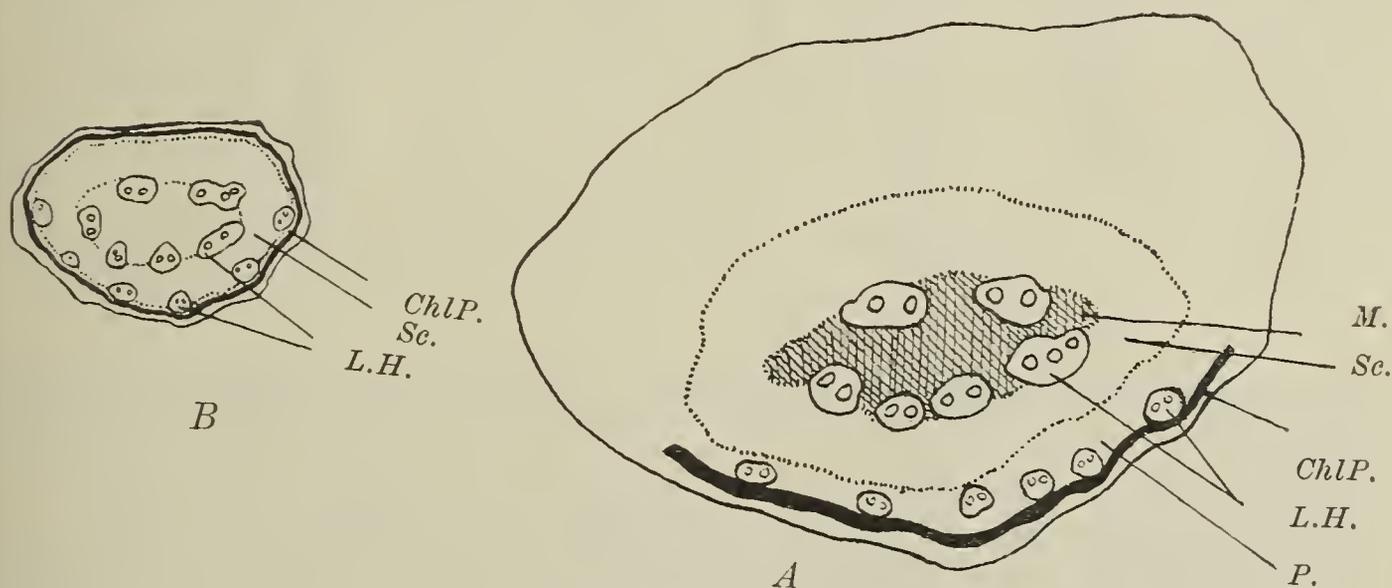


Fig. 42.

(Gez. mit Planar Zeiß u. Obj. No. 6.)

den wellenförmig gekrümmten Stengelteil auf der andern Seite des Polsters anbetrifft, so kann man sich bei seiner Aufrichtung davon überzeugen, daß er aus Zellen besteht, die sich ein wenig von denen der höher liegenden Teile der Achse unterscheiden, denn die Elemente dieses Teiles der Astes erscheinen im Längsschnitte desselben länger

¹⁾ Vergl. die Lagerung der Zellen in den Knoten des Strohhalmes, wo die keilförmige Verbindung der Zellen der vertrockneten Gewebe geradezu charakteristisch ist.

und greifen keilförmig ineinander (Fig. 41, *B*), während die höher liegenden mehr oder weniger gleichseitig sind¹⁾ (Fig. 41, *A*).

Wenn wir uns nun die Frage stellen, welcher Art die Beziehung des Polsters¹⁾ zu den übrigen histologischen Elementen des damit versehenen Teiles des Astes ist, so erhalten wir im Querschnitt folgendes Bild (Fig. 42, *A*):

Um das ziemlich dickwandige, von zahlreichen Interzellularräumen durchbrochene Mark herum sind die Fasergefäßbündel mit ihren Scheiden gelagert. Außerhalb der Leitbündel erstreckt sich in einem weiten Ringe das Sklerenchymgewebe, welches aus mehr oder weniger verholzten Elementen besteht²⁾, deren Umfang um so größer ist, je näher sie sich einerseits dem Parenchym des Polsters, andererseits dem Gewebe befinden, in welches die äußeren Fasergefäßbündel eingebettet liegen. Hierauf folgt ein ungewöhnlich chlorophyllreiches Parenchymband, das von der Epidermis durch

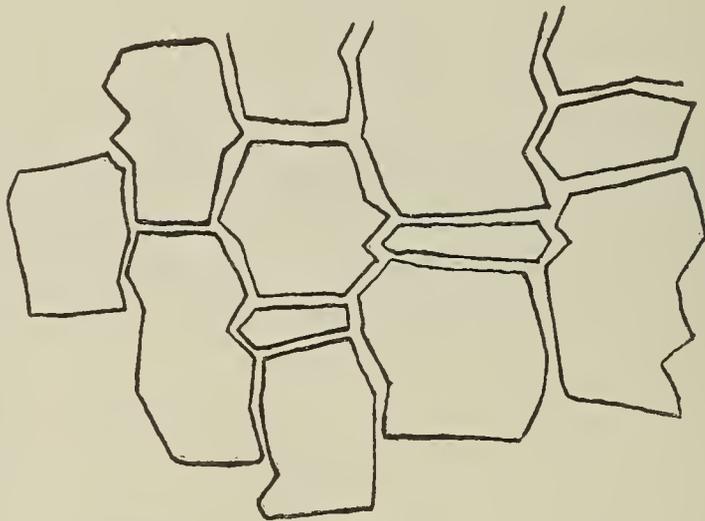


Fig. 43.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Oc. No. 6.)

eine oder zwei Schichten keilförmig miteinander verbundener Zellen abgegrenzt wird (Fig. 41, *B*.) Was die Epidermis anbetrifft, welcher in vielen Fällen³⁾ eine besonders hervorragende Rolle bei der mit Hilfe des Polsters ausgeführten Bewegung der Achsen zugeschrieben wird, so zeigt dieselbe hier, wie wir weiter unten sehen werden, im Vergleiche zu andern Gräsern gewisse besondere Eigentümlichkeiten.

Sie ist aus regelmäßigen Reihen dickwandiger Elemente zusammengesetzt (Fig. 43) mit zickzackförmigen Membranen, welche mit Kiesel inkrustiert sind. Die sich reihenweise erstreckenden Zellen kommen in verschiedener Größe und Form vor; am häufigsten

¹⁾ Maße in Ziffern führe ich nicht erst an, da die Figuren uns ein bereits völlig deutliches Bild in dieser Beziehung geben.

²⁾ Nach De Bary müßte man es „sklerotisch“ nennen. (Vgl. weiter oben.)

³⁾ Wenn der ganze Vorgang vom Turgor abhängig ist.

aber ist der Fall, daß auf ein oder zwei große, oder besser gesagt, hohe Elemente ein niedriges, flaches folgt (Fig. 43.)

Spaltöffnungen besitzt die Epidermis des Polsters überhaupt nicht.

Poa alpina L. var. *vivipara*.

Die Gattung *Poa* ist durch alle gemäßigten und kalten Klimate verbreitet und außerordentlich reichhaltig an Arten.

Ihr Blütenstand besteht wie bekannt aus 2—6 blütigen Ährchen, welche nach den Worten Goebels „in meist lockerer, selten ährenförmiger Rispe, welche in ihren Jugendstadien einseitig dorsiventral sind“, vereinigt sind. Diese Dorsiventralität verschwindet bei einigen Poarten mit der Zeit mehr oder weniger, während sie sich bei anderen im Gegenteile noch mehr steigert.¹⁾

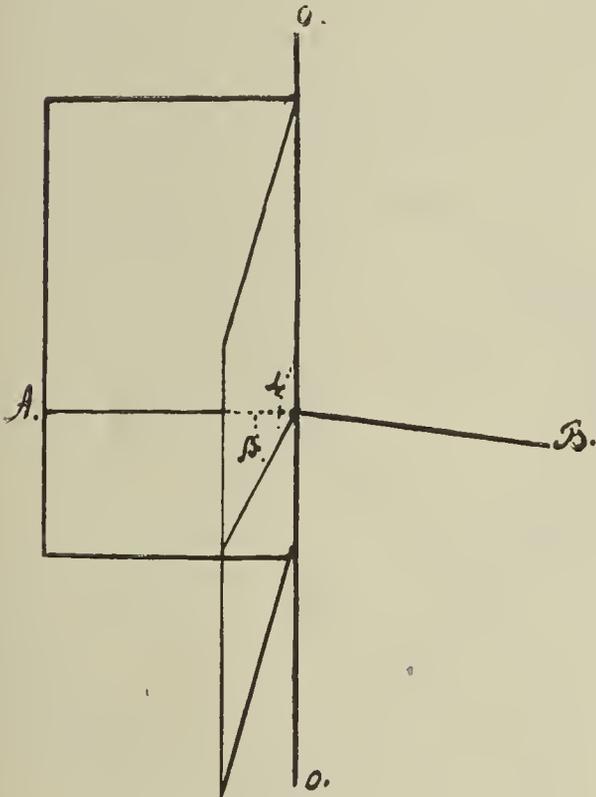


Fig. 44.

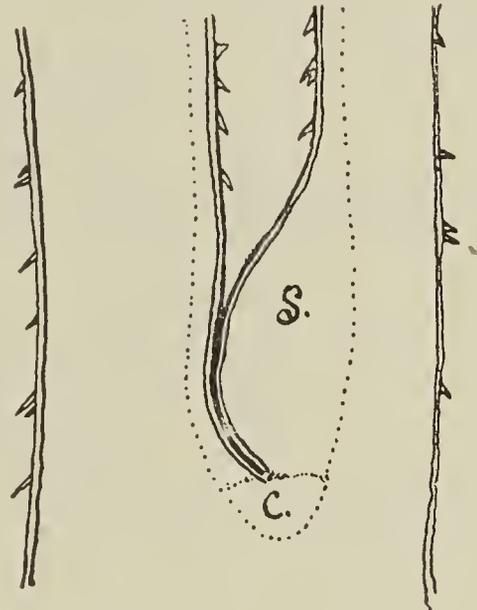


Fig. 45.
(Schematisch.)

Bei *Poa alpina* L. v. *vivipara* bewirken die ausgezeichnete deutlich ausgebildeten Gewebepolster die Spreizung der Achsen der oberen Reihen von der Hauptachse und zugleich eine Divergenz der seitlichen Blütenäste voneinander; mit andern Worten, die Arbeit des Bewegungspolsters läßt sich im allereinfachsten Falle durch zwei Winkel bestimmen. Der eine dieser Winkel (α) zeigt die definitive oder maximale Spreizung der Seitenachse in der Perpendikularebene, der andere (β) dieselbe Spreizung in der Horizontalebene. (Fig. 44.)

Die Gewebepolster, mit welchen bei dieser Pflanze ausschließlich nur die Seitenachsen des Blütenstandes ausgerüstet sind (Fig. 45), bestehen im bereits völlig ausgebildeten Zustande aus mehreren

¹⁾ cf. Goebel, l. c. p. 2.

(8—10) Reihen von außerordentlich regelmäßig gelagerten Zellen. Ihre zelluloseartigen — (ChlZnJ reagiert fast augenblicklich) —

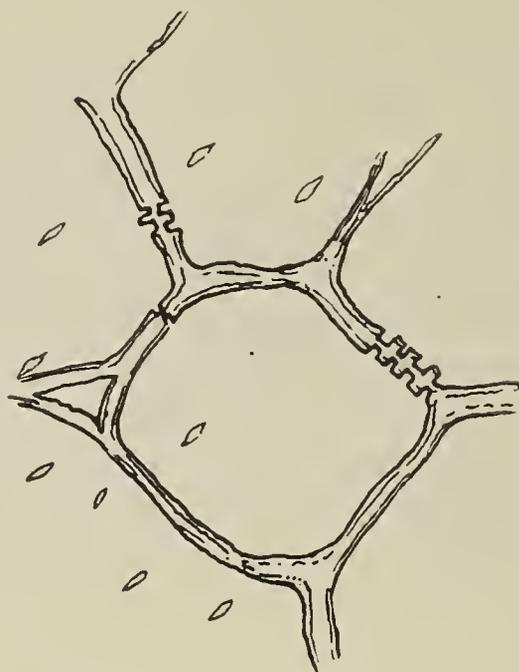


Fig. 46. (Gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul.-Microm. No. 6.)

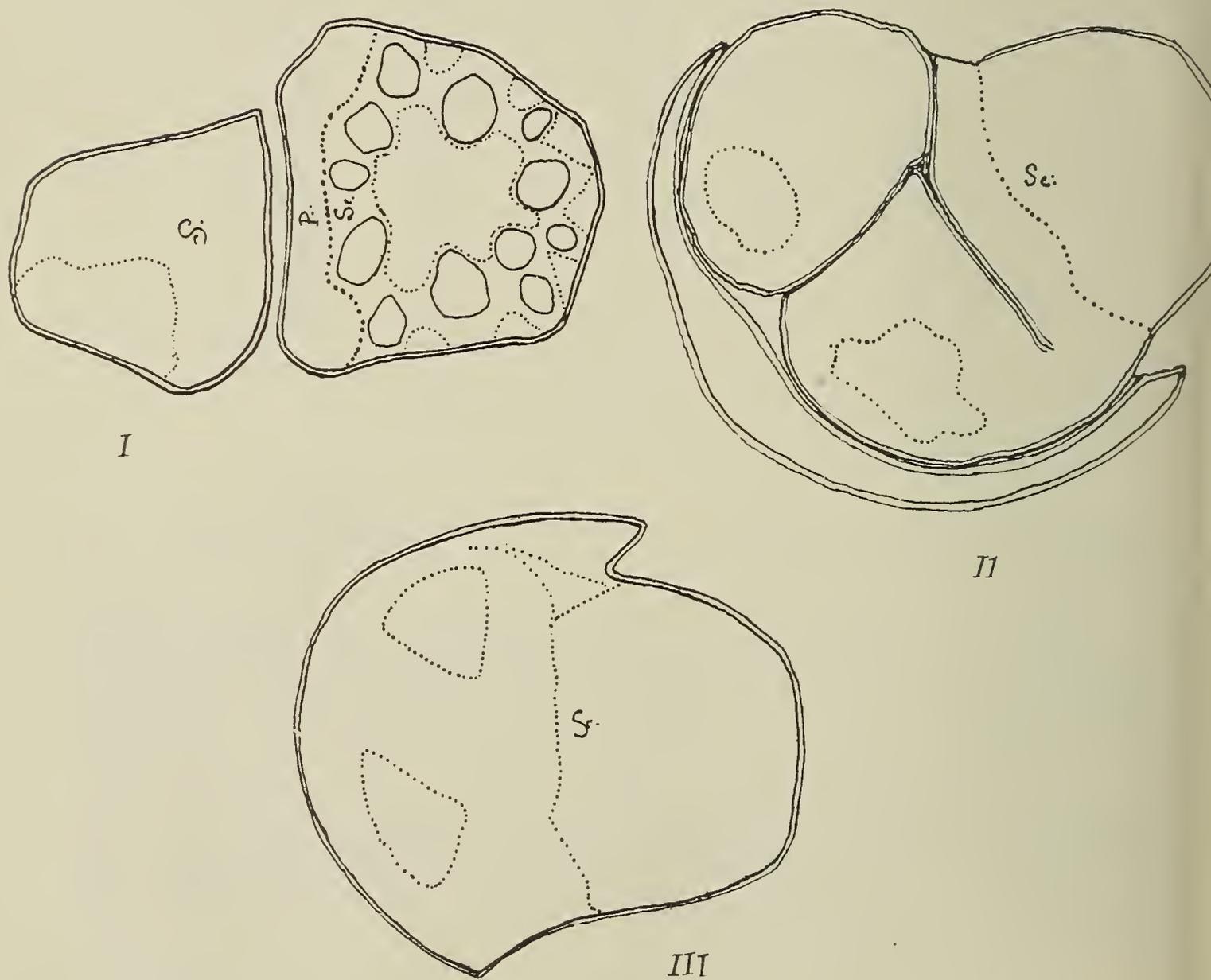


Fig. 47.

Drei aufeinanderfolgende Schnitte durch die Hauptachse und die Seitentriebe. (Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

verhältnismäßig dicken Wände sind von einer großen Anzahl linsenförmiger einfacher Poren durchbrochen, welche mit ganz besonderer

Deutlichkeit an den Querschnitten der Gewebe des Polsters wahrnehmbar sind (Fig. 46.)¹⁾

Große Interzellularräume trennen die Gewebeelemente voneinander, welche letztere eine außerordentlich geringe Quantität von Chlorophyll enthalten, von dem um so weniger vorhanden ist, je näher die Zellen an der Basis des Knotens liegen, dessen Bewegungsgewebe (Fig. 47, I u. II, S) sich mit dem Parenchym der Hauptachse (Fig. 47, I u. II, P) zu einer gemeinsamen Masse von ebenfalls porösen Collenchymelementen verbindet.

An den Achsen der oberen Reihen sind die Bewegungspolster, wenn nicht ausschließlich, so doch hauptsächlich wiederum an den $n + 1$ Verzweigungen entwickelt und zwar um so schwächer, je höher die Reihe liegt, welcher die sie hervorbringende Achse angehört. In diesem letzteren Falle jedoch verdanken ihr beide Achsen ihre Bewegung, d. h. diese Bewegung ist hier noch komplizierter als diejenige, welche wir weiter oben bereits als ihr aller-einfachstes Beispiel erwähnt haben. Auf diese Weise erlangt bei entsprechender Entwicklung und Tätigkeit der Gewebepolster die Rispe von *Poa vivipara* zur Blütezeit eine außergewöhnlich charakteristische gespreizte Form.

Poa pratensis L.

Wie Figur 48 zeigt, wiederholt sich hier im allgemeinen

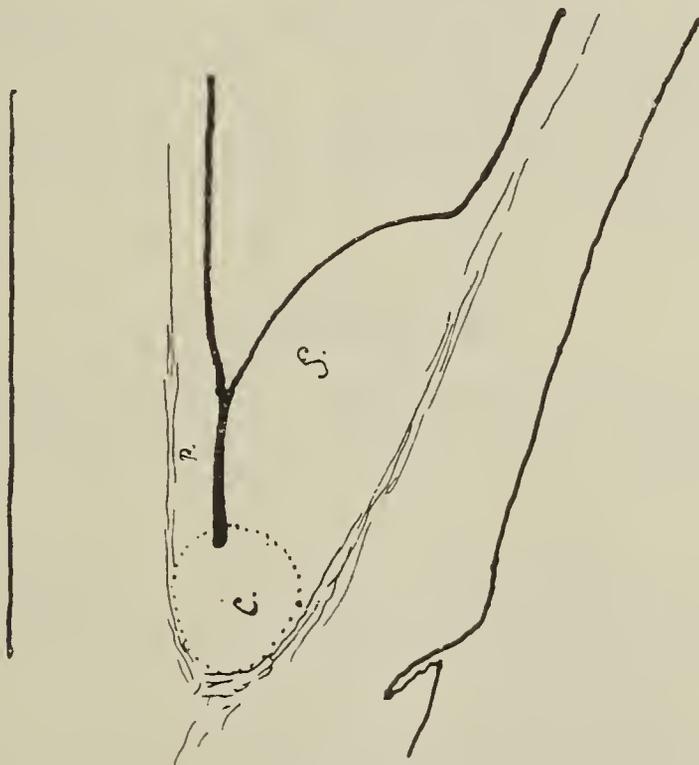


Fig. 48. (Gez. mit Zeiß Obj. A² u. Ocul. No. 3.)

genau dasselbe Verhältnis, wie wir solches bei der vorangegangenen Art gefunden haben.

¹⁾ M. Moebius beschreibt ein gleichartiges Gewebe an den Gliederknoten von *Amicia Zygomeris* DC. (cf. l. c. p. 49); ebenso Haberlandt („Sinnesorgane im Pflanzenreich“. Leipzig 1901) an den Staubfäden von *Centaurea jacea*, wo jedoch „bloß die Längswände der gestreckten Bewegungszellen verdickt und mit zahlreichen, querspaltenförmigen Tüpfeln versehen sind.“ Siehe auch: „Untersuchungen an Blattgelenken“ von Adolf Sperlich. Jena 1907.

Etwas anders dagegen verhält sich die Sache bei

***Poa sudetica* Haenke.**

Allerdings ist diese Spezies sowohl in Bezug auf die Anzahl der Zellen, als auch bezüglich deren Charakter an den Seitenachsen den oben angeführten Arten ähnlich, aber es sind hier außer den

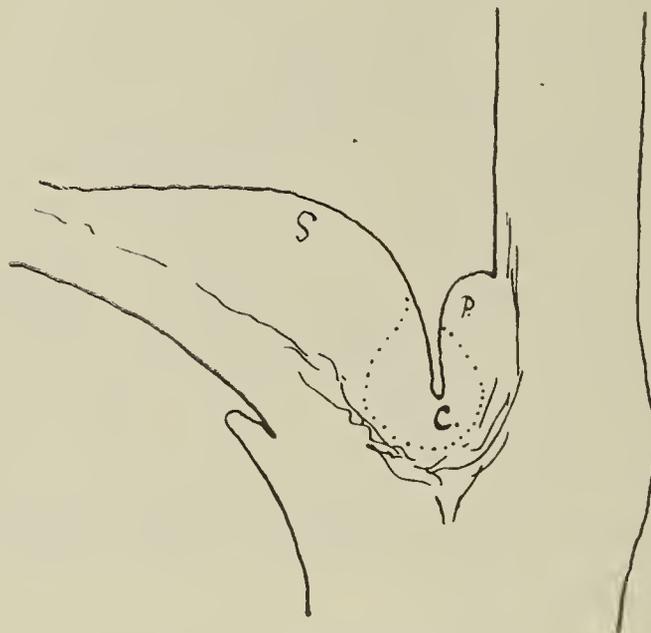


Fig. 49.

(Gez. mit Zeiß-Obj. A₂ u. Ocul. No. 3.)

seitlichen Polstern auch noch solche von gleichem Bau an der Hauptachse vorhanden (Fig. 49). Unter dem Spreizungswinkel der Achsen, d. h. an der Grenze beider Polster, lagert wiederum Collenchym, welches an den beiden Anschwellungen hoch hinaufläuft (Fig. 49, C).

***Poa annua* L.**

Hier sind die Gewebepolster an den Seitenachsen sehr gut entwickelt (Fig. 50, I u. II) und bestehen gänzlich aus typischem Collenchym.

Das Polster ruht auf einer Platte von Sclerenchymgewebe, welches die nebeneinander lagernden Gefäßbündel umschließt. Wenn wir Querschnitte von höher an der Grenze des Polsters gelegenen Teilen betrachten, so konstatieren wir das Erscheinen des vollen sklerotischen Ringes, welcher die Insel mit dickwandigem Parenchym umgibt, um das sich die Leitbündel zu gruppieren beginnen (Fig. 50, II).

Wie bei allen den oben erwähnten Poarten, so besteht auch bei *Poa annua* die Epidermis des Polsters aus polygonalen Zellen (Fig. 51), die mehr oder weniger in der Längsrichtung der Achse des ganzen Astes gestreckt sind, jedoch nicht in dem Maße, wie dies für die Epidermis der Internodialteile des Strohhalmes so charakteristisch ist.

Eine solche Differenzierung in hohe und niedrige Elemente, wie dies bei *Dactylis* der Fall ist, wird hier nicht konstatiert, da-

gegen besitzt auch hier sowie dort die Epidermis keine Spaltöffnungen.

Außerdem ist die Gattung *Poa* noch durch eine Eigentümlichkeit charakteristisch, nämlich durch die lange Zeitdauer der Ar-

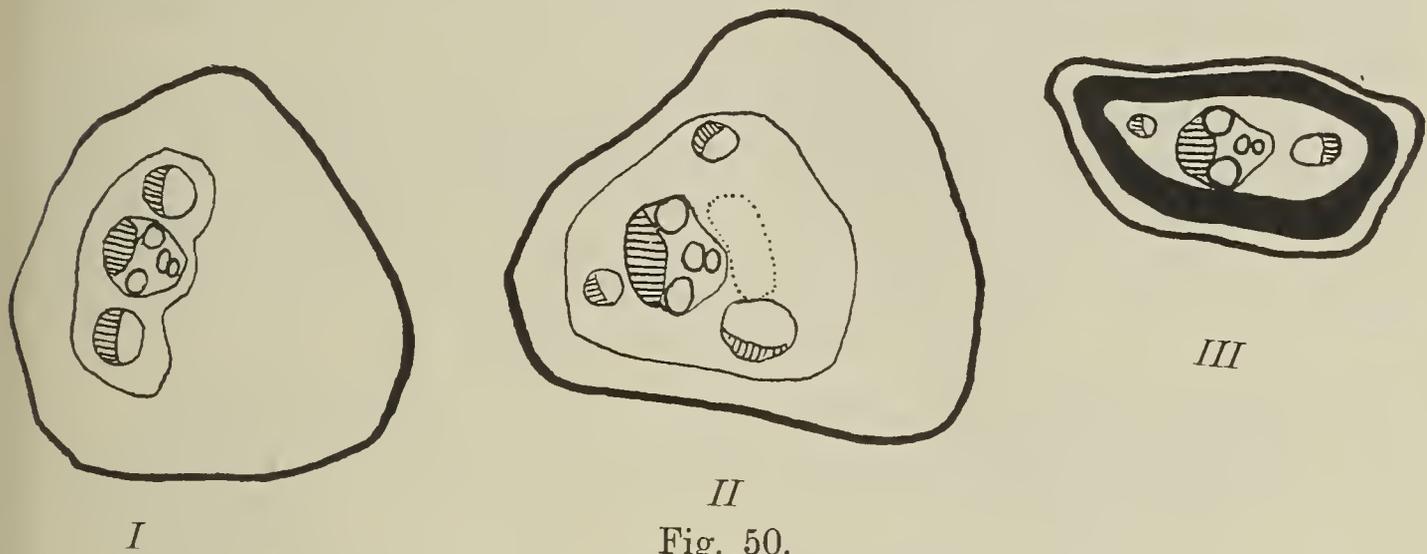


Fig. 50.

(Gez. mit Obj. Zeiß No. 3 u. Ocul. No. 6.)

beitstätigkeit der Polster, durch welche mitunter die Achsen gespreizt erhalten werden bis zum Vertrocknen des ganzen Blüten-

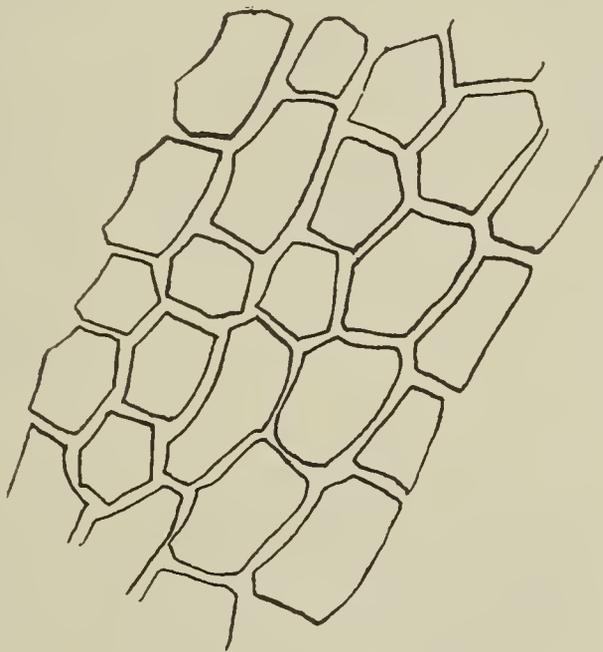


Fig. 51.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

standes. Bei *Poa trivialis* zum Beispiel beobachtete ich Achsen, welche noch zwei Monate nach dem Verblühen gespreizt waren.

Bromus arvensis L.

Diese Graminee gehört zu denjenigen Vertretern der *Festucaceae*, welche nur an den Seitenachsen Bewegungspolster besitzen (Fig. 52, A), von denen an der Basis des Blütenstandes, an den unteren Knoten, 4–6, an den oberen meistens je 2 vorhanden sind. Das Bewegungspolster (Fig. 52, B) besteht aus typischem Parenchym,

dessen Zellen verhältnismäßig dicke Membrane besitzen und von zahlreichen einfachen Poren durchbrochen sind, welche die gegenseitigen Beziehungen zwischen den Elementen erleichtern. Innerhalb dieser letzteren bemerkt man bei Beginn der Spreizung der Achsen nur eine unbedeutende Anzahl von Chloroplasten, deren Menge jedoch nach dem Maße der fortschreitenden Spreizung der Äste zunimmt.

Je näher der Basis des Polsters, desto dicker wird die Membran der Energiden und desto mehr wird der Charakter des ganzen Gewebes kollenchymähnlich (Fig. 52, C). Die Chlorophyllmenge darin ist im Vergleich mit dem höher liegenden Parenchym bedeutend geringer, dafür füllen sich die Zellen mit einer großen Menge von



Fig. 52.

(Fig. A gez. mit Obj. Zeiß A₂ u. Ocul. No. 3; Fig. B gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. 6; Fig. C, D u. E gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

Stärke an, welche sich hauptsächlich in denjenigen Energiden ansammelt, die sich unmittelbar unter dem Spreizungsknoten befinden (Fig. 52, D).

Die Parenchymelemente des Polstergewebes sind merkwürdig durch die außergewöhnlich große Anzahl von feinen Eiweiß-Proteosombildungen, die eine schnelle Molekularbewegung besitzen. Die Zunahme der Anzahl derselben in während längerer Zeit unter Wasser beobachteten Schnitten zeugt von der ungewöhnlichen Empfänglichkeit des Plasmas von *Bromus*, wie solche z. B. bei anderen Gräsern nicht bemerkt wird. (Über *Bromus secalinus* siehe weiter unten.)

Querschnitte durch die Mitte des Polsters (Fig. 126, A) zeigen uns, daß das Parenchym von drei Seiten eine dichte Sklerenchymmasse umgibt

(Fig. 126, *A s*), in welcher an der dem Polster entgegengesetzten Seite die Gefäßbündel gruppiert sind (Fig. 126, *A*). An der Grenze zwischen Parenchym und Sklerenchym, oder besser gesagt, an der Übergangszone des einen Gewebes in das andere bemerkt man mitunter — aber nicht immer — typisches sklerotisches Gewebe (Fig. 126, *A s*¹), dessen Zellen reich an Inhalt und mit dicken, aber nicht völlig verholzten Elementen umgeben sind.

Das ganze Polster ist mit einer spaltöffnungslosen Epidermis umgeben, die aus regelmäßigen, mehr oder weniger gleichartigen Elementen besteht.

Bromus lanuginosus Poir.

Diese zweite — nicht einheimische — Spezies der Gattung *Bromus* verdanke ich dem Warschauer Botanischen Garten, wo

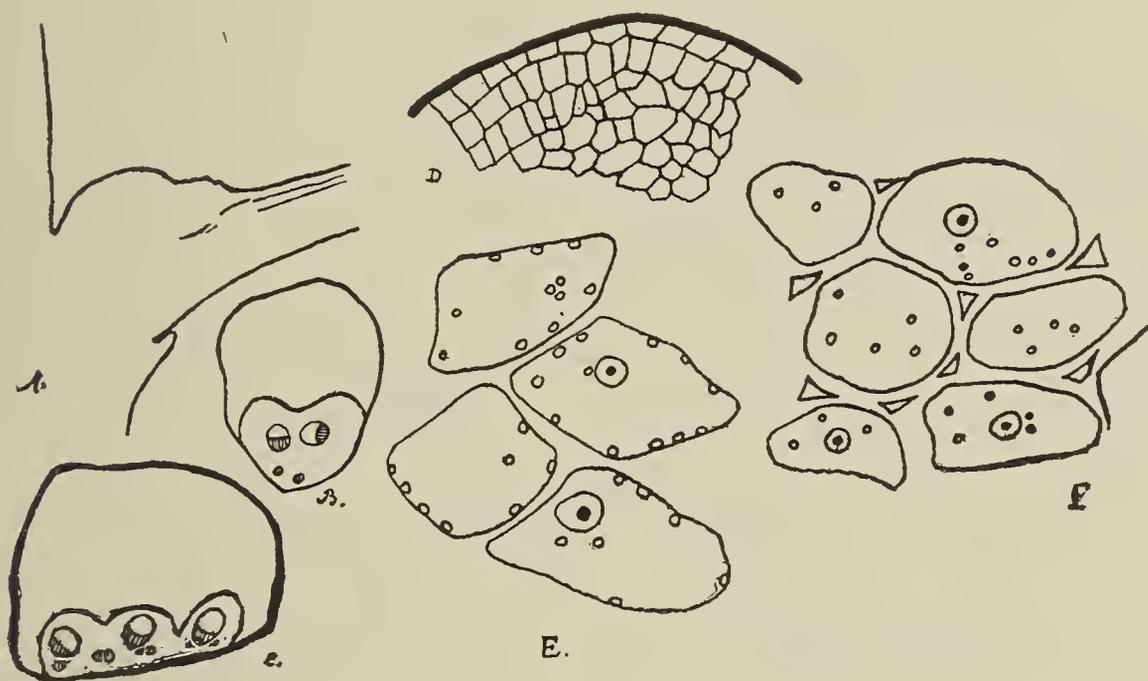


Fig. 53.

(Fig. *A*, *B* u. *C* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6. Fig. *D* gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6. Fig. *E* u. *F* gez. mit Obj. Leitz u. Ocul. No. 6.)

dieses Gras im Jahre 1909 bis zum späten Herbst blühte. Ich erhielt junge Blütenstände noch gegen Ende Oktober, als bereits von Zeit zu Zeit die Nachtfröste einzutreten begannen.

Die reichen Blütenstände dieses Grasses sind ebenfalls nur an den Seitenachsen mit großen, deutlich sichtbaren Polstern versehen (Fig. 53, *A* und *B*), wobei sehr häufig sich deren mehrere zu einem einzigen verschmelzen. (Fig. 53, *C* stellt die Polster zweier benachbarter Achsen im Querschnitte dar.)

In der Längsrichtung dieses Organes, in den äußeren Teilen desselben, sind — während des Höhepunktes der Tätigkeit — die Zellen regelmäßig gelagert; tiefer hinein verschwindet diese Regelmäßigkeit (Fig. 53, *D*). Die Elemente der turgeszierenden Gewebe sind mit großen, ohne jegliche Färbung deutlich sichtbaren Zellkernen und einer bedeutenden Anzahl von Chlorophyllkörnern

versehen, welche in dem primordialen Protoplasmaschlauche eingestreut liegen (Fig. 53, *E* und *F*). Im Querschnitte erscheinen die Elemente des Polsters in den meisten Fällen von ovaler Form (Fig. 53, *F*) und sind von verhältnismäßig dicken Membranen umgeben, welche an den Berührungspunkten mehrerer Zellen stets große Interzellularräume zeigen (Fig. 53, *F*).

Bei *Bromus lanuginosus* scheint die Anzahl der Elemente des Polsters mit der Zeit allmählich zu wachsen. Wenigstens läßt sich so urteilen nach der Zahl der Zellen in der Längs- und Querrichtung. Bei jungen, noch in der Blattscheide sitzenden Achsen beträgt die Anzahl der Reihen der Energide des Bewegungsgewebes in der Richtung des Radius des Organes acht, in den Polstern von bereits vollständig abgespreizten Ästen schwankt sie zwischen 14—16.

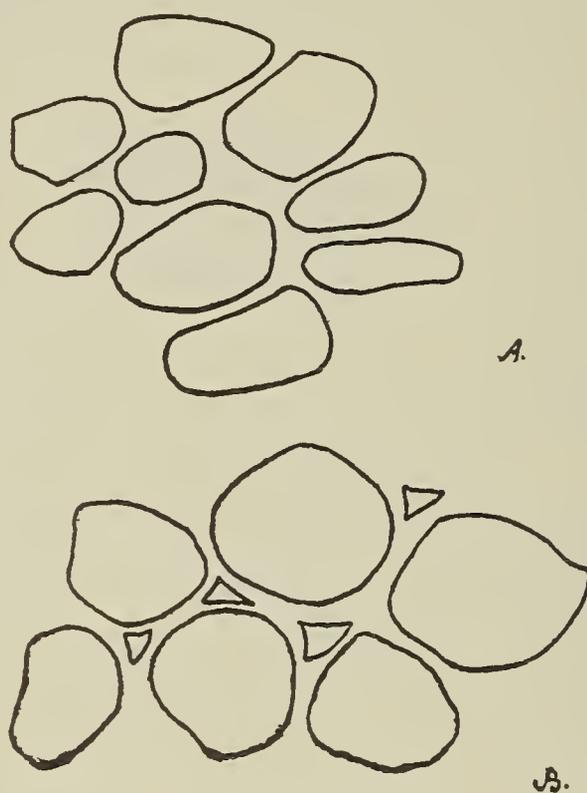


Fig. 54.

(Gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Mic.-Ocul. No. 6.)

Aber nicht nur die Anzahl der Elemente ist eine veränderliche, sondern, wie bei andern Gramineen, verändert sich hier in gleicher Weise auch die Größe und ebenso auch die Form der Zellen des ganzen Gewebes. In den noch zusammengefalteten Achsen sind die Energide im Querschnitte in der Radialrichtung der Achse ausgestreckt (Fig. 54, *A*); in den gespreizten Blütenständen zeigen sie mehr oder weniger abgerundete Konturen (Fig. 54, *B*). In diesem letzteren Falle treten auch die Interzellularräume deutlich hervor, welche vorher nicht wahrnehmbar waren.

Das ganze Polster ist mit einer spaltöffnungslosen Epidermis umgeben, deren Elemente im allgemeinen ein gleiches Aussehen zeigen: sie sind kurz und vierkantig (Fig. 55), erstrecken sich in regelmäßigen Reihen und sind mit außerordentlich dicken äußeren Membranen versehen.

Bei den selbständigen Polstern ist der äußere Umriß im Querschnitte mehr oder weniger symmetrisch (Fig. 53, *B*); bei den mit-

einander verwachsenen (Fig. 53, *C*) ist der Querschnitt assymmetrisch, denn das Polster ist an der Seite, an welcher die Verwachsung erfolgte, vorgewölbt.

Die ganze Masse des Polsterparenchyms lagert auf dem oben herzförmig ausgebuchteten Sklerenchym (Fig. 53, *B*), welches mit der entgegengesetzten Seite unmittelbar an die Epidermis angrenzt. Innerhalb des Sklerenchyms, nicht weit von der Epidermis entfernt, liegen ausschließlich nur die Leptombündel; weiter nach oben hinauf lagern die Lepto-Hadrome, welche mit ihren Gefäßpartien in die Ausbuchtungen des mechanischen Gewebes eindringen (Fig. 53, *B* und *C*.)

Bei der Vergleichung der Querschnitte, welche von derselben Achse, nur etwas weiter ab von dem Bewegungsorgane entnommen

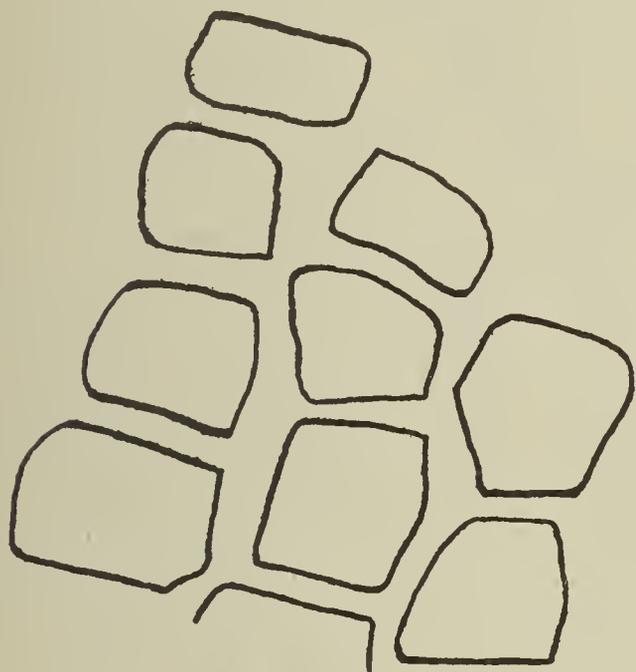


Fig. 55.

(Gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Oc. No. 6.)

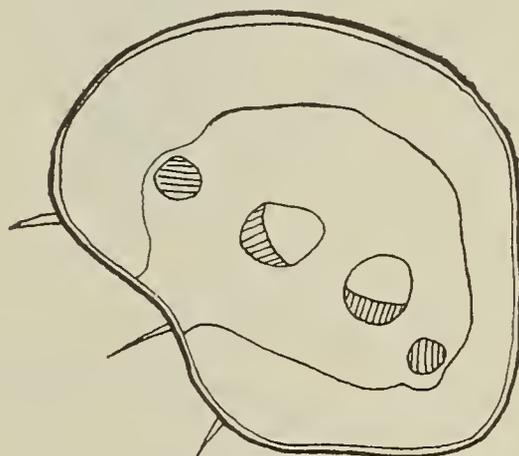


Fig. 56.

(Gez. m. Obj. Leitz No. 3 u. Oc. No. 6.)

wurden, zeigt sich, daß sich das Sklerenchym beträchtlich nach vorn bewegt, d. h. es nimmt die Stelle des Parenchyms ein, welches, indem es beinahe rund herum die verholzten Elemente umfaßt, sich mit einer Menge luftführender Höhlungen anfüllt. Die Gefäßbündel rücken nach dem Zentrum der Achse vor, während die Leptominseln an den Seiten des Sklerenchyms in flachen Ausbuchtungen des letzteren gelagert sind, welche in das chlorophyllführende Parenchym hineinragen (Fig. 56).

Wie aus der Abbildung ersichtlich ist, steht das Sklerenchym durch einen engen, halsförmigen Streifen an der unteren (ventralen) Seite der Achse mit der Epidermis in Verbindung, deren Oberfläche auf dieser Seite des Astes mit spärlichen, einzelligen Härchen besetzt ist.

Arundo Donax L.

Das im Vergleiche zu anderen Gramineen, seinen Dimensionen nach kolossale, im Höhepunkt seiner Tätigkeitsperiode

dunkelrot gefärbte Polster, welches die Spreizung der mächtigen Äste des Blütenstandes bewirkt, ist bereits dann schon vorhanden und vollständig entwickelt, wenn letzterer noch tief im Inneren der Blattscheide verborgen ist (Fig. 57, *A*). Das Polster besteht in diesem Momente aus parenchymatischem, chlorophyllosem und mit großen, wandlagernden Zellkernen versehenem Gewebe mit einer großen Anzahl feiner Interzellularräume (Fig. 57, *B*). Die Zellmembrane sind dünn und zeigen vorläufig keine sichtbare

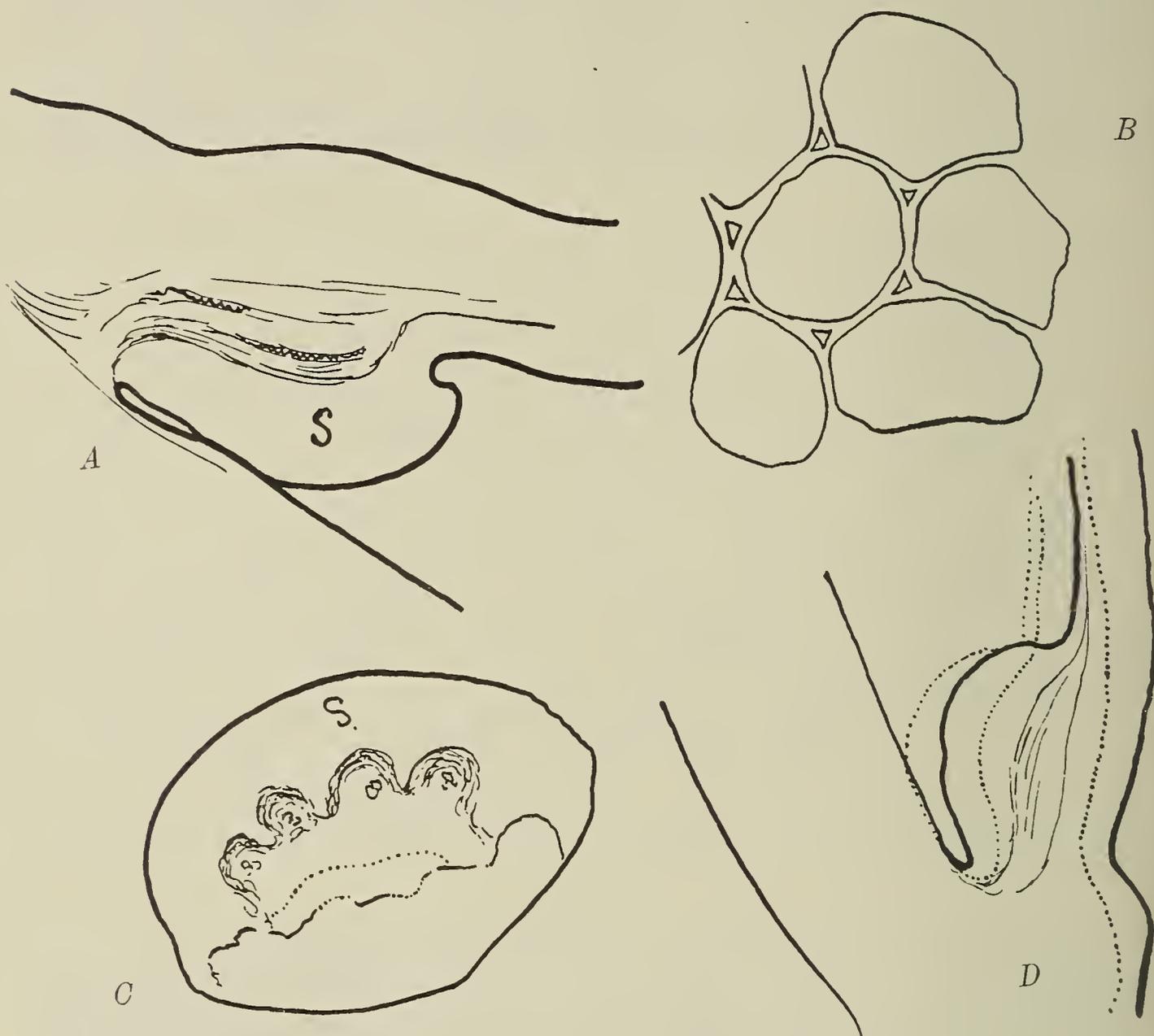


Fig. 57.

(Fig. *A*, *C* u. *D* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3;Fig. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

Tüpfelung. Wie aus den Längs- und Querschnitten ersichtlich ist, stützt sich das Parenchym des Polsters (Fig. 57, *A* u. *C*, *S*) auf die eingekeilten Gefäßbündel, welche von collenchymatischen Elementen umgeben werden.

Diphenylamin gibt schon in dem Stadium, wenn der Blütenstand noch in der Blattscheide verborgen ist, in gewissen Fällen eine schwache Reaktion, was auf das Vorhandensein von Nitraten und Nitriten in den Zellen hinweist. Hierbei ist jedoch darauf aufmerksam zu machen, daß das genannte Reaktiv niemals bei

Arundo eine so intensive Färbung hervorruft, als dies z. B. bei *Dactylis* oder *Grappheporum* der Fall ist.¹⁾

Nach Ablauf der Blüteperiode bewegen sich die Verzweigungen des Blütenstandes nach aufwärts, infolge Absterbens des Bewegungspolsters, in dessen Zellen zu diesem Zeitpunkte der Zellinhalt gänzlich verschwindet, während die vertrockneten und zusammengeschrumpften Membrane eine deutliche, wenn auch ziemlich spärliche Tüpfelung erkennen lassen.

Wenn junge, noch nicht aufgeblühte Äste in absolutem Alkohol fixiert werden, so verändern sie bei ihrer Überführung in

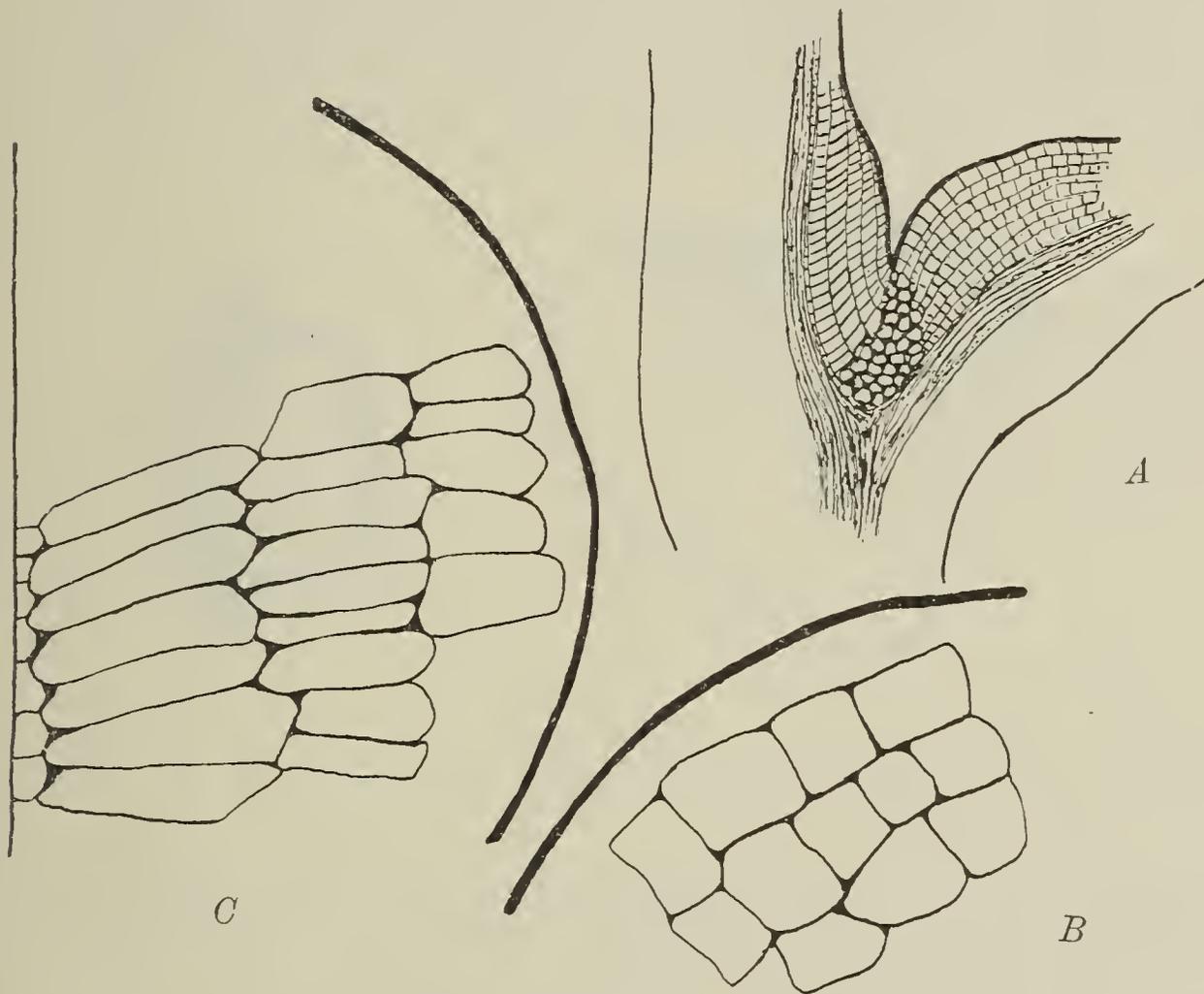


Fig. 58.

(Fig. 30, A schematisch; Fig. 30, B u. C gez. mit Obj. Zeiß C u. Ocul. No. 3.)

Wasser sehr schnell das Verhalten der Achsen zueinander, obgleich das Aussehen des Polsters und seiner Zellen ganz dasselbe bleibt.

Die Äste werden unter der Einwirkung des Wassers nicht auseinandergespreizt, sondern schließen sich im Gegenteile zusammen (Fig. 57, D, punktierte Linie), was wiederum, wie in allen den oben angeführten Fällen, uns wenigstens bis zu einem gewissen Grade den Widerstand anzeigt, welchen das Bewegungs-

¹⁾ Wenn an noch ganz jungen Blütenständen alle Blüten abgeschnitten werden, wobei die Achse möglichst unberührt bleiben soll, so entwickeln sich die Entfaltungspolster viel schneller und kräftiger als gewöhnlich, und die Reaktion mit Diphenylamin ist viel deutlicher.

polster bei der Übertragung der Achsen von einer Lage in die andere zu überwinden hat.¹⁾

Graphephorum arundinaceum Asch.

Diese Graminee besitzt Bewegungspolster an beiden Achsen, sowohl an der Haupt-, als auch an den Nebenachsen (Fig. 58, *A*), von denen am Knoten 2—5 vorhanden zu sein pflegen. Die Lagerung der Zellen in diesen Bewegungsorganen zeichnet sich im Momente ihrer höchsten Entwicklung durch eine ungewöhnliche Regelmäßigkeit aus, infolge der Stellung der Wände der Elementen perpendicular und parallel zur Oberfläche des Polsters (Fig. 58, *B* u. *C*). Am Hauptstengel besteht das Bewegungsparenchym aus perpendicular zur Längsachse des Astes verlängerten Elementen, ähnlich wie solche Br. Dembski für Marantaceen²⁾ beschrieben



Fig. 59.

(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

hat (Fig. 58, *C*). An den Seitenachsen ist es aus mehr oder weniger gleichseitigen Zellen (Fig. 58, *B*) aufgebaut, welche ein hohes, 8—9 Reihen enthaltendes Polster bilden, das, wie Figur 59, *B* zeigt, auf einem dreieckigen, sklerenchymatischen, die Leitbündel umschließenden Prisma ruht. Der zentrale Teil des Astes wird vom Marke eingenommen, während an der unteren ventralen Seite der Gliederung unterhalb des Sklerenchyms die chlorophyllführende, an die Epidermis anstoßende Parenchymplatte liegt.

Koeleria cristata Pers.

ist ebenso, wie *Dactylis* und *Graphephorum* oder *Festuca* (vergl. weiter unten) mit Bewegungsgewebe an beiden Achsen versehen. Das Polstergewebe besteht aus Zellen, welche den entsprechenden Elementen bei *Bromus* oder *Dactylis* völlig ähnlich sind. Innerhalb der Zellen, welche an der Hauptachse in 4—5 Reihen an deren

¹⁾ cf. Lepeschkin, W. W., Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen. (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 26a. 1909. Heft 10.)

²⁾ l. c. p. 147 und Fig. 21 u. 23, Tab. III u. IV.

Basis entlang gelagert sind, bei den Seitenachsen aber in 7—8 Reihen, wird bei der in jungen Zellen durch eine vierprozentige Salpeterlösung hervorgerufenen Plasmolyse eine primordiale Plasmaschicht mit einer ziemlich bedeutenden Menge von Chlorophyllkörnern sichtbar; sie umschließt eine einzige große, zentrale Vakuole. Was den Gehalt an Nitraten und Nitriten anbelangt, so reagiert Diphenylamin im Momente der Spreizung der Achsen ziemlich intensiv.

Festuca vallesiaca Schleich.

Diese Spezies, welche solche typische, einseitige Blütenstände in Form einer Rispe oder Traube besitzt, spreizt sowohl deren

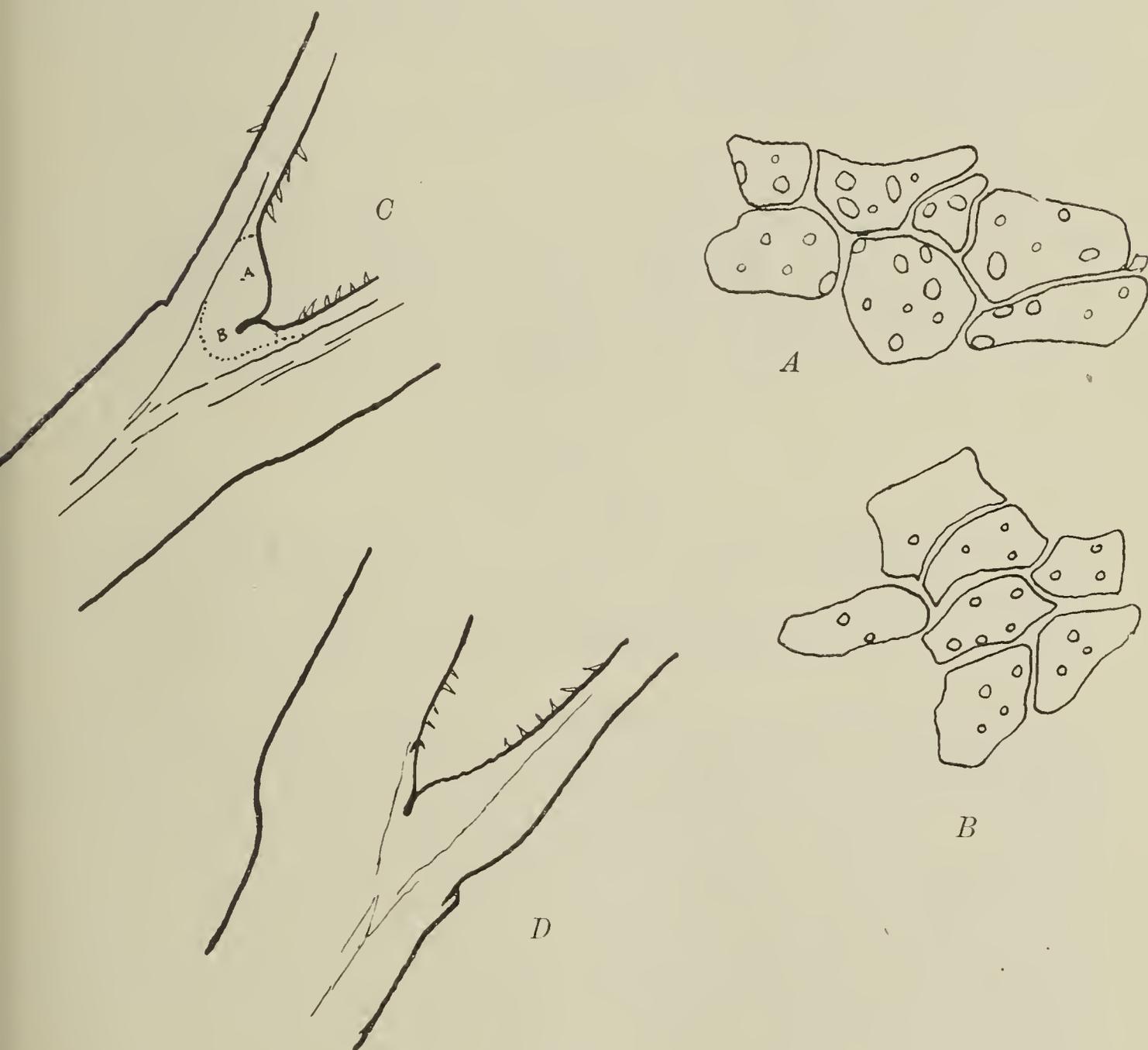


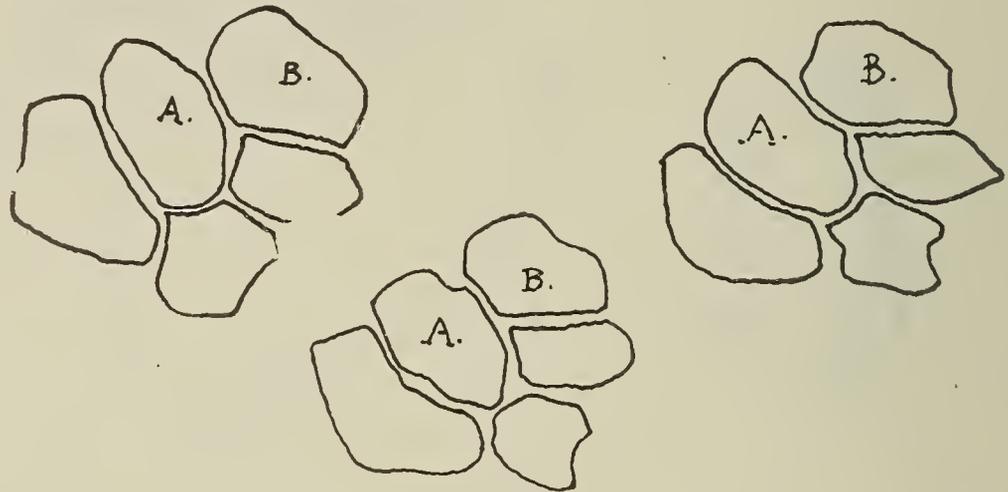
Fig. 60.

(Fig. A u. B gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3;

Fig. C u. D m. Obj. Zeiß A₂ u. Ocul. No. 3.)

untere, zusammengesetzte, sowie auch die oberen einfachen Äste des Blütenstandes weit von der Hauptachse ab mit Hilfe von Polstern, die, wie soeben weiter oben erwähnt, zu beiden Seiten des Sprei-

zungswinkels gelegen sind. An der Seitenachse (Fig. 60, *C* u. *D*) ist das Polster des Schwellgewebes bedeutend größer, als wie das ihm gegenüber an der Hauptachse des Blütenstandes liegende. Beide gehen fast unmittelbar ineinander über, denn die in der Grenzzone liegenden Zellen (Fig. 60, *B*) unterscheiden sich in nichts wesentlichem von den Elementen der Polster. Die Wände der Zellen dieser subangulären Insel sind dünn (Fig. 60, *B*), zelluloseartig, ohne hervortretende Poren; das Innere derselben ist mit Plasma und Stärkekörnern angefüllt. Dieselbe Dünnwandigkeit beobachtet man auch höher hinauf (Fig. 60, *A*), nur in noch stärker ausgedrücktem Maße. Im Innern der das Polstergewebe bildenden Zellen findet man außer Stärkekörnern noch einige ovale, verhältnismäßig große Chloroplaste (Fig. 60, *A*). Beide Bewegungsorgane treten bei starker Spreizung der Achsen in enge Berührung miteinander, wobei das Gewebe der Hauptachse sich gleichsam zahnartig in das Seitenpolster einkeilt (Fig. 60, *C*).

I. H₂O.

II. Alc.

III. H₂O.

Fig. 61.

(Gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Oc. No. 3.)

Eine sukzessive Untersuchung der Zellen des Bewegungsparenchyms in Wasser (Fig. 61, I), in Alkohol (Fig. 61, II) und abermals in Wasser (Fig. 61, III) ließ in denselben keinerlei bestimmte Fähigkeiten zur Anschwellung der Zellmembrane entdecken. *Festuca vallesiaca* gehört also, hiernach zu urteilen, zu demjenigen Typus von Gräsern, welche ihre Achsen durch Turgorerhöhung spreizen, d. h. in Abhängigkeit von den vitalen Fähigkeiten der polsterbildenden Einheiten. Zur Bestätigung des eben Gesagten muß bemerkt werden, daß die nicht der Länge nach zerschnittenen, sondern im ganzen Zustande untersuchten Teile des Blütenstandes sich im Wasser sehr schnell und intensiv spreizen (Fig. 62, *B* u. *C*). Wenn dieselben Achsen in Alkohol gebracht wurden, tritt eine umgekehrte Erscheinung ein (Fig. 62, *D*); sie verläuft verhältnismäßig langsam und die Achsen nehmen erst nach Verlauf von fünf Stunden eine Lage ein, wie sie Figur 62 *D* darstellt. Dagegen bewegt sich vor unsern Augen gleichsam wie der Zeiger einer Uhr die Seitenachse wieder zurück, wenn wir den zum Experiment verwendeten Teil des Blütenstandes aus dem

Alkohol wieder in reines Wasser zurückbringen. Alsdann sind schon nach Verlauf von einer Stunde beide Achsen fast dicht nebeneinander gelagert, oder nehmen zum mindesten eine solche Lage ein, wie sie sie zu Beginn der Untersuchung inne hatten (Fig. 62, *F*). An den Längsschnitten solcher zusammengeschlossener Achsen ist

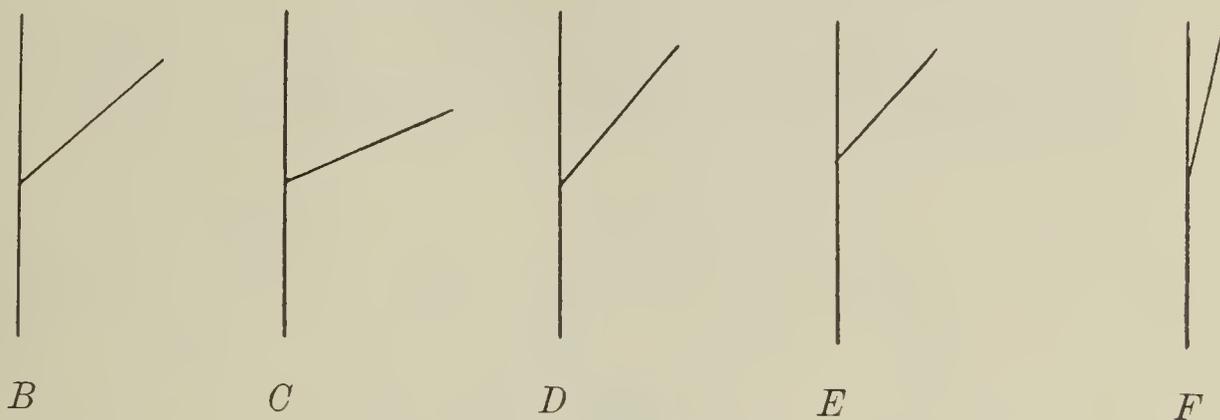


Fig. 62.

A Frisches Material. *B* In H_2O (n. 1 St.). *C* In H_2O (n. 12 St.).
D In Alc. abs. (n. 5 St.). *E* In Alc. abs. (n. 7 St.). *F* In H_2O (n. 1 St.).

zu sehen, daß das ganze Polster zusammengeschrumpft ist, ebenso wie auch die Mehrzahl der dasselbe bildenden Zellen.

Was die spaltöffnungslose Epidermis anbelangt, so besitzt dieselbe die Haarbekleidung — welche weiter oben an den Internodien auftritt — überhaupt nicht oder fast gar nicht.

***Festuca ovina* L.**

Diese Art unterscheidet sich durch nichts besonderes im Vergleich mit der vorerwähnten Spezies. Auch hier sind beide Achsen mit Bewegungspolstern versehen, in welchen es nicht schwierig ist, in der Längsrichtung die regelmäßige Reihenlagerung der Zellelemente wahrzunehmen.

Sogar in der Übergangszone, welche dem Aufbau ihrer Zellen nach den höher hinauf gelegenen ganz ähnlich ist, und sogar wie diese, mit einer mäßigen Anzahl von Chlorophyllkörnern versehen ist, wiederholt sich dieselbe Erscheinung.

Die Querschnitte der Polster (Fig. 63, *A*) zeigen deutlich die keilförmige Ineinanderfügung der Parenchymelementen (Fig. 63, *B*) und lassen erkennen, daß die ganze Masse des dünnwandigen Bewegungsparenchyms ohne jegliche Übergänge auf dem halbmondförmigen Sklerenchym lagert, das seinerseits wiederum unmittelbar an einer oder mehreren Stellen an die Epidermishülle anstößt (Fig. 63, *A*).

In dem aus feinen, dickwandigen, völlig verholzten Zellen bestehendem Sklerenchym (Fig. 63, *C*) sind die Gefäßbündel eingeschlossen, die in verschiedenartiger Weise zum Polsterparenchym orientiert sind, aber stets so gelagert sind, daß das Phloëm nach außerhalb des Gelenkes gerichtet ist (Fig. 63, *A*). Außer dem zentralen Komplex der Sklerenchymelemente sind an den Seiten der dorsiventralen Achse noch Partien von genau ebensolchem Ge-

webe gelagert, welche in die Seitenvorsprünge des Blütenastes hineinreichen (Fig. 63, *A*, *s*), dessen Epidermis an dieser Stelle mit kleinen dickwandigen Härchen besetzt ist. Die spaltöffnungslose Oberhaut des Polsters ist in den verschiedenen Höhen von verschiedenartigem Charakter. An der Basis besteht sie aus Reihen von kleinen, dickwandigen, porenlosen Zellen (Fig. 63, *E*), deren Größe in den mittleren Teilen des Polsters zunimmt (Fig. 63, *D*). Weiter nach oben erscheint die Membran der Epidermisenergidien wellenförmig und mit Poren versehen (Fig. 63, *F*), die Zellen

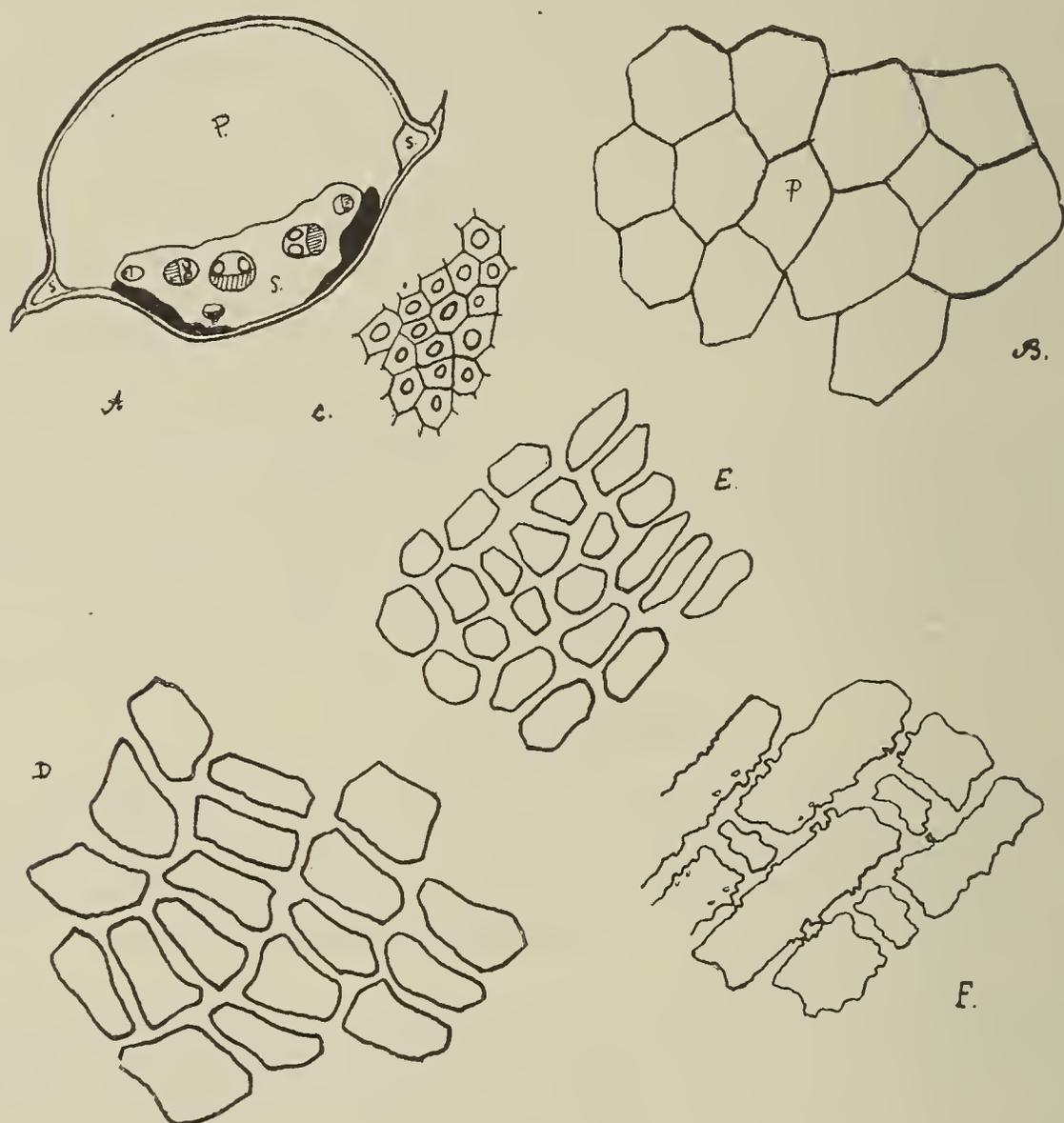


Fig. 63.

(Fig. *A* gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.Fig. *B*, *C*, *D*, *E* u. *F* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

selbst fangen an, sich in lange und kurze Glieder zu teilen, die regelmäßig miteinander abwechseln (Fig. 63, *F*).

Bei *Festuca rubra* ist der Charakter der Schwellgewebe genau derselbe wie bei den obenerwähnten Arten; bei *Festuca glauca* dagegen besteht das Polster aus kollenchymatischem Parenchym, welches den Sklerenchymring umfaßt (vergl. weiter unten). —

Briza media L.

Dieses Gras besitzt Bewegungspolster an beiden Seiten des Spreizungswinkels nicht nur der Seitenachsen des Hauptstengels,

sondern auch der Seitenachsen untereinander. Die Wände der Zellen sind anfänglich sehr dünn (Fig. 64, *A* u. *C*), später nehmen sie mehr und mehr einen kollenchymatischen Charakter an, welchen sie auch beibehalten bis zum Zeitpunkte des Vertrocknens des

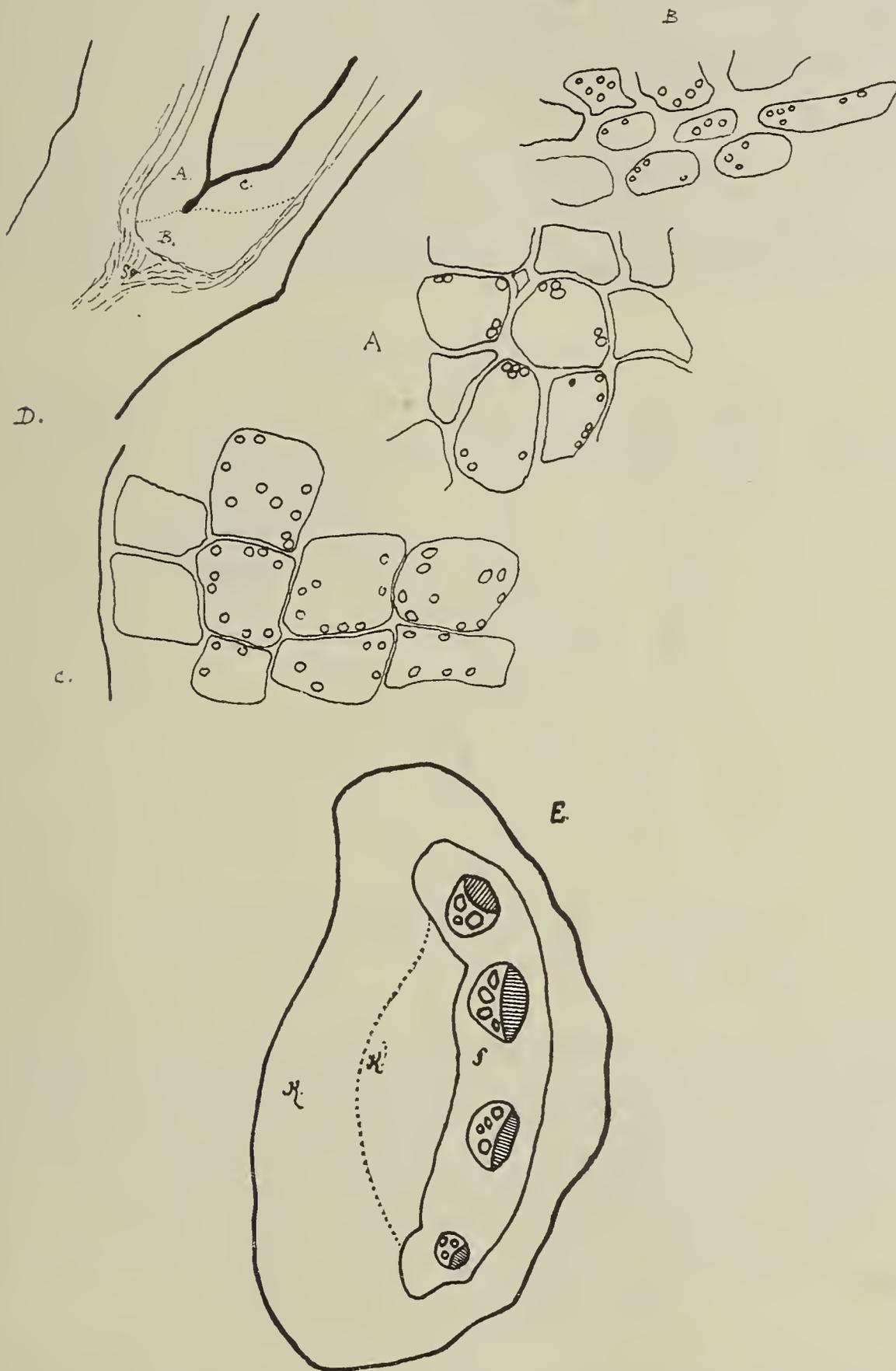


Fig. 64.

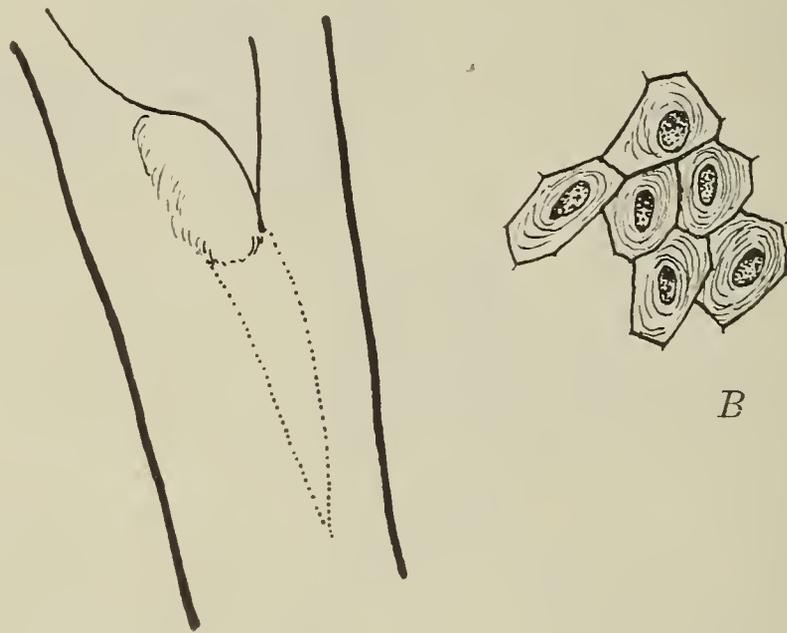
(Fig. *A*, *B* u. *C* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3. Fig. *D* gez. mit Obj. Zeiß A_2 u. Ocul. No. 3. Fig. *E* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

Blütenstandes. Sowohl in der Haupt- wie auch in den Nebenachsen, in letzteren sogar mehr noch als in ersteren, sind die Zellen außerordentlich chlorophyllreich, enthalten aber gar keine Stärke

oder irgendwelche morphologisch gestaltete Elemente, den in der plasmatischen Wandbelagschicht eingeschlossenen Zellkern natürlich ausgenommen.

Das Kollenchym-Fundament (Fig. 64, *B*) ist außergewöhnlich kräftig entwickelt und liegt schräg unter dem Polster des Seitenastes (Fig. 64, *D* u. *E*). Diese Basis besteht aus verhältnismäßig kleinen Zellen, welche ebenso wie die höher gelegenen Elemente mit einer bedeutenden Anzahl von Chlorophyllkörnern versehen sind (Fig. 64, *B*).

In den Verzweigungen der oberen Reihen sind die Polster bei *Briza* genau ebenso entwickelt, wie in dem oben beschriebenen Falle, d. h. beide Achsen sind damit versehen, wobei sie in den $n + 1$ Ästen gewöhnlich größer zu sein pflegen, als in den n -ter Ordnung.



A Fig. 65.

(Fig. A gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.
Fig. B gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

Die Epidermis, welche auch auf dem ventralen (unteren) Teile des Astes von dem Sklerenchymbande, das die Gefäßbündel umschließt (Fig. 64, *E*), durch eine ziemlich breite Parenchymplaste abgegrenzt wird, ist, wie es bisher stets der Fall war, gänzlich ohne Spaltöffnungen und besteht aus Zellen, welche in Bezug auf Aussehen und den Charakter ihrer Lagerung an die Elemente des mittleren Teiles des Polsters von *Festuca ovina* erinnern.

Brizopyrum siculum Lk. (syn.: *Desmazeria sicula* Dum.).

Dieses einjährige, oft als Zierpflanze kultivierte Gras besitzt an den Seitenachsen nur sehr schwach entwickelte Polster, unter welchen sich tief in das Innere des Gelenkes ein besonderes, keilförmiges Gewebe erstreckt (Fig. 65, *A*), das aus langen, faserförmigen Zellen mit außerordentlich stark verdickten Membranen besteht. Figur 65, *B* stellt den Querschnitt dieser Zellen dar, die

sich unter der Einwirkung von Chlor-Zink-Jod augenblicklich violett färbt mit broncefarbiger Schattierung.¹⁾

Dieser Gewebekeil ist bei *Brixopyrum* ungewöhnlich groß und, indem er sich an dem Internodium entlang weit nach unten erstreckt, zeigt er direkt die Grenze beider Achsen an, denn der Knoten, aus welchem der Seitenast hervorgeht, liegt viel tiefer als die Stelle seiner Abspreizung von der Hauptachse; mit andern Worten, es findet hier eine Verwachsung der Äste auf eine ziemlich große Strecke hin statt.

Von der Existenz des Polsters abgesehen, übte weder Alkohol, noch Wasser, noch Alkohol mit Salzsäure keinerlei entscheidende Einwirkung auf die Stellung der Achsen zueinander aus.

Melica altissima L.

Diese Spezies schmiegt ihre Verzweigungen dicht an die Hauptachse an. Ein derartiger Charakter im Bau des Blüten-

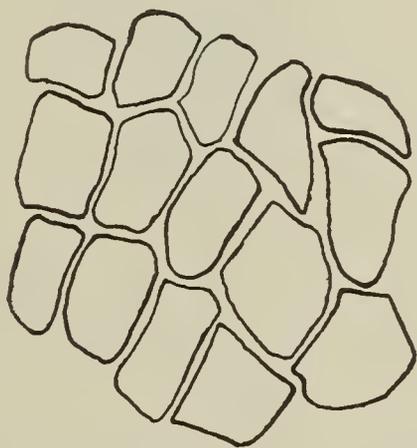


Fig. 66.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6,)

standes hängt davon ab, daß die Achsen nicht nur keine Spur von Bewegungsgeweben besitzen, sondern auch, daß, im Gegenteile sogar, beide Seiten der Verzweigung von dicken, verholzten Sklerenchymelementen eingenommen werden, welche sich in das höher gelegene chlorophyllführende Parenchym einkeilen.

Brachypodium pinnatum Beauv.

Diese Graminee gehört nach der Lage und dem Bau der Bewegungspolster zu demselben Typus wie z. B. *Bromus*, d. h. diese Organe sind hier ausschließlich an den Seitenästen entwickelt und bestehen aus dünnwandigen Elementen mit einer sehr spärlichen Menge von Chlorophyllkörnern.

¹⁾ Ein gleiches Verhalten zu dem genannten Reaktive zeigen auch die Fasern von *Vinca major*, wo „mit Chlor-Zink-Jod-Lösung die Fasern sofort eine violette, ins Braune spielende Färbung annehmen.“ Strasburger, „Practicum“. pag. 149. —

Phragmites communis Trin.

Dieser so allgemein verbreitete Vertreter der Bewohner unserer Seen und Sümpfe streckt seine silberglänzende, meist violette Rispe, welche infolge ihrer schweren Belastung einen nickenden

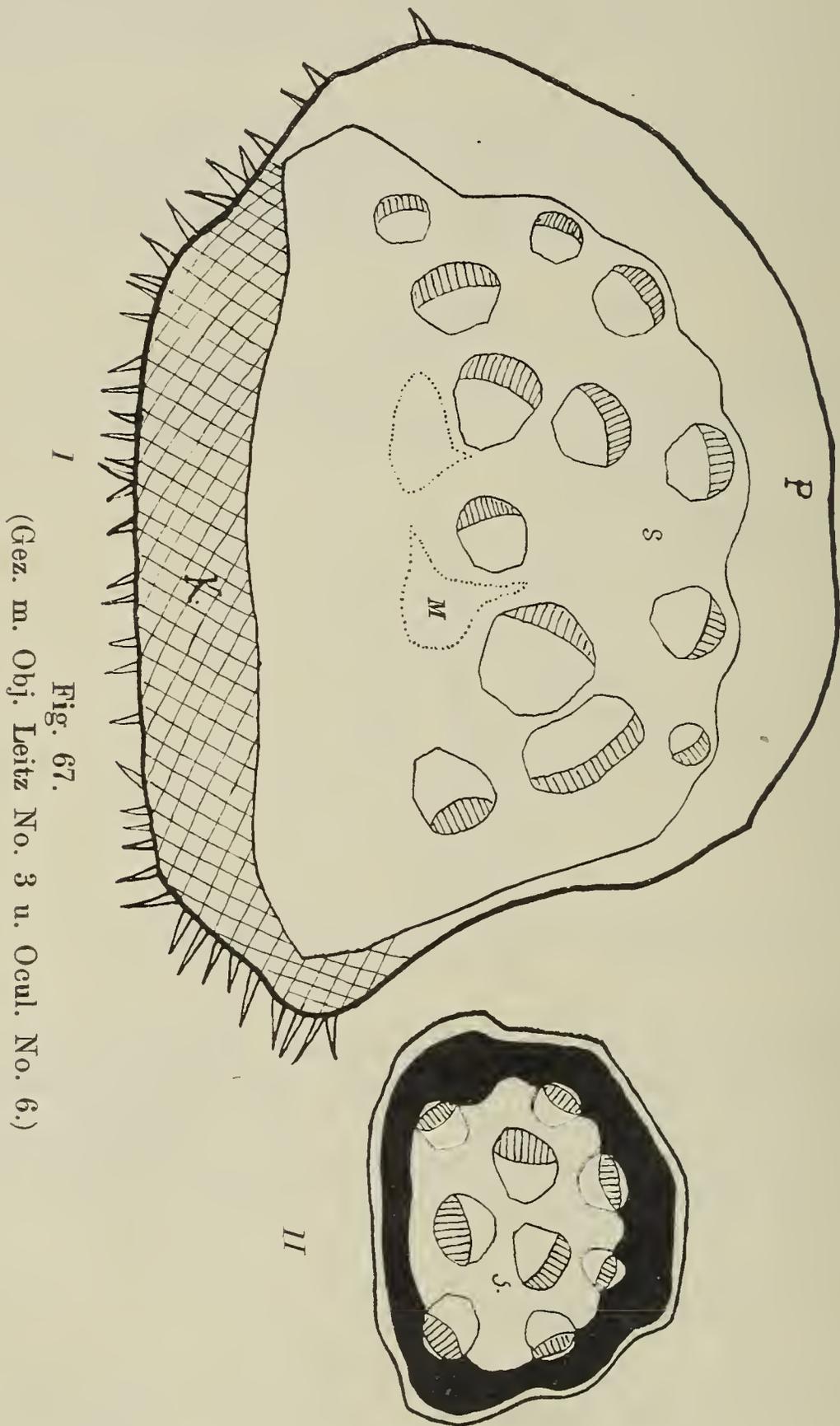


Fig. 67.
(Gez. m. Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Habitus hat, weit hervor. Wie es überall bei den Gräsern der Fall ist, so verdankt auch das Schilfgras die überhängende Form seines schlanken Blütenstandes den mächtigen Polstern des Bewegungsgewebes, welches an der Basis der Seitenverzweigungen ($n + 1$), deren an den Knoten mehrere vorhanden sind, entwickelt ist. Die dickwandigen, stark getüpfelten Parenchymzellen der Polster sind

außerordentlich regelmäßig in Reihen gelagert, deren man in der Querrichtung meistens 8—10 zählen kann. An den Seiten des Polsters ist der Charakter des Bewegungsgewebes ein etwas anderer, denn hier sind die Zellen an Umfang etwas größer, die Membrane derselben (Fig. 66) sind dünner und die Regularität der gegenseitigen Beziehung der Elemente zueinander geht stellenweise gänzlich verloren.

Das Zentrum der Achse wird von einem mächtigen Sklerenchymzylinder eingenommen (Fig. 67, I, S), welcher bald an einer, bald an mehreren Stellen von kleinen Inseln, dickwandigen, reich mit Interzellularräumen versehenen, Parenchyms durchbrochen wird

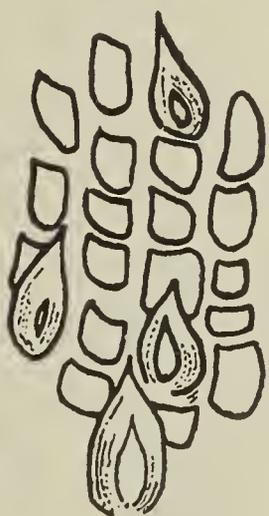


Fig. 68.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

(Fig. 67, I, M). Höchst interessant ist der Umstand, daß die Gefäßbündel in den meisten Fällen, wenn auch nicht immer, in den oberen Schichten des Sklerenchyms gruppiert sind, während im unteren Teile desselben, der sich auf die Collenchymplatte stützt (Fig. 67, I, K), gar keine Gefäßbündel vorhanden sind (Fig. 67).

Die das Polster umgebende Epidermis besteht aus sehr kleinen, dickwandigen Zellen, und ist an den zentralen Teilen des Polsters mit spärlichen, kurzen, aber kräftigen Haaren bedeckt (Fig. 68). An den Seiten des Polsters sind diese Haare länger und zahlreicher (Fig. 67), weiterhin verringern sie sich quantitativ und qualitativ. Spaltöffnungen besitzt die das Polster umgebende Epidermis überhaupt nicht.

* * *

II. Gruppe: Hordeae.

Unter den von mir untersuchten Vertretern dieser Gruppe der ährentragenden Gräser (*Elymus*, *Aegilops*, *Secale*, *Hordeum*, *Triticum* und *Lolium*) ist bei der Gattung *Elymus* das Bewegungsparenchym am besten entwickelt.

Elymus arenarius L.

Hier ist Schwellgewebe ausschließlich nur an der Seitenachse vorhanden (Fig. 69, I, B-g.). Dasselbe reicht bis an die Hauptachse und stützt sich hier auf die Sklerenchymschicht (Fig. 69, II u. III). Seine Zellen sind verhältnismäßig regelmäßig gelagert,

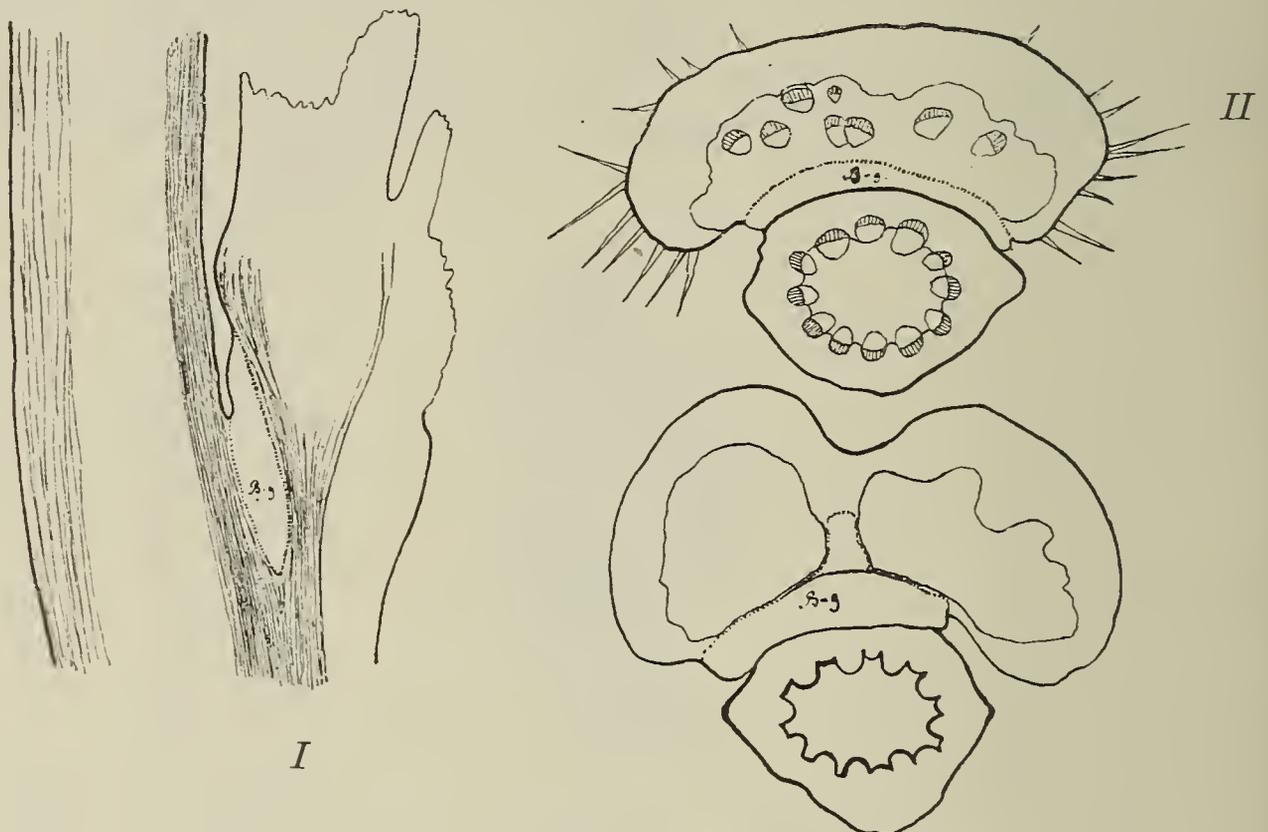


Fig. 69. III

(Alle Figuren gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

sie besitzen einen schwach collenchymatischen Charakter und unterscheiden sich durch nichts besonderes im Vergleiche zu den bei der Gruppe der *Festuceae* beschriebenen Zellen.

Elymus europaeus L.

Diese Spezies hat ebenso wie *E. arenarius* die Polster ausschließlich nur an den Seitenästen. Wenn bereits völlig abgeblühte Blütenstände der Untersuchung unterworfen wurden, so war leicht zu konstatieren, daß die Konturen der Polster ihre Regelmäßigkeit infolge der sie zusammensetzenden Zellen verlieren.

Bei beiden genannten *Elymus*arten zeigt Diphenylamin zur Blütezeit und sogar auch noch nach derselben, sofort das Vorhandensein von Nitriten und Nitraten an, die z. B. in ihren sehr großen, angeschwollenen Lodiculae nicht vorhanden sind.

Elymus species?

Wie bei den beiden vorhergenannten, so sind auch bei dieser zu meiner Verfügung stehenden, von mir aber nicht näher be-

stimmten Elymusart die Entfaltungspolster an der Basis der Achsen der Ährchen ganz deutlich sichtbar (Fig. 70, *A* u. *C*).

Diese Organe stützen sich auf das chlorophyllführende Parenchym (Fig. 70, *A*, *cl*); von oben werden sie durch Sklerenchym begrenzt, welches auch von der Seite der Hauptachse ihre Unterlage bildet.

Polster von gleicher Größe, welche mitunter auch noch größer sind, treten an der Basis der Ährchenspelzen hervor (Fig. 70, *C*, *S^I*), welche letztere infolgedessen zur Seite geneigt werden und geben, indem sie mit ihren spitzen Grannen heraus schauen, der Ähre dadurch ein besonders charakteristisches Ansehen.

Die Zellen des Bewegungsparenchyms, welche eine polygonale

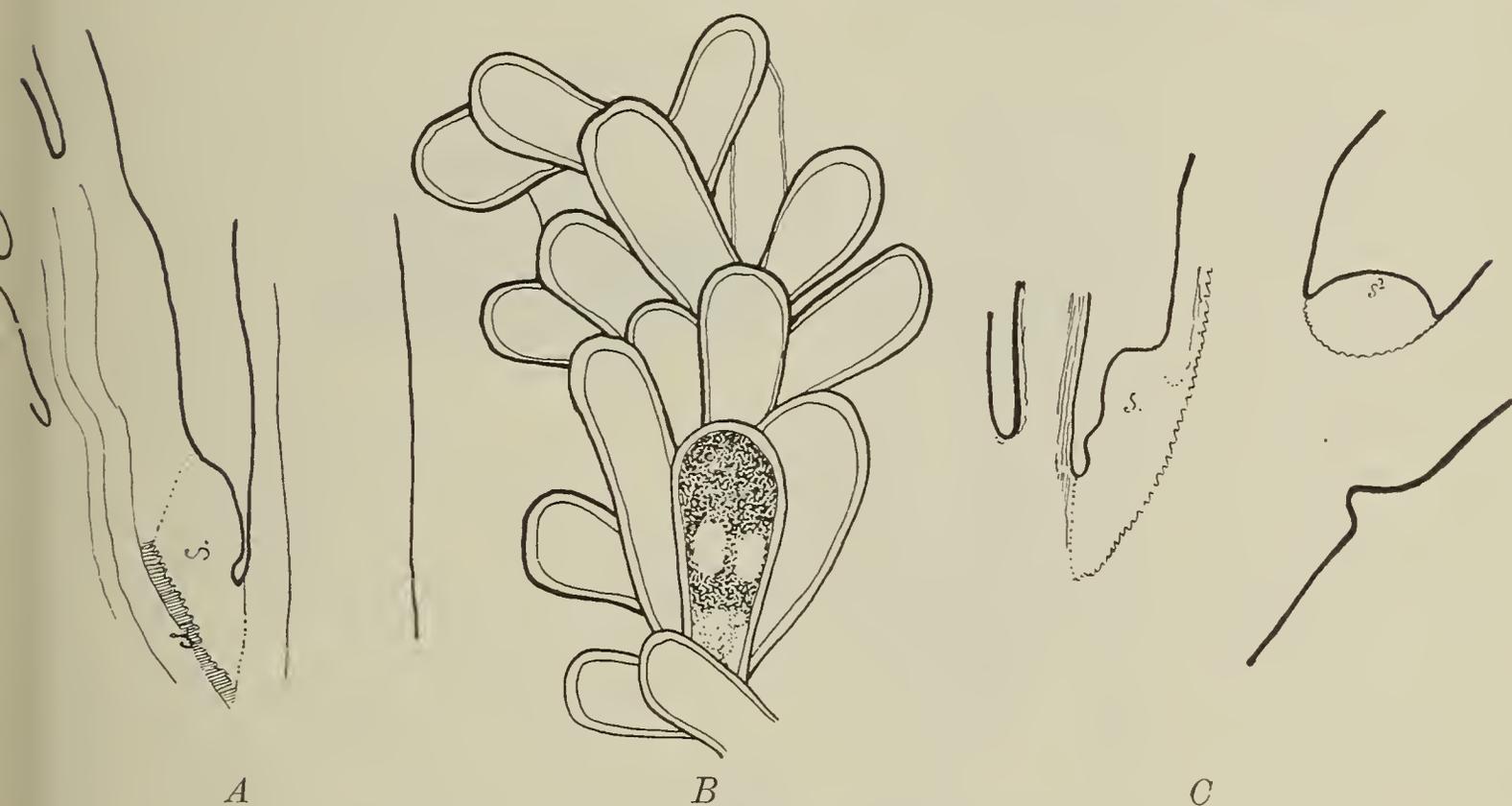


Fig. 70.

(Fig. *A* u. *C* gez. mit Plan. Zeiß u. Ocul. No. 3.

Fig. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

Gestalt haben, zeigen weder in ihrer Lagerung, noch in ihrem Bau irgend welche besondere Eigentümlichkeiten. Ihre Wände sind schwach getüpfelt und ziemlich dünn; dickwandigere befinden sich nur in den Polstern an den Spelzen, wo auch die Tüpfelung der Elemente weit stärker entwickelt ist.

Irgendwelche besondere subanguläre Gewebe sind hier nicht vorhanden, was auch begreiflich ist in Anbetracht des geringen Spreizungswinkels der Achsen der Ährchen von der Hauptachse.

Mit der Samenreife beginnt das Polstergewebe abzusterben, es schrumpft allmählich zusammen und vertrocknet, während die Elemente der Polster der Achsenspelzen verholzen. Aus diesem Grunde erscheint die Ähre zur Reifezeit des Blütenstandes nicht nur bei dieser, sondern bei allen Elymusarten überhaupt, zusammengedrückt, während die Stellung ihrer Spelzen sogar an bereits gänzlich vertrockneten Exemplaren genau dieselbe bleibt, als sie vor der Samenreife war. Nur bisweilen lassen die oberen Teile

solcher an den Spelzen befindlicher Polster in den Elementen den Zellulosecharakter ihrer Wände zurück, obgleich diese Erscheinung eine seltene ist und wahrscheinlich das Resultat ihrer unvollständigen, nicht rechtzeitig abgeschlossenen Metamorphose darstellt. Alle die bis jetzt untersuchten *Elymus*arten im allgemeinen, und diese nicht näher bestimmte Spezies im besonderen, sind an den Blütenspelzen mit einer Menge von keulenförmigen, einzelligen Härchen bedeckt, welche mit körnigem Protoplasma angefüllt sind (Fig. 70, *B*).¹⁾

Die Anzahl der Härchen ist eine besonders beträchtliche an den unteren Teilen der Spelzenränder, wo sie in solchen Mengen angehäuft sind, daß sie an deren Basis eine dichte Bekleidungsschicht bilden (Fig. 70, *B*).

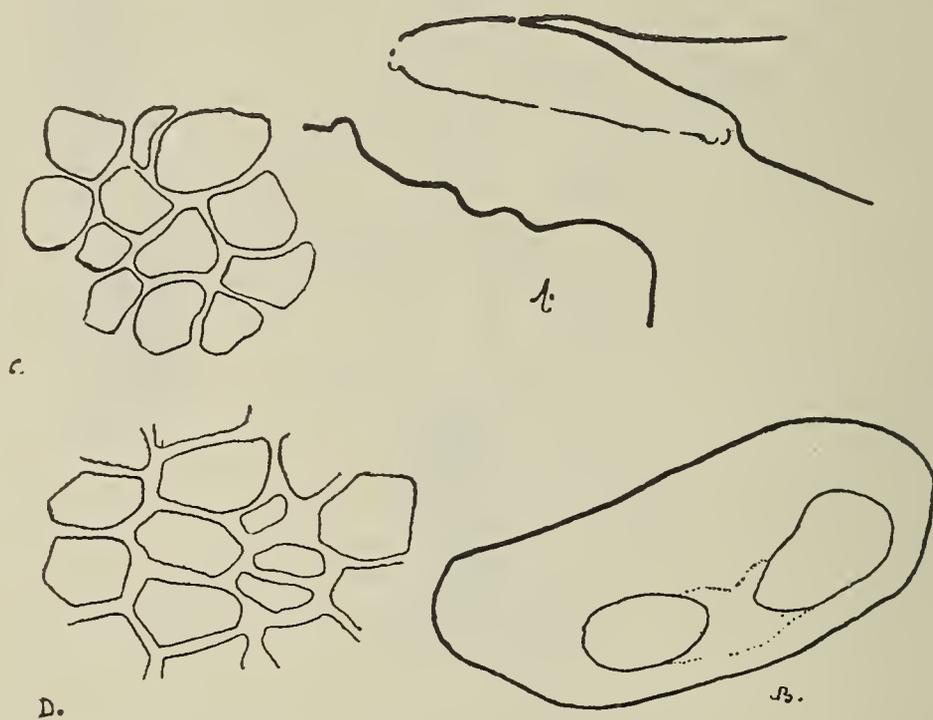


Fig. 71.

(Fig. *A* u. *B* gez. m. Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.
Fig. *C* u. *D* mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Höher hinauf stehen diese Haare weniger dicht beisammen, sie gehen aber in jedem Falle bis an die Spitzen beider Spelzen hinauf.

Elymus mexicanus Cav.

Im Gegensatze zu den bis jetzt betrachteten Vertretern der Gattung *Elymus* ist diese Art an den Spelzen ausschließlich nur mit gewöhnlichen, spitzen, einzelligen Härchen bekleidet.

Die ziemlich großen Polster (Fig. 71, *A* u. *B*) spreizen die Ährchen von der Hauptachse in einem Winkel von zirka 35–40° ab und bestehen aus dickwandigem Parenchym, welches im Höhepunkte der Tätigkeit weder im Quer- (Fig. 71, *D*, I), noch im Längsschnitte (Fig. 71, *C*) keinerlei Regelmäßigkeit seiner früheren Lagerung aufweist.

¹⁾ Eine ganze Reihe von Reaktiven, auch Jod, ergeben eine durchaus positive Reaktion.

Die Zellen des Bewegungsparenchyms sind reich an Chlorophyll, welches sogar in den tieferen Schichten des Polsters vorhanden ist, die an die Sklerenchymhüllungen der Gefäßbündel angrenzt (Fig. 71, *B*), welche letzteren entweder einfach durch Parenchym, oder durch aus großen Zellen zusammengesetztes Sklerenchymgewebe getrennt werden.

Aegilops speltoides Tausch.

Diese Graminee verdankt die mäßige Spreizung seiner Ährchen einem besonderen Basalkeile, auf welchem die Spelzen der

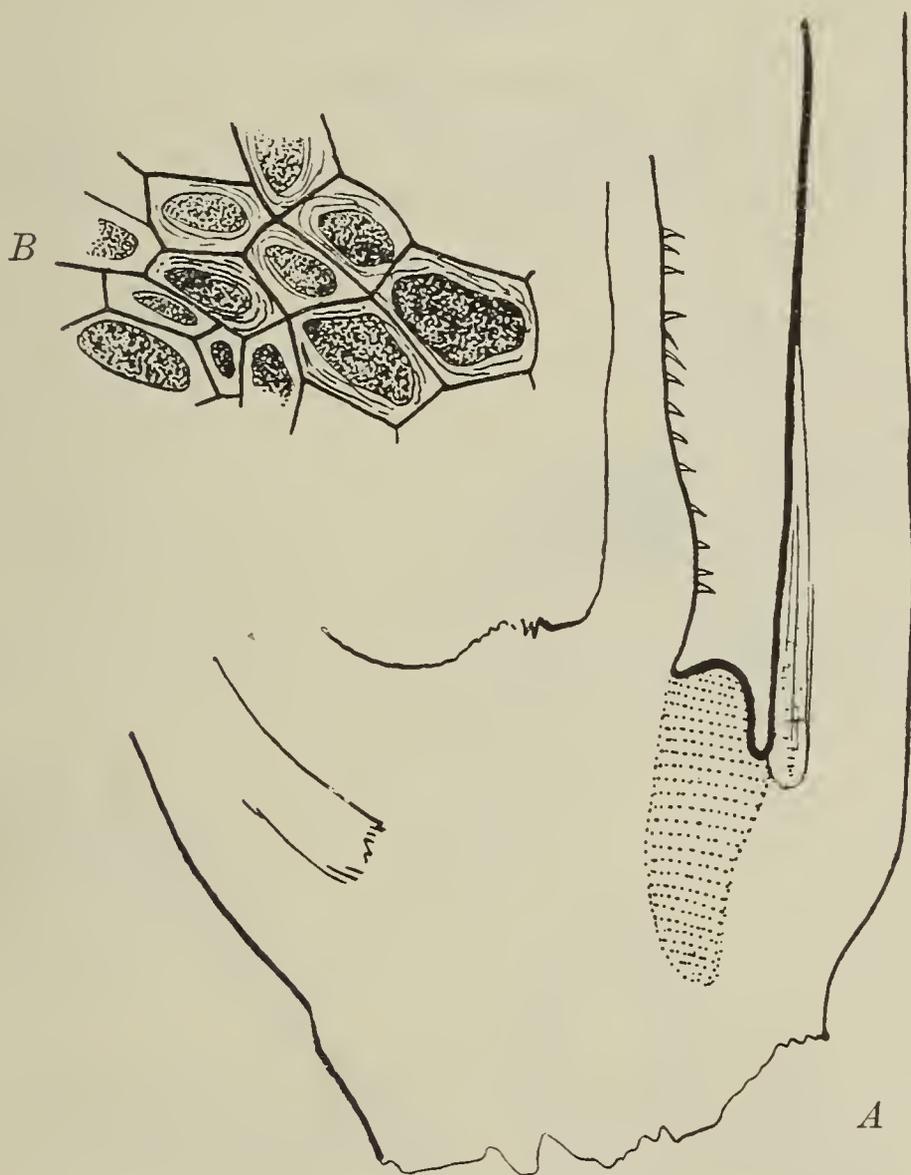


Fig. 72.

(Fig. *A* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.
Fig. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

Ährchen ruhen (Fig. 72, *A*). Dieses Inselchen, welches mit seinem oberen Teile polsterartig nach außen hervorragt, reagiert sehr stark auf Chlor-Zink-Jod, wobei es jedoch keinerlei Vorhandensein von Nitriten oder Nitraten erkennen läßt. Es besteht aus einer kompakten Zellenmasse mit geschichteten dicken Membranen (Fig. 72 *B* stellt ein Stück Polster im Querschnitt dar) und reichem Zellinhalte. Wenn Längsschnitte der betreffenden Stellen in Alkohol gebracht werden, schrumpfen sie in der Querrichtung des Keiles stark

zusammen, d. h. die Spitze des Keiles hebt sich scharf in die Höhe (Fig. 73, *A*); in Wasser senkt sie sich herab, breitet sich, flach



B Fig. 73.

(Die Konturen beider Figuren gez. mit Plan. Zeiß u. Ocul. No. 3.)

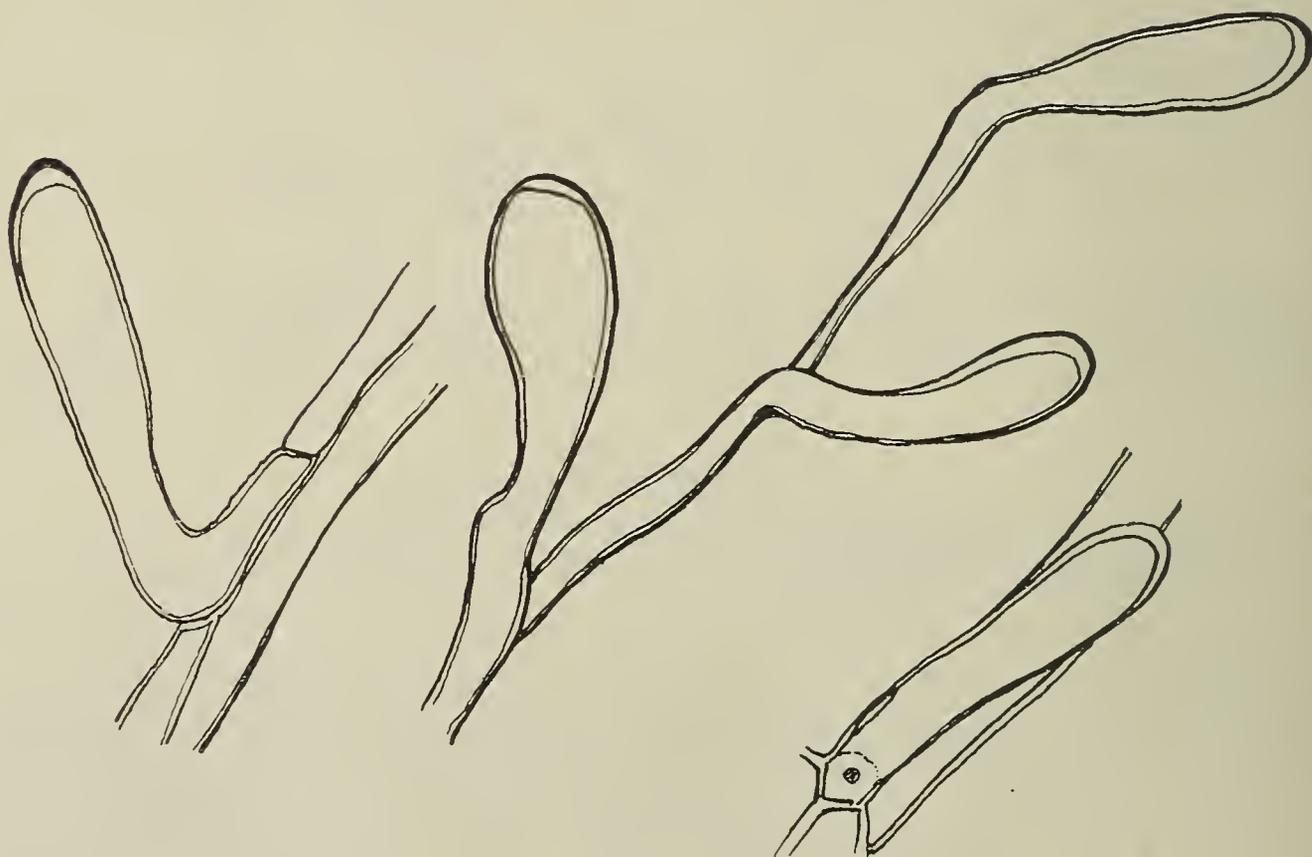


Fig. 74.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

werdend, aus (Fig. 73, *B*) und spreizt auf diese Weise das Ährchen von der gemeinschaftlichen Achse ab.

Bei der Untersuchung der Ährchen fällt sofort die ungewöhnlich starke Verschiedenartigkeit der Auswüchse auf, mit welchen die Blütenspelzen besetzt sind. Außer den langen Härchen, mit welchen die Basen der Spelzen massenhaft bedeckt sind, ist die Spitze dieser letzteren noch mit zugespitzten warzenförmigen Auswüchsen bedeckt; außerdem ist manchmal die ganze Spelze, manchmal auch nur deren Ränder mit kolbenförmigen Gebilden bedeckt, wie sie Figur 74 darstellt und die, gerade so wie bei der Gattung *Elymus*, hauptsächlich auf die Basis der Paleae konzentriert sind.

Was die Lodiculae anbetrifft, so zeigt weder Diphenylamin, noch die gewöhnlich auf Zucker oder Säuren angewendeten Reaktive die Anwesenheit dieser Turgorogene im Inneren derselben an.

Secale cereale L.

Hier ist das echte Schwellgewebe an der Achse des Ährchens in Form eines kleinen Polsters entwickelt (Fig. 75, A^S), welches

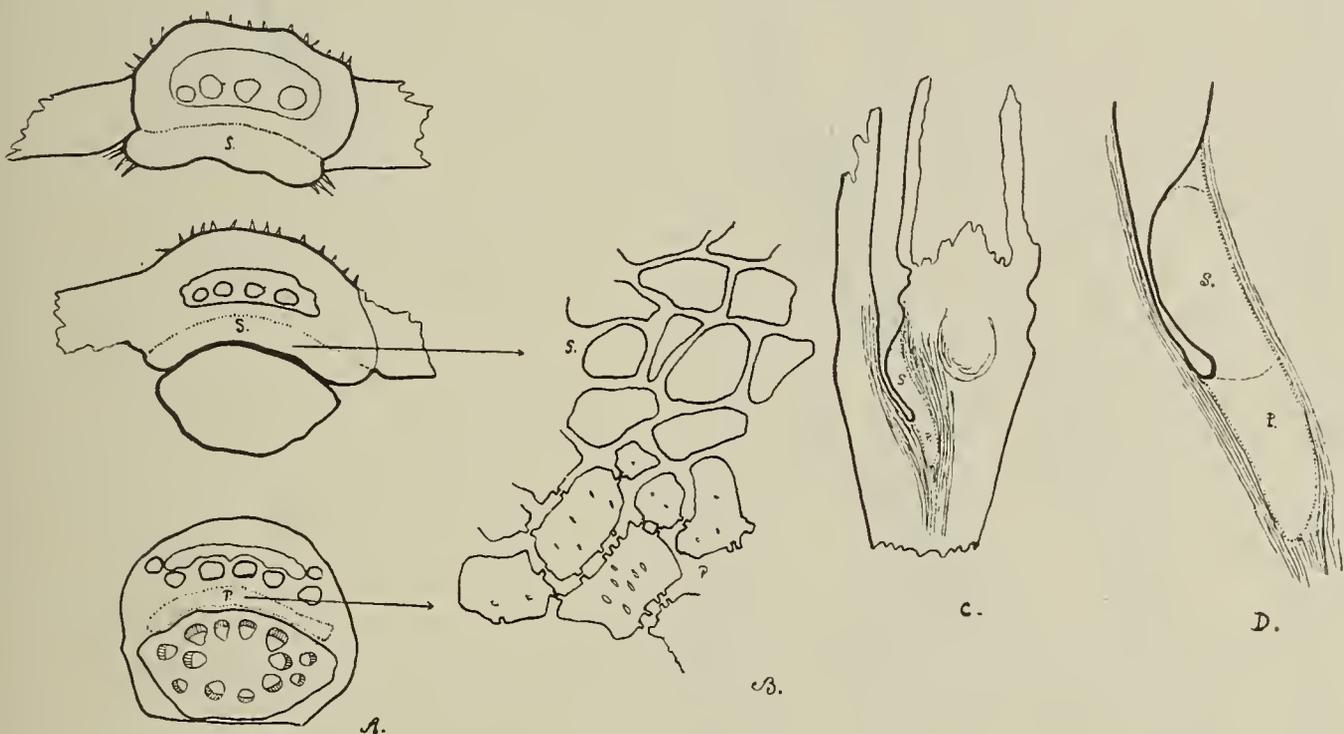


Fig. 75.

(Fig. A u. C gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3. Fig. B gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3. Fig. D gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

keilförmig in die Grenzzone der Äste eindringt (Fig. 75, C u. D). Das Polster besteht aus Parenchymgewebe, dessen an Form und Größe sehr verschiedenartige Zellen von zellulösen Membranen umgeben sind (Fig. 75, B^S).

Die Basis des Keiles unterscheidet sich durch den Charakter seiner Energiden von den höher liegenden Elementen, denn die Wände derselben sind viel dicker und werden von einer Menge einfacher Poren unterbrochen (Fig. 75, B^P ; hier sind diese Zellen im Längsschnitte sichtbar), wie solche an den Zellen des eigentlichen Polsters nicht beobachtet werden.

Alle Zellen, welche reich an Zellinhalt sind, schließen große Kerne und Vakuolen ein, zeigen aber gar keine Chloroplasten. Die

durch absoluten Alkohol fixierten Elemente der Schwellgewebe fallen zusammen und das ganze Polster verliert bedeutend an seinem Umfange (Fig. 76, *A*), schwillt aber, nachdem es wieder in Wasser überführt wird, schnell auf (Fig. 76, *B*), deutlich dadurch anzeigend, wem es seine merkwürdige Fähigkeit verdankt, umsomehr, als weder die Reaktion auf Nitrite und Nitrate, noch auf Glukose oder Säuren irgendwelche Resultate ergibt.

Bei *Secale* finden wir, ebenso wie bei *Elymus*, *Aegilops* oder *Triticum* (siehe weiter unten) keulenförmige Härchen, jedoch in so unbedeutender Anzahl, daß man sie leicht zählen könnte. Sie befinden sich an der Basis der durchsichtigen Ränder der Spelzen

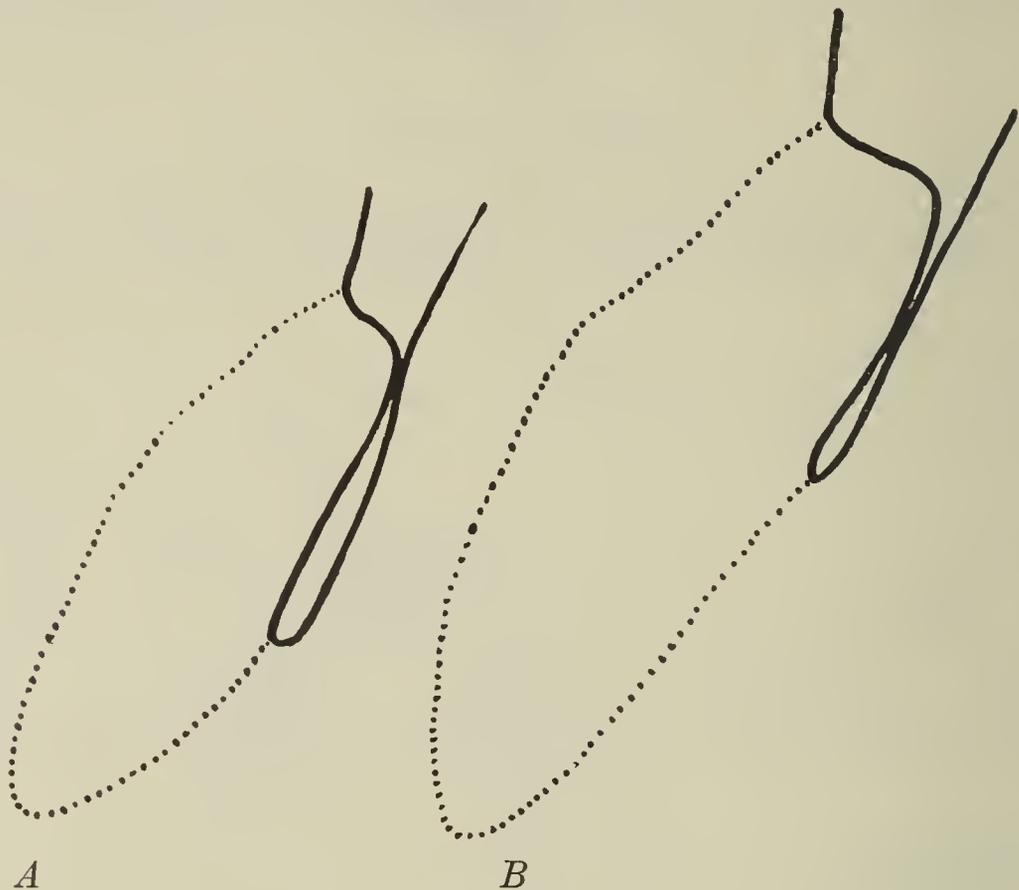


Fig. 76.

(Die Konturen sind gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

und haben, was ich an den oben genannten Vertretern nicht bemerken konnte, sehr häufig eine unregelmäßige Gestalt infolge der Unebenheiten oder Auswüchse ihrer oberen Teile.

Hordeum bulbosum L.

Bereits in den allerfrühesten Entwicklungsstadien der Ähren, wenn dieselben noch tief in den Blattscheiden verborgen sind, ist an der Seitenachse ein kleines Polsterchen deutlich bemerkbar (Fig. 77, *D*). Es stützt sich auf das Sklerenchym der Hauptachse (Fig. 77, *D^{Sc}*) und ist an der Basis mit einem kleinen Collenchymkeil versehen. Die Zellen des Polsters sind in diesem Momente sehr verschiedenartig entwickelt. Im Vorderteile des der Länge nach durchschnittenen Polsters (Fig. 77, *D*) sind sie sehr klein, polygonal und mit großen, in die Augen fallenden Kernen versehen (Fig. 77, *B*); weiter oben an der Achse sind die Elemente des

Polsters langgestreckt in der Querrichtung, wobei sie an dem einen, dem Innern des Astes zugewendeten Ende hoch, am andern extrorsalen aber viel niedriger sind (Fig. 77, A). Die keilförmige Basis

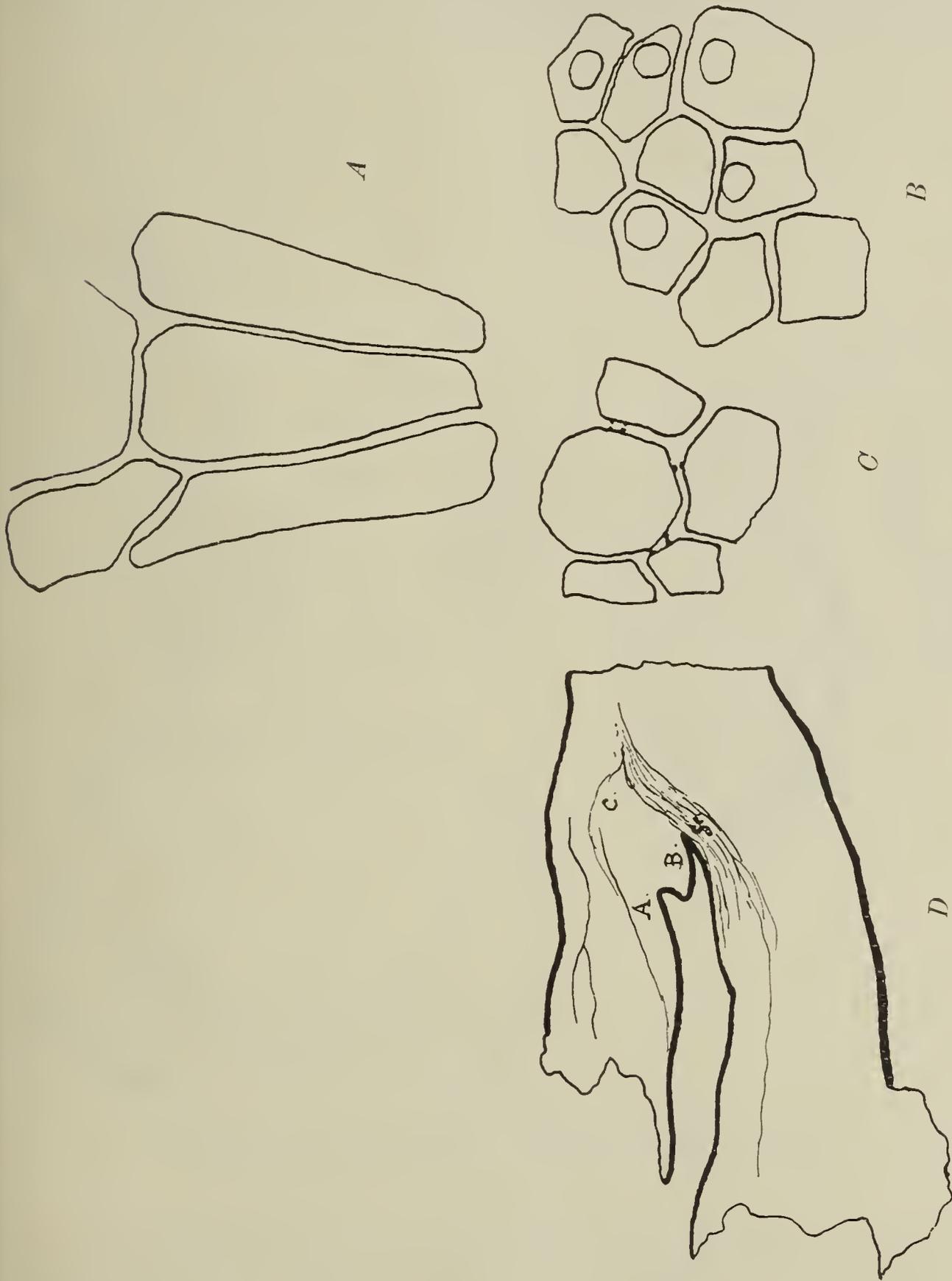


Fig. 77. (Fig. A, B u. C gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3. Fig. D gez. m. Obj. Zeiß A₂ u. Ocul. No. 3.)

schließlich besteht aus Zellen mit getüpfelten, zellulösen, ungleichmäßig verdickten Membranen (Fig. 77, C).

Hordeum hexastichum L. var. parallelum.

Bei dieser Gerstenart ist das Entfaltungspolster im höchsten Grade schwach entwickelt. Es liegt an der Basis der Ährchen

(Fig. 78, *A^s*) und besteht aus einer mäßigen Anzahl von Zellen (Fig. 78, *B*), deren Membran auf Chlor-Zink-Jod charakteristisch reagiert und welche nur hie und da collenchymatisch verdickt ist.

Es versteht sich von selbst, daß ein so unbedeutendes Organ keinerlei dem Auge wahrnehmbare Wirkung ausüben kann. Beiläufig sei bemerkt, daß die Blütenspelzen von *Hordeum hexastichum*,

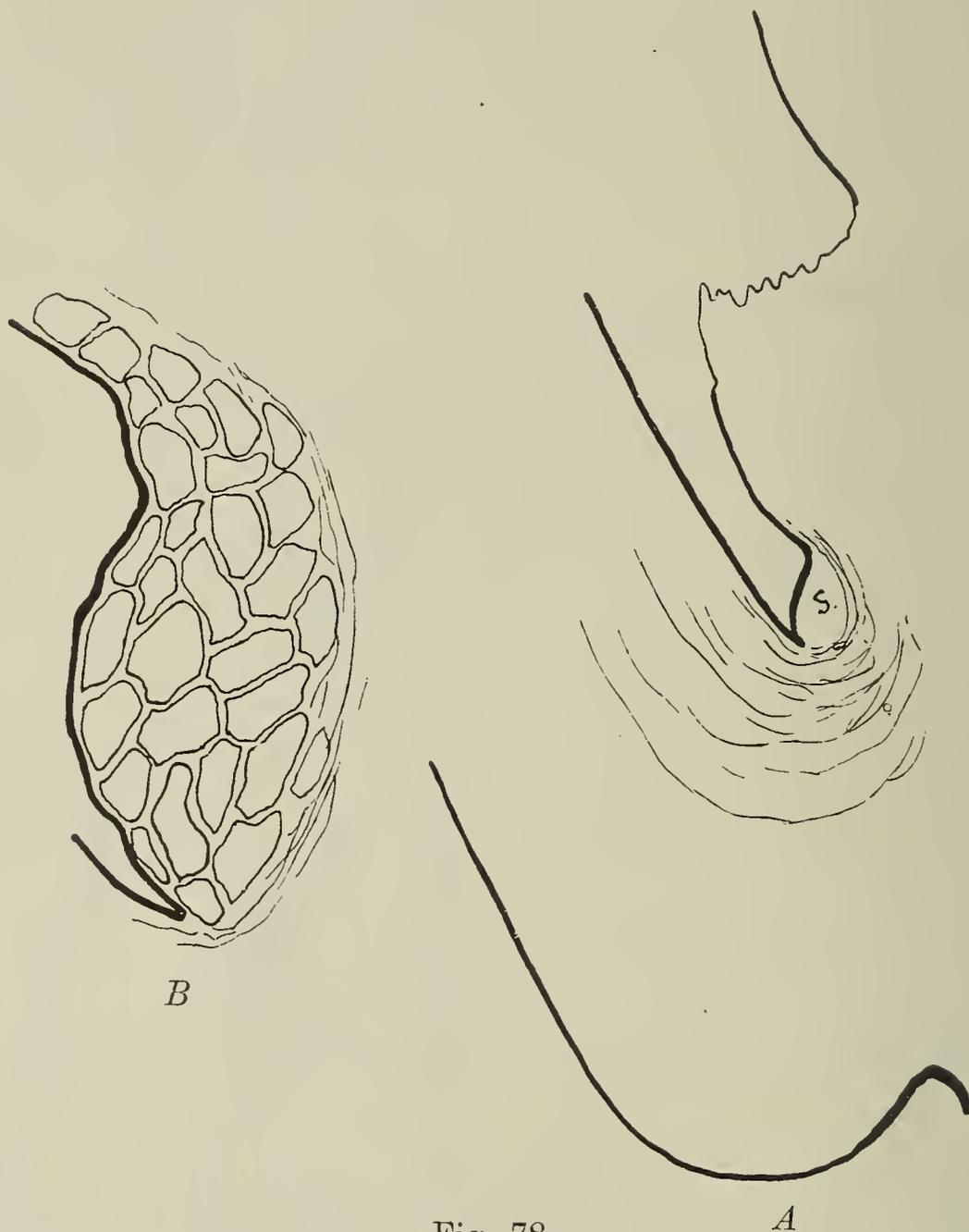


Fig. 78.

(Fig. *A* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.
Fig. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

ebenso wie bei *H. bulbosum*, wenigstens in dem Momente, als ich sie untersuchte, nur hier und dort an der Basis der Saumränder mit einzeln stehenden keulenförmigen Härchen bedeckt waren.

Triticum repens L.

Dieses so schwer auszurottende, auf tonhaltigem Boden besonders stark wuchernde Gras besitzt walzenförmige Schwellgewebe, welche an der Grenze des ährentragenden Astes und der Haupt-

achse des Blütenstandes gelagert sind (Fig. 79, *A* u. *D*; *Sc* = Sklerenchym; *S* = Bewegungsparenchym).

Das Polster oder Gelenk, das in Alkohol sofort zusammenschrumpft (Fig. 79, *B*), nimmt, in Wasser zurückgebracht, wieder seinen früheren Umfang an (Fig. 79, *C*). Seine Zellen sind in den

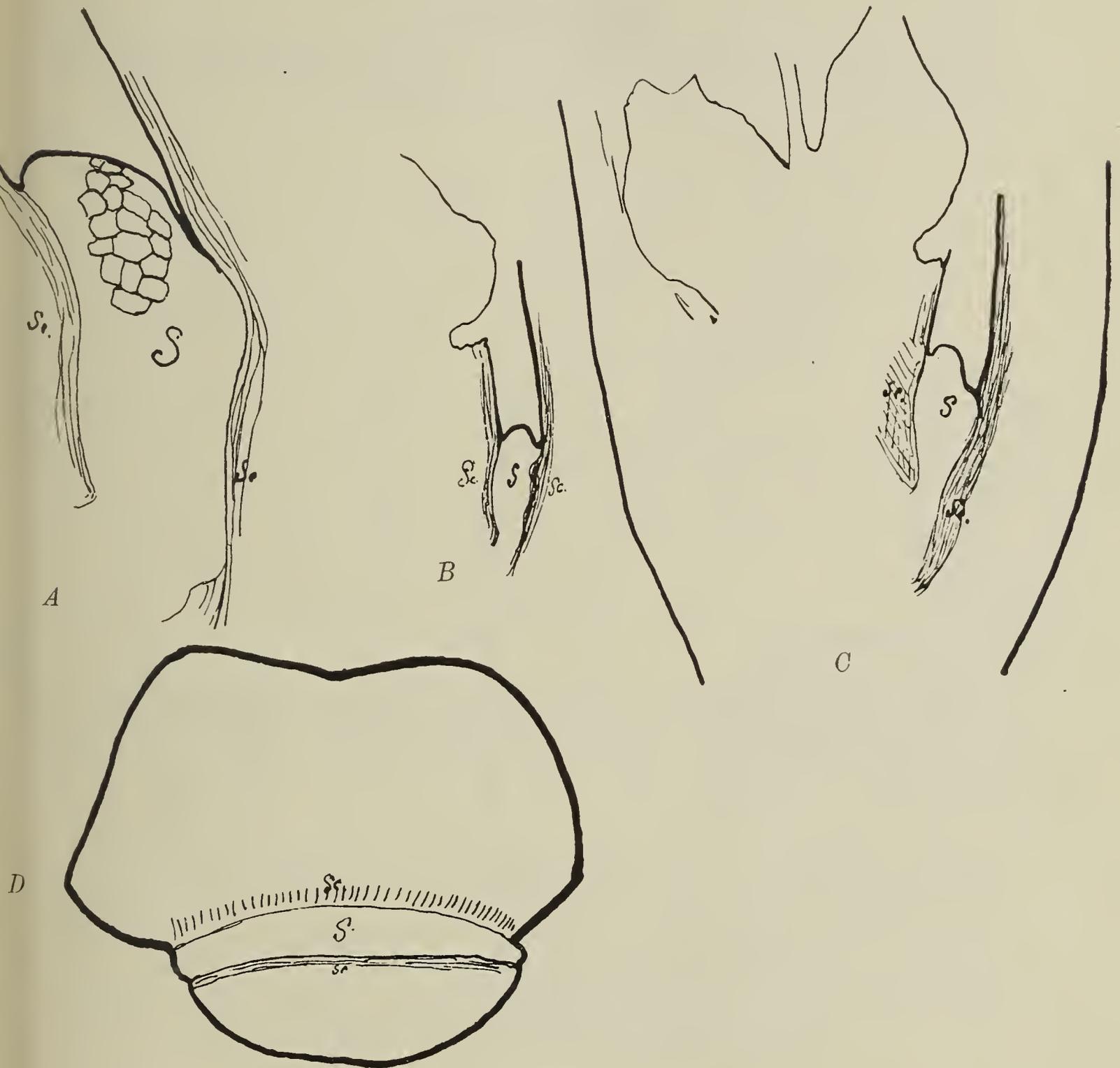


Fig. 79.

(Fig. *A* u. *D* gez. m. Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 3.
B u. *C* gez. m. Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.)

obersten Schichten im Moment der Spreizung reich an Chlorophyll, welches erst wieder in den Elementen des Verbindungsteiles auftritt, durch welches dieses Inselchen mit dem Gewebe der Ährchenachsen verbunden wird.

Die dünnen Membrane der Zellen zeigen nicht die geringste Tüpfelung, weder in den Quer-, noch in den Längsschnitten.

Auch hier sind die Blütenspelzen, ebenso wie bei den bereits weiter oben betrachteten Vertretern der *Hordeae*, mit keulen-

förmigen Härchen besetzt, welche dicht (im Momente der Blütezeit) mit einem körnigen, stark lichtbrechenden Zellinhalte angefüllt sind. Einige dieser Organe waren zur Zeit der Beobachtung bereits geleert und zeigten an ihren verdickten Enden eine Öffnung, durch welche sich dieser Zellinhalt nach außen ergoß.¹⁾

Lolium perenne L.

Wie der Längs- (Fig. 80, A; S = Bewegungsparenchym) und der Querschnitt (Fig. 80, B) zeigen, verfügt *Lolium* nur über eine

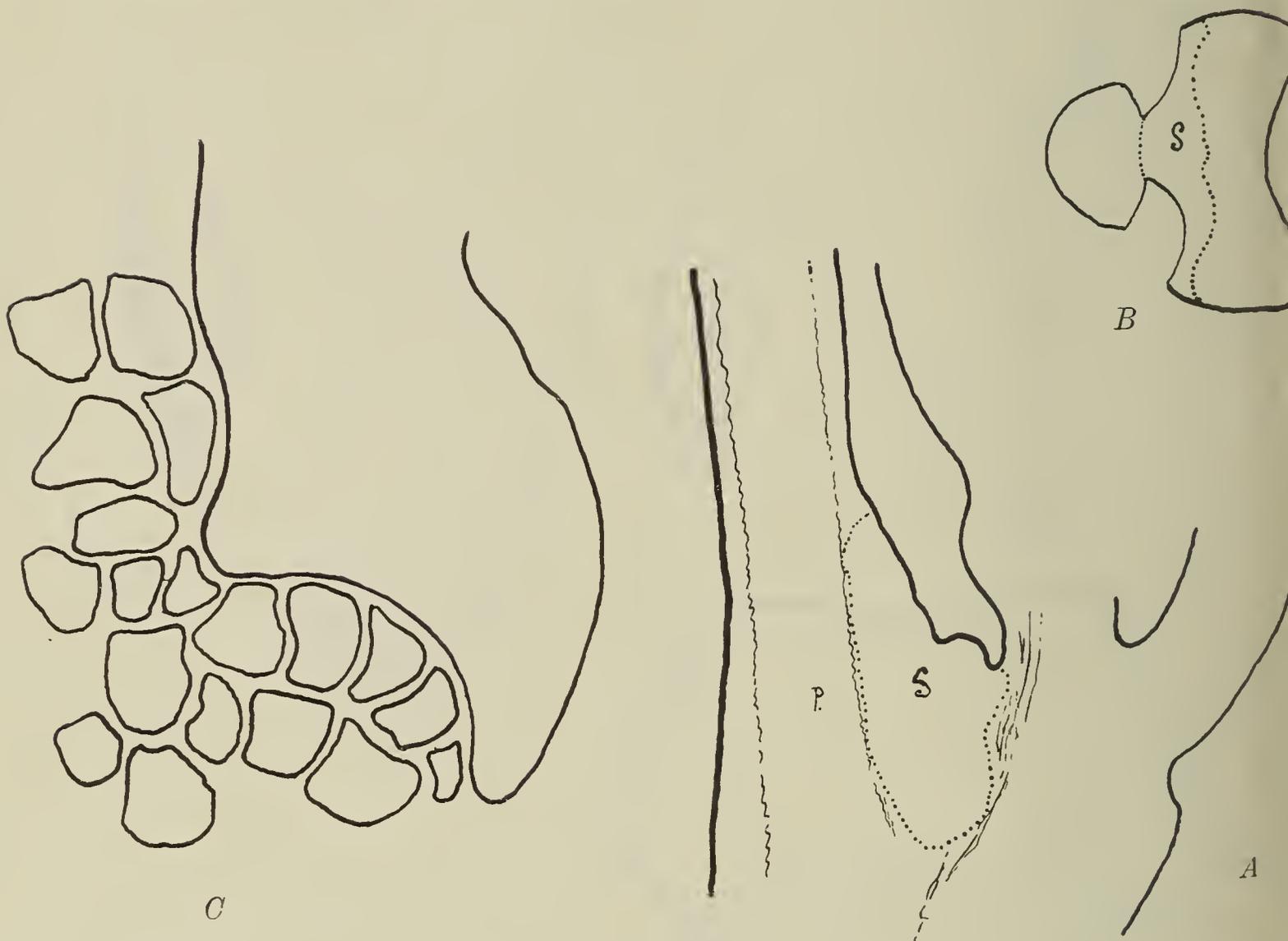


Fig. 80.

(Fig. A u. B gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.
Fig. C mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

kleine Partie von Schwellgewebe, das an der Hauptachse gelagert ist (in n-ter Ordnung), welche letztere mitunter auch bei dieser

¹⁾ Um mich mit dem Charakter desselben näher bekannt zu machen, ließ ich auf die abgeschnittenen Ränder der Spelzen Schwefelsäure einwirken und fügte nach erfolgter Waschung des Präparates mit Wasser eine Jod-Alkohollösung hinzu. Das keulenförmige, körnige Gebilde färbte sich dann entweder strohgelb oder noch öfter bräunlichgelb. Borax-Karmin jedoch, sowie Millon's Reaktiv reagieren schwach. Osmiumsäure und Alkohol mit Äther rufen absolut gar keine Wirkung hervor. Nach dem eben Gesagten zu urteilen, sowie auch unter Berücksichtigung des Verhaltens des genannten Inhaltes zu Alkohol mit Salzsäure und zu H₂O, muß angenommen werden, daß derselbe anfänglich einen Eiweißcharakter hat, mit der Zeit aber Veränderungen nach der Seite der sogenannten Pectoseschleime hin erfährt.

Spezies, noch häufiger aber bei der folgenden Art, durch eine Drehung um die eigene Achse ihre Ährchen nicht reihenförmig, sondern spiralg angeordnet trägt.

Das Polster besteht im Längsschnitte aus ziemlich dickwandigen (Fig. 80, C), fast chlorophyllfreien Elementen.

Noch schwächer ist dieses Gelenk bei *Lolium temulentum* L. ausgedrückt, wo es an der Grenze der Ährchen, welche Seitenachsen der Infloreszenz-Hauptachse sind, ein kleines, nur keilförmiges Brückchen bildet. Die Lagerung seiner Elemente ist eine

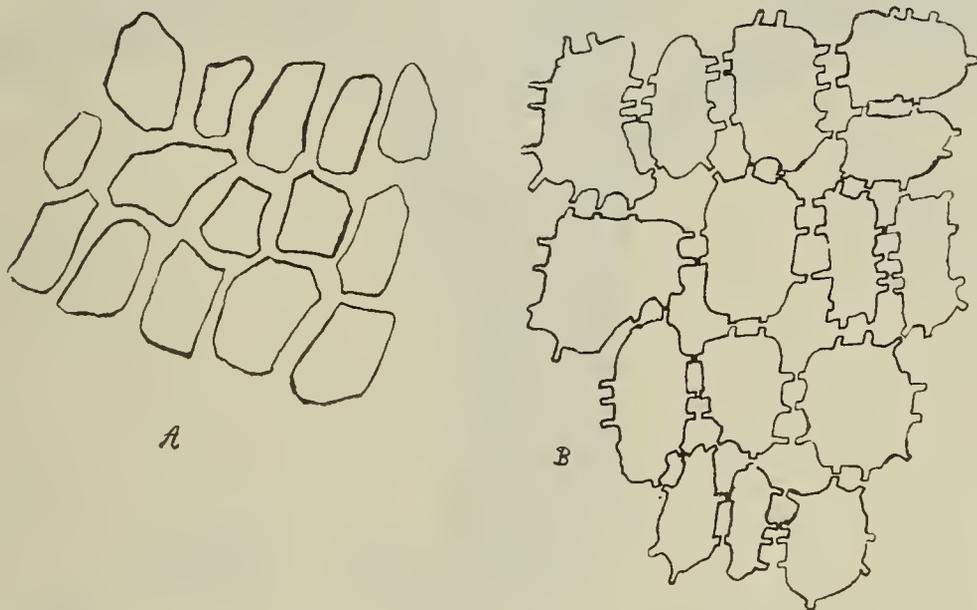


Fig. 81.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

außerordentlich regelmäßige; die Zellen besitzen eine unbedeutende Anzahl von Chlorophyllkörnern und reagieren sofort sehr energisch auf Diphenylamin und Chlor-Zink-Jod.

Bei allen diesen oben zitierten Vertretern der Gruppe *Hordeae* besitzt die Epidermis des Polsters gar keine Spaltöffnungen und besteht bald aus dickwandigen, porenlosen Elementen, wie z. B. bei *Elymus* (Fig. 81, A), bald aus ganz außergewöhnlich verdickten, zugleich aber stark getüpfelten Zellen, wie z. B. bei *Secale* und *Lolium* (Fig. 81, B).

* * *

III. Gruppe: Agrostideae.

Milium effusum L.

Dieser weit verbreitete Vertreter unserer einheimischen Gräser entwickelt die Entfaltungspolster hauptsächlich an den Seitenästen, deren gewöhnlich an den unteren Knoten des Blütenstandes, wie Figur 82 zeigt, mehrere zugleich vorhanden zu sein pflegen. Allerdings entwickeln sich später nicht alle $n + 1$ Äste gleichmäßig. Der eine von ihnen gibt seinerseits im Verlauf der Ontogenese

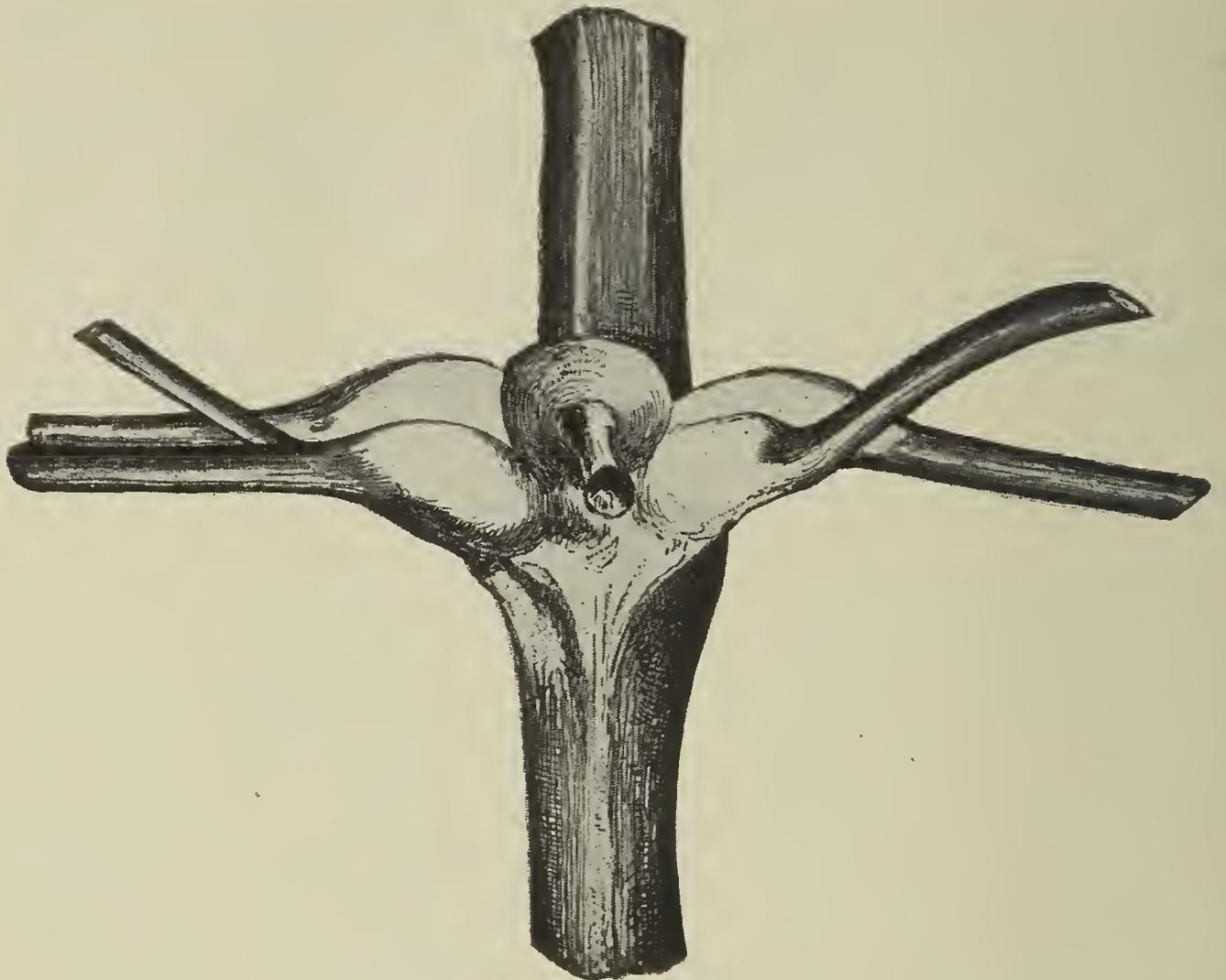


Fig. 82. Fünffache Naturgröße.

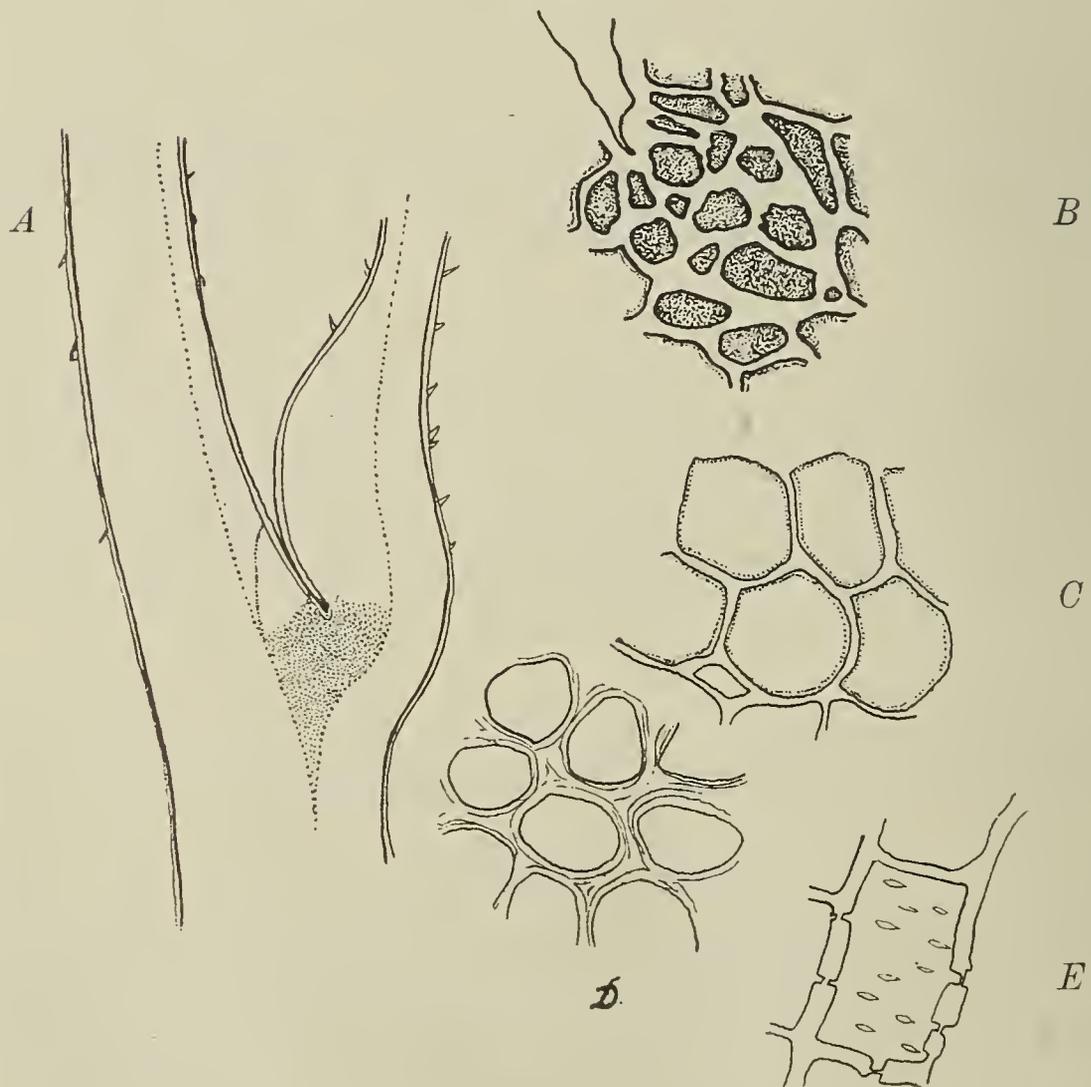


Fig. 83.

(Fig. A gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3. Fig. B, C u. D gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3. Fig. E gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

Seitenverzweigungen höherer Ordnung, andere sind hierzu nicht fähig und schließen mit der Entwicklung nur eines einzigen Ährchens ab; es kommen jedoch schließlich auch solche vor, welche sehr zeitig absterben, was sehr begreiflich ist, wenn man den Kampf ums Dasein der Nachbarn miteinander in Betracht zieht.

Das Entfaltungspolster ist hier ganz ausgezeichnet gut entwickelt (Fig. 83, *A*) und ruht auf einer aus höchst dickwandigen Zellen aufgebauten Basis, deren Elemente mit dichtem, körnigem Plasma angefüllt sind (Fig. 83, *B*) und deren Membrane ganz deutlich auf Zellulose reagieren und stellenweise eine deutliche

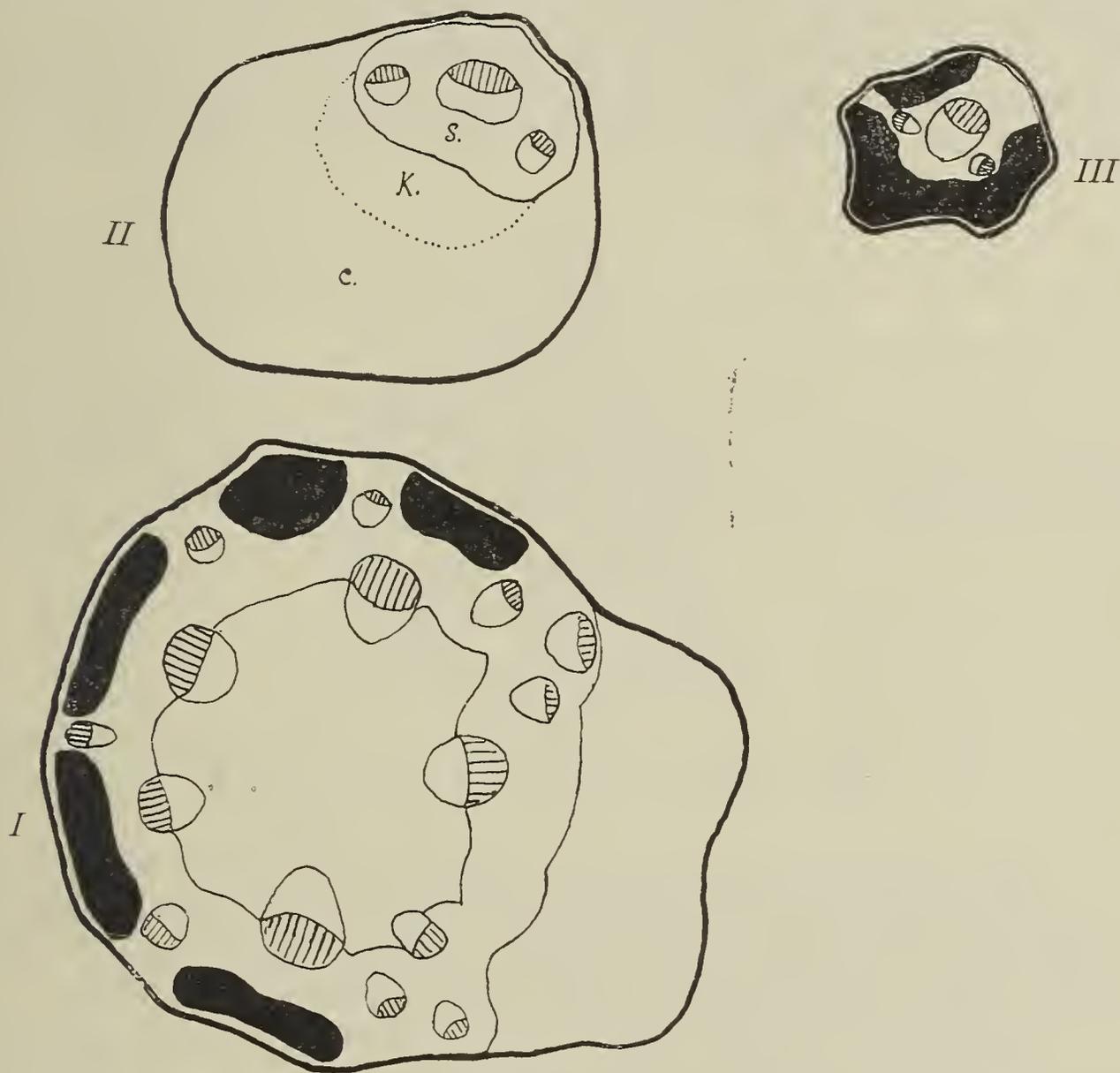


Fig. 84.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Schichtung zeigen. Das Schwellgewebe besteht in der Jugend aus im Längsschnitte fast regelrecht fünfeckigen (Fig. 83, *C*) Zellen, die reihenweise gelagert sind und den primordialen Plasmaschlauch mit darin enthaltenem großem Zellkerne umschließen. Später treten auch einfache Tüpfel auf (Fig. 83, *E*).

Im Querschnitte, besonders in den späteren Entwicklungsstadien, nehmen auch sie einen collenchymatischen Charakter¹⁾ an (Fig. 83, *D*), wie er den niedriger liegenden Zellen eigen ist.

¹⁾ Derselbe tritt mit ganz außergewöhnlicher Deutlichkeit hervor, wenn z. B. das getrocknete Material eine Zeitlang in Wasser aufgekocht wird; Chlorzink-Jod färbt alsdann die Zellhaut ganz vorzüglich schön.

Außer den Polstern, welche die Basis der Seitenäste der Rispe von *Milium* (Fig. 84, II) einnehmen, finden wir ein derartiges kleines Organ gleicher Kategorie auch an der Hauptachse (Fig. 84, I), wo dasselbe unmittelbar an den Sklerenchymring angrenzt, welcher die äußeren Gefäßbündel gänzlich umschließt.

Das Gewebe der Seitenpolster zeigt sowohl in der radialen Richtung des Organes, wie auch in der longitudinalen keinen gleichartigen Bau.

Die äußeren Schichten des Polsters bestehen aus dünnwandigen Collenchymzellen (Fig. 84, II c), darunter, auf dem hufeisenförmigen Sklerenchym mit den Gefäßbündeln aufliegend, befindet sich ein feinzelliges, aber ganz außerordentlich dickwandiges Collenchymgewebe, welches seinem Charakter nach außerordentlich stark an die subnodialen Gelenkelemente erinnert (Fig. 84, II k).

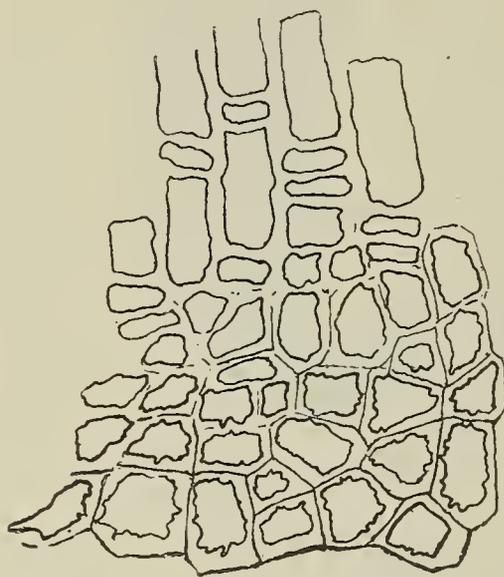


Fig. 85.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Die Epidermis des Polsters endlich besteht aus äußerst dickwandigen, stellenweise getüpfelten polygonalen Zellen (Fig. 85), welche etwas oberhalb des Polsters sich in miteinander abwechselnde flache und hohe Elemente differenzieren (Fig. 85).

Bei *Milium* bleibt auch nach dem Vertrocknen des ganzen Astes der Blütenstand weit auseinander gespreizt. Messungen ergaben, daß die Fixierung der Stellung der Achse fast immer im Moment des Maximums ihrer Spreizung stattfindet. In solchen eben erst verdorrten oder vertrockneten Knoten treten die gut ausgebildeten Polster der Seitenachsen deutlich hervor, welche in ihren alleräußersten, subepidermalen Schichten aus Zellen mit dicken, reich getüpfelten Wänden bestehen, die auf Chlor-Zink-Jod sehr schön und schnell reagieren (Fig. 83, E).

Stipa barbata Desf.¹⁾

Diese Spezies hat nach den Worten Hackels seine „Rispe weit ausgebreitet“ und verdankt diese Erscheinung ebenfalls dem

¹⁾ Unter diesem Namen der Gramineen-Abteilung des Warschauer Botanischen Gartens entnommen.

sehr gut entwickelten Schwellgewebe an der Basis der Äste. Man braucht nur sogar schon im beginnenden Reifestadium befindliche Rispen in Wasser zu stellen und mit einer Glasglocke zu bedecken,

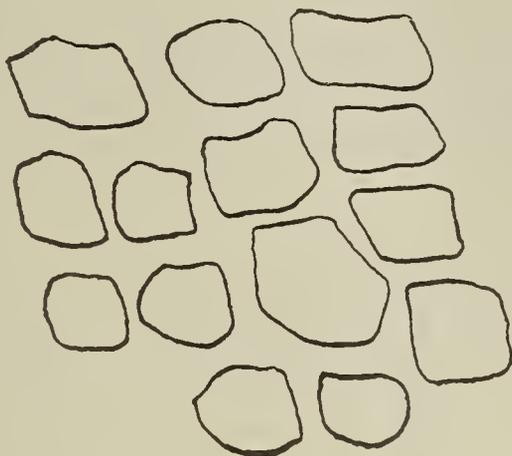


Fig. 86.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

um schon am andern Tage eine kräftige Senkung der Achsen nach abwärts konstatieren zu können.

Ebenso wie bei *Milium effusum* besitzt jeder Knoten dieser Stipaart mehrere Seitenachsen in verschiedenen Entwicklungs-

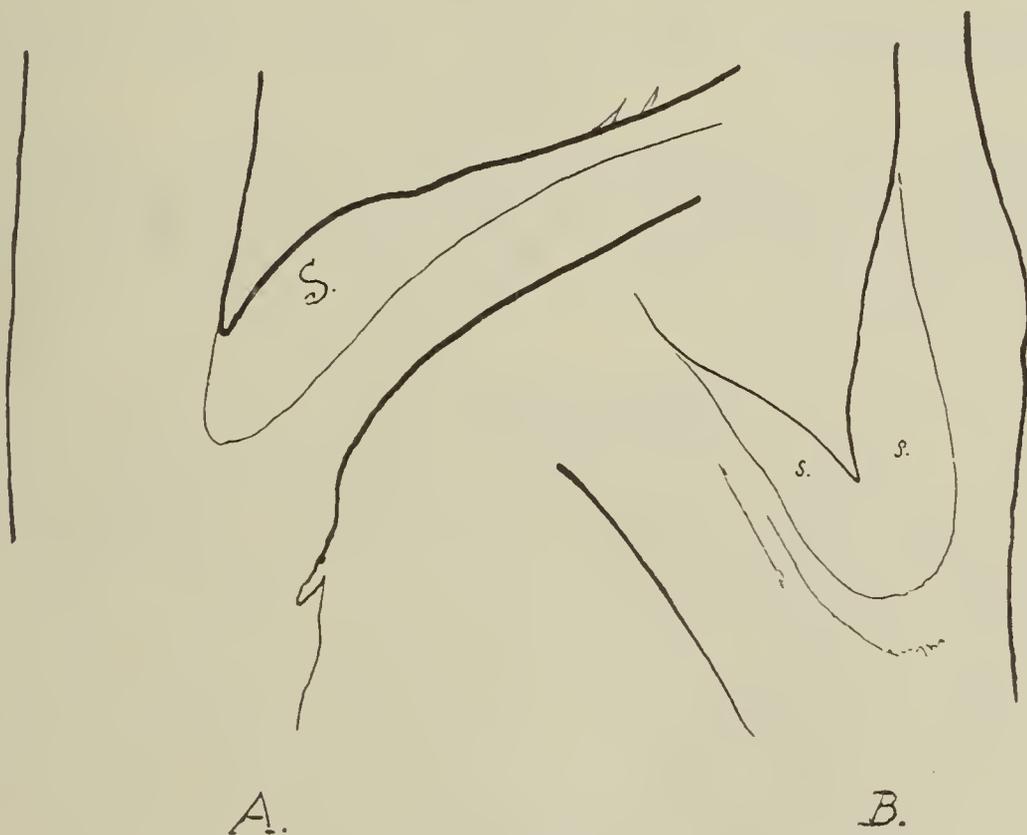


Fig. 87.

(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

stufen. Die äußeren dieser Achsen sind gewöhnlich kräftiger entwickelt als die übrigen, welche letztere nur je ein, seltener je zwei Ährchen hervorbringen.

Das typische Bewegungsparenchym, welches nach außen von einer spaltöffnungslosen, kleinzelligen und dickwandigen Epidermis

(Fig. 86) umgeben ist, bildet die Polster an der Basis sozusagen jeden Zweiges, jedoch mit dem Unterschiede, daß bei den Verzweigungen der Hauptachse nur die Seitenäste damit versehen sind (Fig. 87, *A*), während sie in den Spreizungswinkeln der Achsen der höheren Ordnungen an der Basis von beiden gelagert sind, indem sie unmittelbar von der einen in die andere übergehen (Fig. 87, *B*).

Ihr Verhalten zu Alkohol und Wasser (Fig. 88) bestätigt, daß wir es mit demselben Gewebetypus zu tun haben wie bei *Milium*.¹⁾

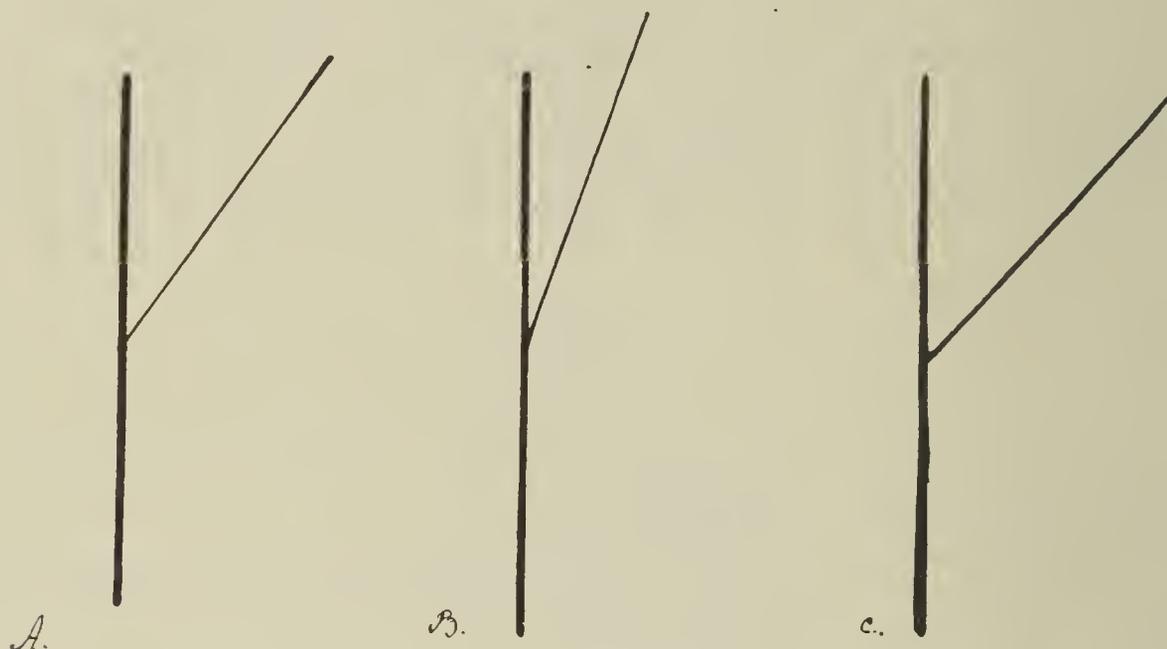


Fig. 88.

A Frisches Material. *B* In Alc. abs. (n. 12 St.). *C* In H₂O (n. 6 St.).

Wenn beim Vertrocknen des Blütenstandes die Polster unversehrte bleiben, so gestatten sie den Ästen nicht, sich gänzlich zu schließen, indem sie sich mit ihren Basen gegen die Hauptachse stemmen.

Stipa sibirica Lam.

Diese Stipaart besitzt viel weniger effektvolle und daher weniger in die Augen fallende Blütenstände. Dieser ist nicht nur hier viel kleiner, als bei der vorigen Art, sondern auch weit weniger reich verzweigt. Aus den untersten Knoten wachsen je drei Seitenachsen heraus, aus den oberen nur je zwei, wobei immer nur je eine Verzweigung des betreffenden Knotens stärker entwickelt zu sein pflegt als die übrigen. Gerade diese besitzt auch das größte Entfaltungspolster von genau demselben Charakter wie bei *Stipa barbata*. Dagegen haben die Verzweigungen der zweiten und aller übrigen Ordnungen diesen Entfaltungsapparat nicht, in folgedessen der Blütenstand von *Stipa sibirica* ein ganz anderes Aussehen hat, als wie bei derjenigen von *Stipa barbata*, *St. capillata*, *St. gigantea* u. a. (bezüglich *St. pennata* siehe weiter unten.)

¹⁾ Frisches Material, in Alkohol gebracht, schloß die Äste zusammen (Fig. 88, *B*); dasselbe Material, aus dem Alkohol in Wasser überführt, spreizte schnell die Achsen des Blütenstandes auseinander (Fig. 88, *C*).

Cinna mexicana Beauv.

Hier sind an der Basis der Seitenachsen unbedeutende Polsterchen vorhanden, welche aus polygonalen Zellen bestehen, die sich auf die Sklerenchymbasis stützen. In jeder Zelle des Polsters ist ein drüsenartiger Kristallkomplex von oxalsaurem Kalk enthalten, welcher sich in gleicher Weise, nur von viel kleinerem Umfange, auch in allen Markzellen der Achse eingelagert vorfindet.

Alopecurus pratensis L.

Bei diesem sogenannten „Fuchsschwanzgras“ sind die Seitenachsen auf eine größere oder kleinere Strecke mit dem

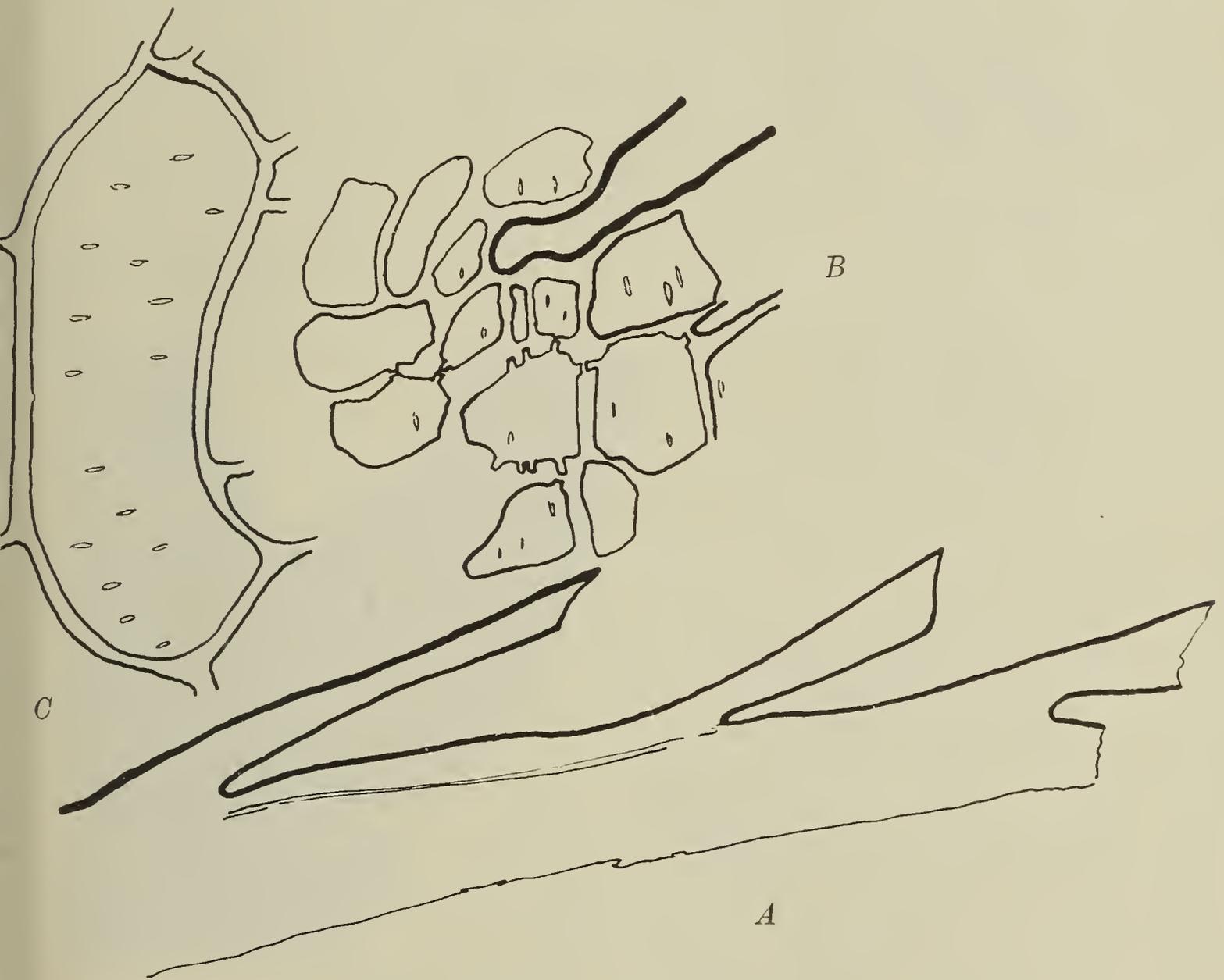


Fig. 89.

(Fig. A gez. m. Obj. Zeiß A₂ u. Ocul. No. 3. Fig. B gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3. Fig. C gez. m. Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 6.)

Hauptstengel verwachsen (Fig. 89, A). An den Spreizungsstellen der Seitenverzweigungen ist das Sklerenchym mit dicken, getüpfelten Wänden entwickelt (Fig. 89, B), dessen Elemente in Querreihen gelagert sind und eine Art von „Klammern“ bilden, durch welche beide Organe miteinander verbunden werden. Eine solche Verbindungszelle, welche nach ihrem Aussehen (nicht aber

dem Charakter der Membrane¹⁾ nach) zum Teil an Fig. 83, *E* erinnert, ist unter stärkerer Vergrößerung in Fig. 89, *C* dargestellt.

* * *

IV. Gruppe: Phalarideae.

Hierochloa odorata Wahlbg.

Dieses Gras, welches, wie bekannt, durch seinen Duft an *Asperula odorata* L. (Waldmeister) erinnert, und außer echten zweigeschlech-

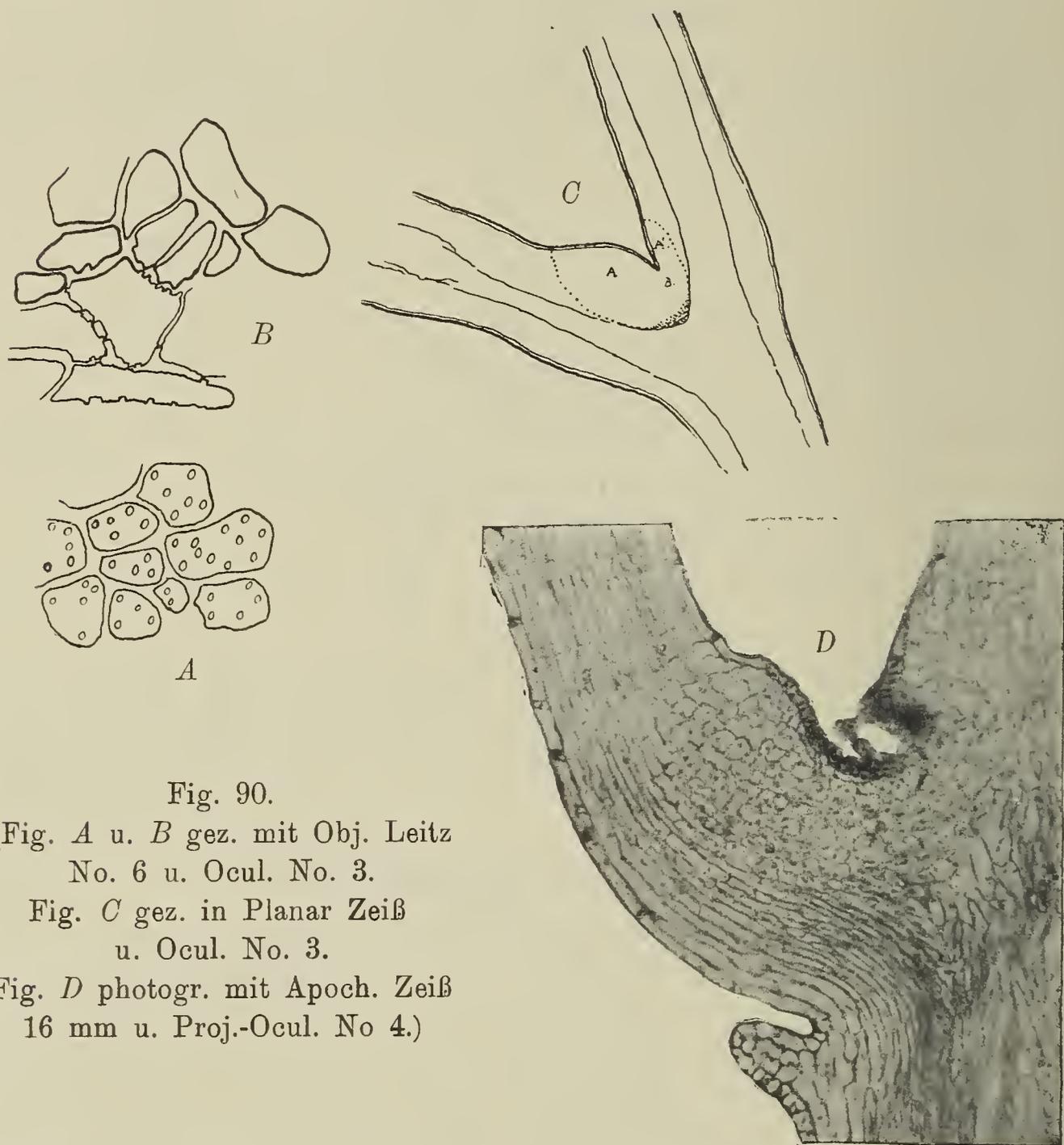


Fig. 90.

(Fig. *A* u. *B* gez. mit Obj. Leitz
No. 6 u. Ocul. No. 3.

Fig. *C* gez. in Planar Zeiß
u. Ocul. No. 3.

Fig. *D* fotogr. mit Apoch. Zeiß
16 mm u. Proj.-Ocul. No 4.)

tigen Blüten zugleich auch rein männliche (Pollen-) Blüten hervorbringt, gehört zu denjenigen Gramineen, bei denen die Entfaltungspolster an beiden Seiten des Spreizungswinkels der Achsen entwickelt sind (Fig. 90, *C*).

Der Seitenast besitzt ein großes, stark hervortretendes Polster, während an der Hauptachse dieses Organ viel schwächer entwickelt ist (Fig. 90, *C*). Die Lagerung der Zellen ist an der Hauptachse, sogar bei starker Spreizung der Äste, eine ziemlich regelmäßige (Fig. 90, *D*); an der Seitenachse verschwindet später die ursprüng-

¹⁾ Durch ChZnJ tritt keine Färbung ein; dagegen reagiert sie deutlich bei der Behandlung mit Floroglycin und Salzsäure.

liche Symmetrie. Die unmittelbar um die Sklerenchymscheide, welche das Parenchym mit den darin enthaltenen Gefäßbündeln (Fig. 91) einschließt, herumlagernden Elemente (Fig. 91, P^I) sind

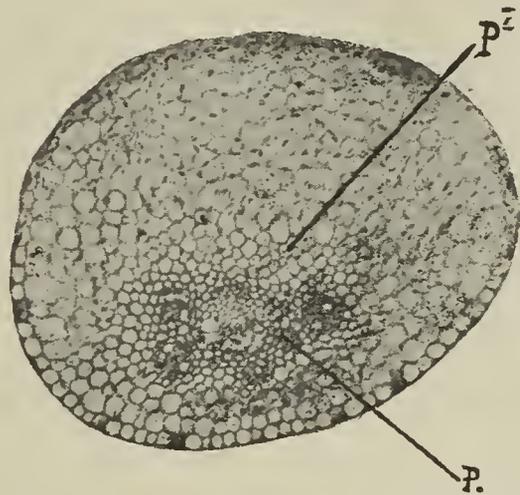


Fig. 91.
(Photogr. Apochr. Zeiß 16,0 mm u. Proj.-Ocul. No. 4.)

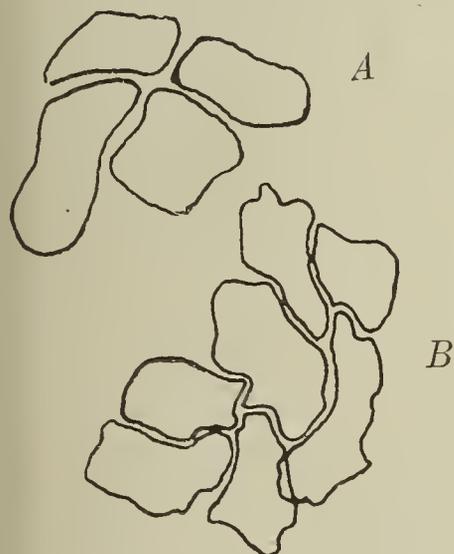
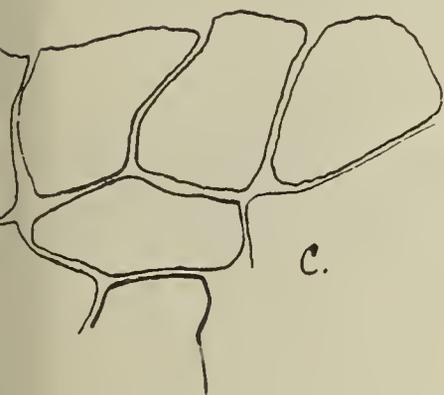


Fig. 92.
(Fig. A, B u. C gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.
Fig. D gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 3.)

dickwandig und sehr oft viel reicher an Chloroplasten als die höher gelegenen Zellen (Fig. 90, A). In der Grenzzone (Fig. 90, B) sind überhaupt keine Chloroplasten vorhanden.

Durch den Bau der Membrane der äußeren Zellschichten

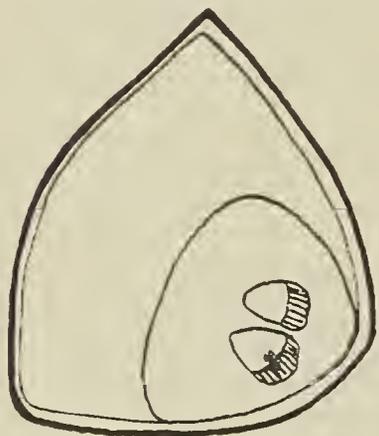
unterscheiden sich die beiden stärkefreien Parenchyme nur sehr wenig voneinander. Nur die Verbindungszone fällt durch die stärkere Tüpfelung der energidalen Membrane auf (Fig. 90, *B*, unten).

Die abgeblühten Blütenstände von *Hierochloa* schließen sich wieder nach rückwärts zusammen; ihre Seitenachsen legen sich wieder an die Hauptachse an, was besonders leicht und deutlich an den unteren Knoten beobachtet werden kann; an den oberen findet oft kein solches Zurückkehren in die frühere Stellung statt, oder doch nur in weit geringerem Grade, als es bei den unteren der Fall ist.

Das in diesem Momente betrachtete Bewegungsgelenk (Fig. 92, *D*) zeigt bei den in Olivenöl gelegten Schnitten das zusammengeschrumpfte, abgestorbene, mit Luft angefüllte Gewebe des Seitenpolsters (Fig. 92, *B*), welches sich auf regelmäßig umgrenzte Parenchymelemente stützt (Fig. 92, *A*). Form und Größe sowohl der einen wie der anderen verändern sich bei in Wasser gebrachten Schnitten sehr schnell, weil ihre Wände sich wieder strecken (Fig. 92, *C*).

Anthoxanthum odoratum L.

Das Ruchgras, welches zusammen mit *Poa*, *Dactylis*, *Avena* u. a. das sogenannte süße Heu liefert, besitzt ganz ebenso wie *Hierochloa* Bewegungsgewebe an beiden Achsen.



F

B

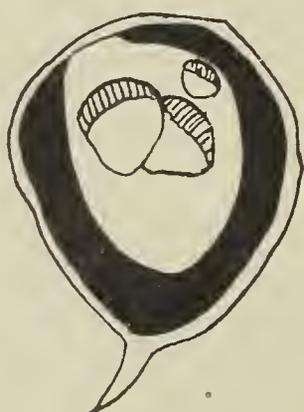


Fig. 93.

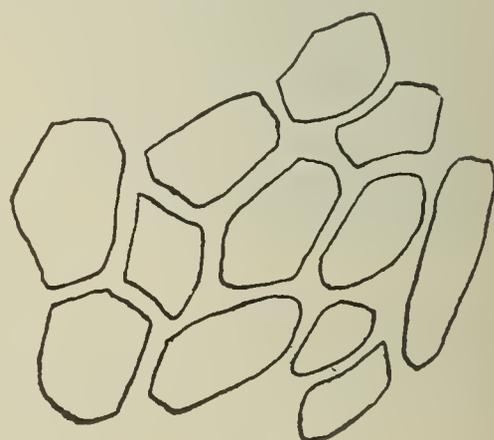


Fig. 94.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.) (Gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

An der Hauptachse sind jedoch nur eine oder zwei Reihen von subepidermalen Bewegungszellen wahrzunehmen; an der Seitenachse aber sind vier bis fünf solcher Reihen vorhanden.

Alle diese genannten Elemente sind im Momente des Maximums ihrer Arbeit, wenn die kurze ährenförmige Rispe auseinandergespreizt ist, dickwandig und in den Ecken collenchymatisch verdickt. Derselbe Charakter ist auch den Zellen der Grenzzone eigen, die sofort durch ihren Mangel an Chloroplasten auffällt, den wir in den Zellen des Polsters konstatieren. Das collenchymatische Bewegungsgewebe derselben stützt sich unmittelbar auf das Sclerenchym, oder umfaßt dasselbe sogar von drei Seiten (Fig. 93, A). Unten stößt das die Gefäßbündel dicht umgebende Sclerenchym unmittelbar auf die Epidermis, welche im oberen Teile des Polsters gar keine Spaltöffnungen besitzt und aus genau ebensolchen Zellen, wie bei *Hierochloa*, von verschiedener Form und Größe besteht (Fig. 94).

* * *

V. Gruppe: Panicaceae.

Aus dieser vorzugsweise den Tropen angehörigen Gramineengruppe wurden in Bezug auf die Verbreitung und Entwicklung der Bewegungsorgane an den Blütenachsen die folgenden Arten untersucht: *Panicum Crus-Galli* L., *P. lineare* Krock., *P. miliaceum* L., *P. italicum* L., *P. plicatum* Lam. und *Setaria glauca* Beauv.

Panicum Crus-Galli L.

Bei dieser Spezies, deren Ähren aus einseitigen, rispig zusammengesetzten Ährchen bestehen, findet die Spreizung der an

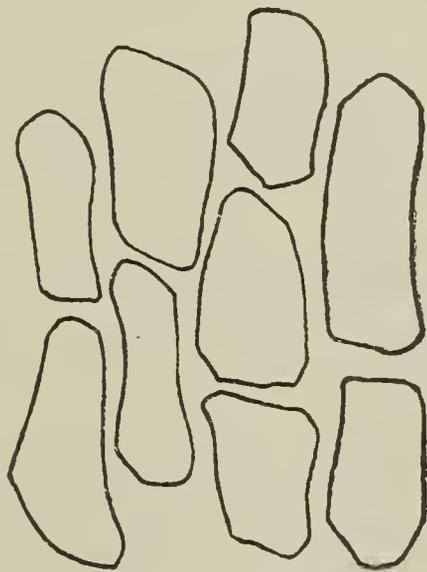


Fig. 95.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

einem, an der Spitze dreikantigen Hauptstengel befindlichen Seitenachsen vermittelst der Polster des Entfaltungsgewebes statt, welches, ebenso wie z. B. bei *Dactylis*, an den unteren Verzweigungen am stärksten entwickelt ist, während die oberen fast gar kein der-

artiges Gewebe besitzen und daher auch nur kaum merkbar von der Hauptachse abgespreizt werden.

Unter dem Polster des bei dieser Graminee ausschließlich an den Seitenachsen gelagerten Bewegungsparenchyms erstreckt sich eine mächtige Sclerenchymschicht, welche unmittelbar aus der Hauptachse nach hier herübertritt und dadurch ein Verbindungs- und Unterstützungsglied des Spreizungswinkels darstellt.

In der Jugend sind die Polster, ebenso wie bei *Panicum sanguinale* L. (Fig. 96), mit einer spaltöffnungslosen Epidermis

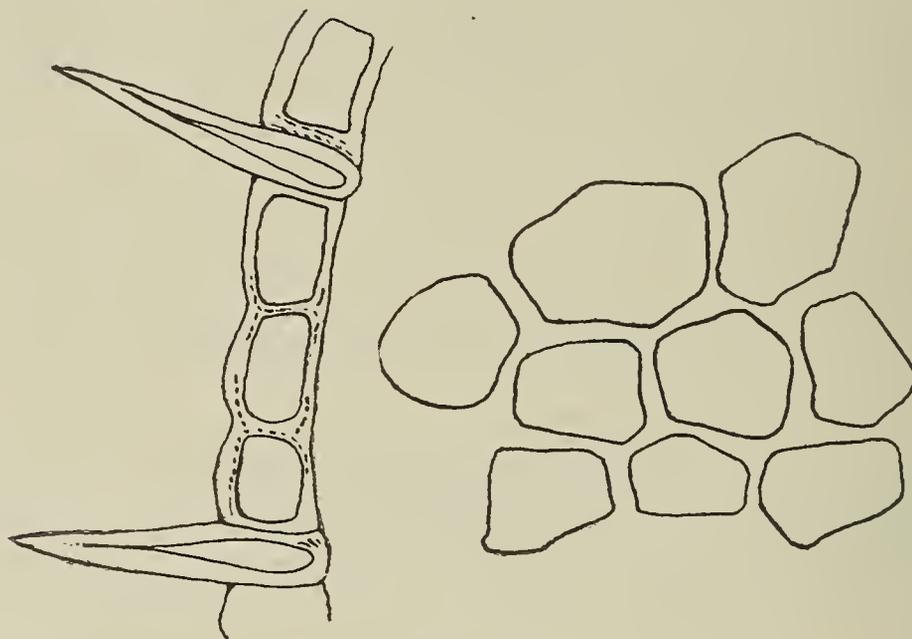


Fig. 96.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

umgeben (Fig. 95), die mit zahlreichen einfachen, einzelligen Härchen besetzt ist, deren Menge mit der zunehmenden Reife der Ähre sich stark verringert.

Das Vertrocknen des Entfaltungspolsters gegen Ende der Periode der Samenreife bewirkt eine Zusammenschließung des Blütenstandes, der sich schließlich gänzlich zusammenfaltet und auf diese Weise wieder zu seiner ursprünglichen Gestalt zurückkehrt.

Panicum lineare Krock.

Hier ist das Bewegungsgewebe viel kräftiger entwickelt als bei der vorerwähnten Art.

Das sich mitunter genau auf den Spreizungswinkel der Äste stützende Polster (Fig. 97) ist von ziemlich beträchtlichem Umfange und fällt nicht nur durch seinen Lagepunkt, sondern auch durch die dunkelpurpurrote Färbung seiner Epidermis sofort in die Augen. Diese letztere besitzt, wie gewöhnlich, keine Spaltöffnungen und besteht aus regelmäßigen Längsreihen von Zellen, welche in Bezug auf ihre Gestalt außerordentlich lebhaft an die Epidermis von *Dactylis* erinnert (Fig. 98).

Wenn das erwähnte Polster an die Basis der Ähre gerückt ist, was ziemlich oft der Fall ist, so ist es alsdann bedeutend kleiner, besteht jedoch auch dann, wie im ersteren Falle, aus un-

gewöhnlich großen Zellen, von deren Umfang uns Figur 99, A einen entsprechenden Begriff gibt. Aus dieser Abbildung ersehen



Fig. 97.

(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

wir zugleich auch, daß die Elemente des Polsters stark in der Radialrichtung des Organs gestreckt sind und von allen Seiten die

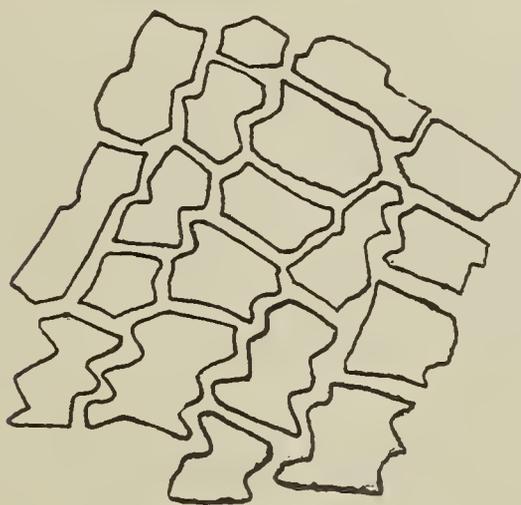


Fig. 98.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

sclerenchymatische Ablagerung umkleiden (Fig. 99, A s^I), welche ihrerseits wieder das feinzellige Sclerenchym unmittelbar umschließt (Fig. 99, A s), in welchem die Gefäßbündel eingelagert sind.

Falls das Polster genau im Spreizungswinkel liegt, so erstreckt sich unter demselben ein Streifen von dickwandigem, collenchymatischem Gewebe (Fig. 97, c), das die beiden gespreizten Äste verbindet.

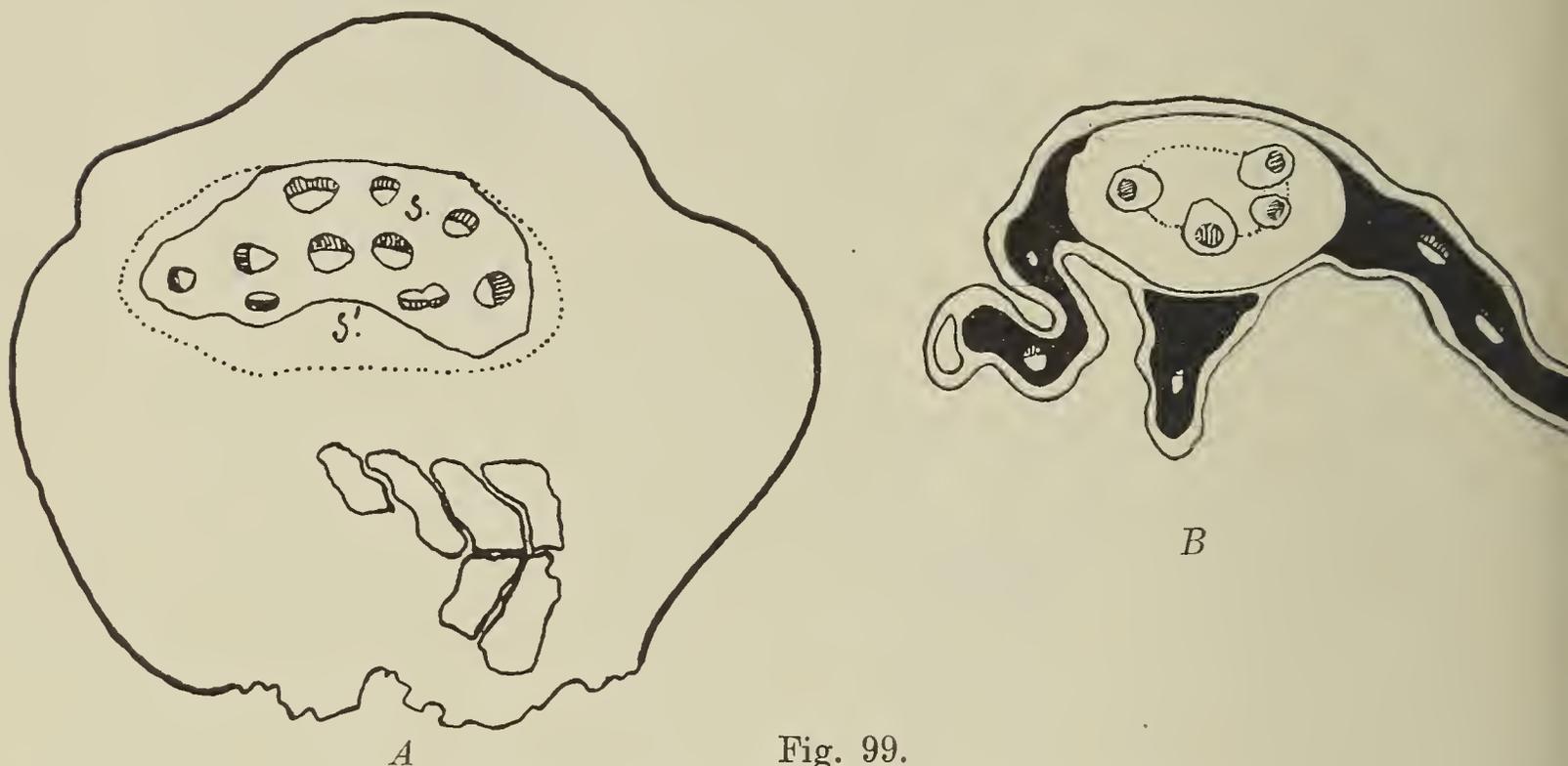


Fig. 99.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Während die Epidermiszellen durch Vakuolen, wie bereits erwähnt, dunkelpurpurrot gefärbt sind, haben die Parenchymzellen des Polsters ein farbloses Aussehen, oder besser gesagt, sie zeigen eine blaßgrünliche Färbung infolge der geringen Anzahl von Chloroplasten, welche mit den Leucoplasten zusammen um den Zellkern herum verteilt sind.

***Panicum miliaceum* L.**

Die Hirse besitzt, im Gegensatz zu den beiden vorher genannten Arten der Gattung *Panicum*, fast gar kein Entfaltungs-gewebe in ihrer weitschweifigen, überhängenden Rispe, denn an deren Seitenverzweigungen befinden sich einige Zellen, welche höchstens durch ihre Lage an das Gewebe erinnern, welches bei anderen verwandten Arten dieses bei uns so häufig angebauten Grases so ausgezeichnet entwickelt ist.

***Panicum italicum* L.**

Die kurzen Achsen dieser Graminee spreizen sich zur Blütezeit weit von der Hauptachse ab und nehmen eine beinahe perpendikuläre Stellung zu derselben ein. Das ganze, diese Arbeit leistende Gewebe des Polsters ist aus ziemlich hohen Zellen mit dicken, stellenweise getüpfelten Membranen aufgebaut. Zwischen diesen Parenchymelementen sind einzeln oder gruppenweise Zellen von besonderer Art eingestreut, welche sich von den übrigen durch die Verdickungen ihrer Wände auszeichnen (Fig. 100).

Panicum plicatum Lam.

Diese dekorative Graminee, welche ihrer großen, ihrem Charakter nach an *Curculigo* erinnernden Blätter in unsern Gewächs-

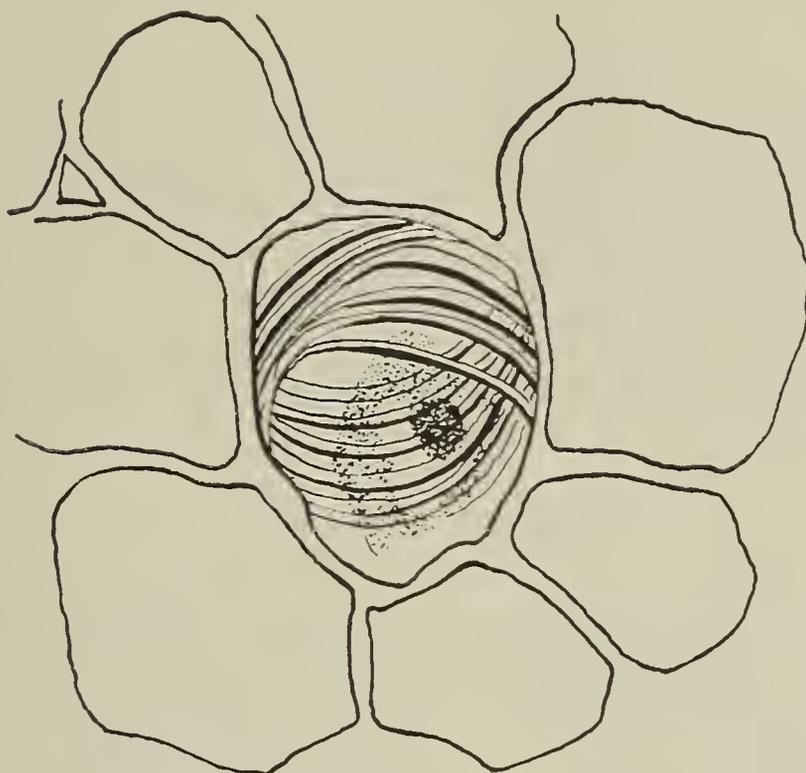


Fig. 100.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

häusern öfter als Zierpflanze kultiviert wird, ist mit Bewegungspolstern an der Basis der Seitenachsen des Blütenstandes ausgestattet (Fig. 101, I).

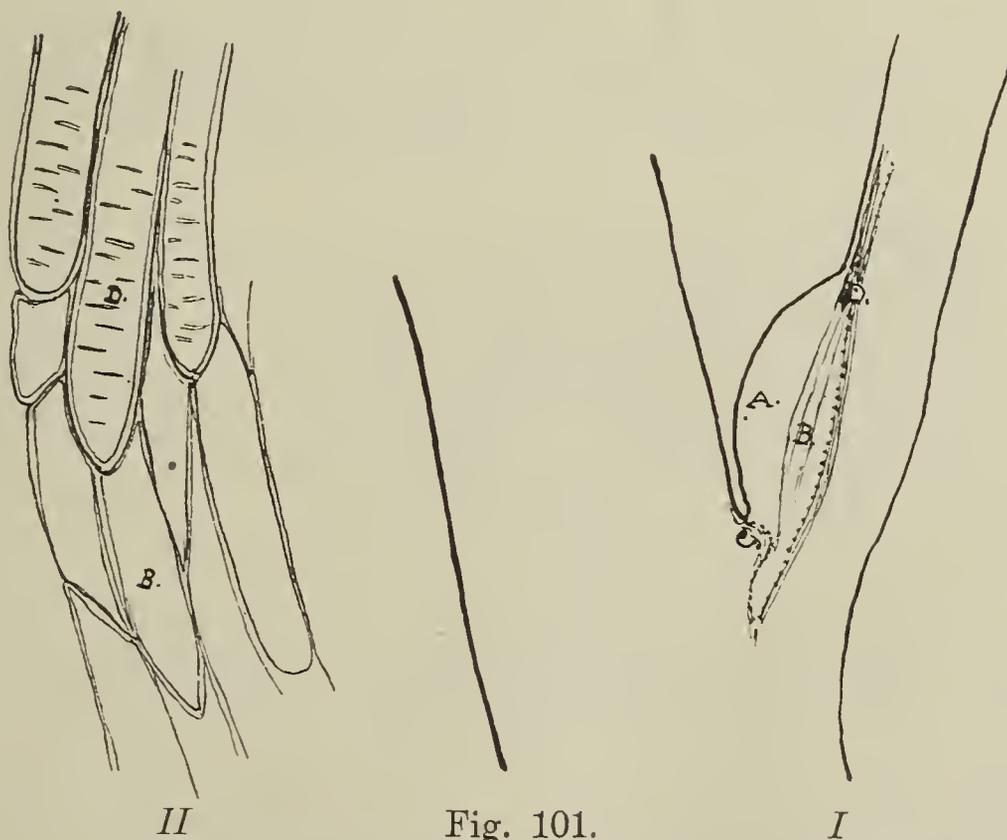


Fig. 101.

(Fig. I gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.)

Fig. II gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

Das an Chloroplasten reiche Gewebe des Polsters stützt sich auf das subnodiale Sclerenchym (Fig. 101, I C), seitlich grenzt es

an Prosenchym (Fig. 101, *I* u. *II^B*), welches der sclerenchymatischen Scheide der Gefäßbündel anliegt. Oben keilen sich in das Prosenchym sclerenchymatische Fasern (Haberlandtsche Bastfasern) mit einfachen Quertüpfeln ein (Fig. 101, *I^D* u. *II^D*).

Setaria glauca Beauv.

An der ganzen Länge der Seitenachsen, welche am Ende ein becherförmiges Lager haben, läuft eine kleine Walze von chlorophyllführendem Gewebe entlang, welche nach außen von einer sehr hochzelligen Epidermisschicht umgeben ist, die mit zugespitzten einzelligen Härchen bekleidet ist. Typische Bewegungspolster, oder überhaupt irgend welche Gewebe ähnlicher Art sind hier nicht vorhanden.

Paspalum dilatatum L.

Diese tropische, als Futtergras vorzügliche Graminee spreizt ihre seitlichen Trauben fast unter einem rechten Winkel von der Hauptachse des Blütenstandes ab. Eine derartige Stellung ver-

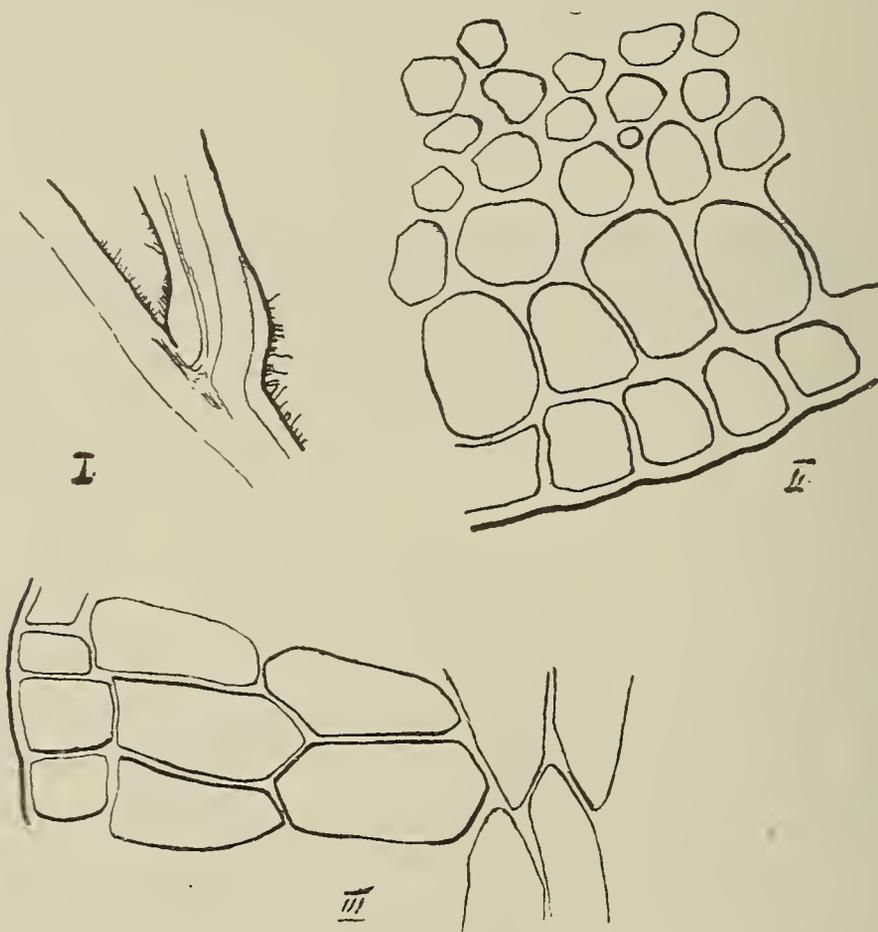


Fig. 102.

(Fig. *I* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.

Fig. *II* u. *III* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

danken die Seitenäste einerseits dem verhältnismäßig nicht großen Polster, welches sich an deren Basis befindet (Fig. 102, *I*), andererseits einer oberhalb des Polsters an der Achse selbst vorhandenen Biegung. Unmittelbar über dieser Biegungsstelle verbreitert sich die Achse blattförmig an ihrem oberen Teile und trägt an demselben die Reihen von kleinen Ährchen.

Im Längsschnitte des Bewegungsgelenkes tritt (mit besonderer Deutlichkeit bei der Einwirkung von ChZnJ) die Hülle der Gefäßbündel hervor. Sie besteht aus prosenchymatischen Elementen (Fig. 102, *III*), um welche von außen das in der Radialrichtung des Organes aus stark gestreckten Zellen bestehende Parenchym gelagert ist (Fig. 102, *III*).

Der Inhalt der Parenchymzellen schließt eine beträchtliche Menge von Chlorophyllkörnern ein, welche in einer submembranalen Plasmaschicht eingelagert sind, in der auch der Zellkern eingeschlossen ist. Der letztere befindet sich in den frühesten Stadien der Entwicklung des Blütenstandes an den oberen Wandungen der Energiden des Bewegungspolsters. Dieses ist von einer feinzelligen Epidermis umgeben, die mit einer großen Anzahl von einfachen Härchen bedeckt ist (Fig. 103, *A*), die besonders kräftig an der entgegengesetzten Seite der Achse entwickelt sind. Die pro-

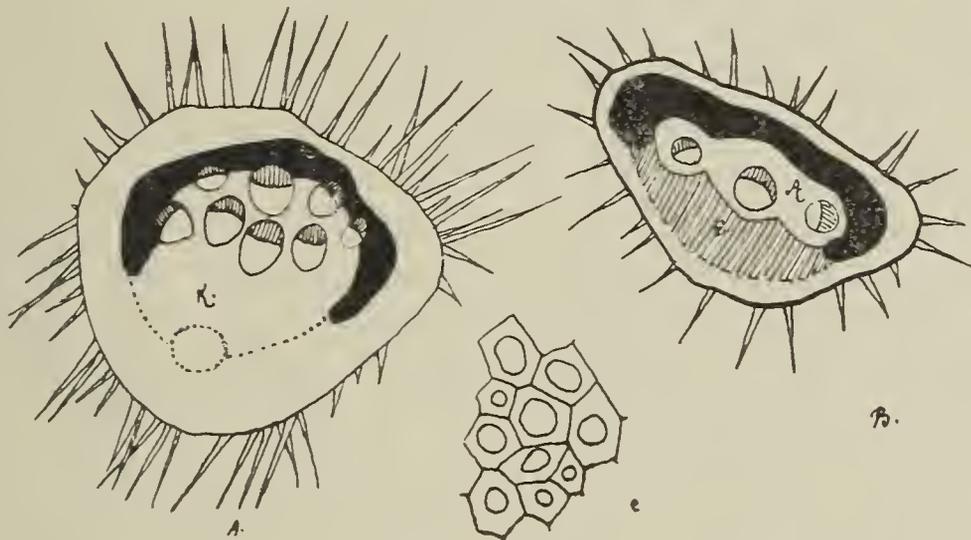


Fig. 103.

(Fig. *A* u. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.
Fig. *C* mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

senchymatischen Elemente der Gefäßbündelscheide reichen bis unter den Spreizungswinkel der Achsen und gehen unmittelbar auf die Hauptachse über, wo sie an das subepidermale Parenchym anstoßen, welches rund um die gerippte Oberfläche des Stengels verläuft.

Im Querschnitte des Gelenks (Fig. 103, *A*) bemerkt man eine Konzentration und gleichzeitige Zunahme der Anzahl der Leitbündel am ventralen Teile der Achse (Fig. 103, *A*). Während oberhalb des Polsters die Gefäßbündel in einer Reihe liegen (Fig. 103, *B*), sind sie unterhalb derselben in zwei oder auch in drei Etagen gelagert.

Die prosenchymatisch gestreckten Elemente der Gefäßbündelscheide im Querschnitte weisen deutlich auf den collenchymatischen Charakter derselben hin (Fig. 102, *II*), welcher sich weiter oben im Internodium verändert, wo dann um die Leitbündel herum Sclerenchym auftritt. Dort verdicken sich die Wandungen der genannten Zellen (Fig. 103, *B*; schraffierter Teil) außerordentlich stark und zugleich auch überall fast ganz gleichmäßig (Fig. 103, *C*), behalten aber die Eigenschaft bei, ihre Membrane durch Chlor-Zink-Jod intensiv zu färben.

Unter dem Gefäßbündelkomplexe, im Gelenkteile der Achse sowohl, als auch in der sclerenchymatischen Scheide der Bündel, im internodialen Teile derselben, welcher zwischen dem Polster und der blattartigen, mit den Ährchen besetzten Verbreiterung liegt, erstreckt sich eine von den Seiten nach oben gebogene Platte von Parenchymgewebe, die mit Stärkekörnern angefüllt ist (Fig. 103; geschwärzter Teil), welche letztere nur in ganz spärlicher Anzahl hier oder dort oberhalb der Gefäßbündel vorkommen.

* * *

VI. Gruppe: Oryzeae.

Zizania aquatica L.

Zizania aquatica L. (syn. *Hydropyrum esculentum* Lk.), ein Bewohner der Seen und Flüsse Nordamerikas und Asiens, ist ein außergewöhnlich interessanter Vertreter dieser Gramineengruppe. Von dieser auch unter dem Namen „Tuscarora Rice“ oder „Indian Rice“ bekannten Gramineenart werden nach Hackel¹⁾ „die Früchte von den Indianern alljährlich in großen Mengen als Nahrungsmittel gesammelt; auch sorgen diese durch Aussaat für weitere Verbreitung der Pflanze.“ Dieses breitblättrige Gras hat getrennt geschlechtliche Blüten: am unteren Teile des Blütenstandes befinden sich die männlichen, am oberen die weiblichen Blüten. Während erstere zur Zeit der Befruchtung an seitlich abgespreizten Achsen sitzen, befinden sich die letzteren im Gegenteil an dem Hauptstengel angeschmiegtten Achsen. Ein derartiger Zustand dauert aber nur bis zur Beendigung der Blüteperiode. Nach Ablauf derselben, wenn die männlichen Blüten zu welken und abzufallen beginnen, entwickeln die oberen, fruchttragenden („2 cm lange und 1 mm dicke Caryopsen“)²⁾ Achsenpolster von Schwellgeweben, welche die Äste unter einem Winkel von 45°, oder mitunter auch mehr, abspreizen. Eine solche Sukzessivität der Spreizung der Achsen (welche Hackel mit keinem Worte erwähnt) gab Veranlassung zu der Annahme, daß möglicherweise eine so späte Spreizung der oberen Äste durch einen Mangel an denjenigen Stoffen hervorgerufen werden könnte, welche in die unteren Achsen wandern, d. h. daß sie von den letzteren hier sozusagen für örtliche Bedürfnisse zurückbehalten werden.

Zur Lösung dieser Frage wurden an jungen, kaum aus der Blattscheide herauszutreten beginnenden Blütenständen bei mehreren Exemplaren³⁾ alle Äste mit männlichen Blüten abgeschnitten, um

¹⁾ cf. Engler u. Prantl, Nat. Pfl.-Fam. *Gramineae*. Abt. 2. T. II. p. 39.

²⁾ l. c. p. 40.

³⁾ Der Versuch wurde mehrmals im Jahre 1907 angestellt und mit demselben Resultate nochmals im Jahre 1908 wiederholt, als *Zizania* im genannten Jahre gegen Ende des Sommers im Warschauer Botanischen Garten ungewöhnlich üppig blühte.

die gesamte Vorratsmasse an organischen Stoffen unmittelbar in den weiblichen Teil der Blütenstände zu leiten.

Die weiteren Beobachtungen an diesen letzteren zeigten jedoch, daß trotz der erwähnten Operation keinerlei Unterschiede in der Stellung der weiblichen Ähren wahrgenommen werden konnte, und daß daher die Ursache der späteren Spreizung des weiblichen Teiles des Blütenstandes nicht abhängig ist von einem Zurückhalten der Zufuhr von Nährstoffen durch den sich zuerst abspreizenden männlichen Teil des Blütenstandes. Hierzu muß noch bemerkt

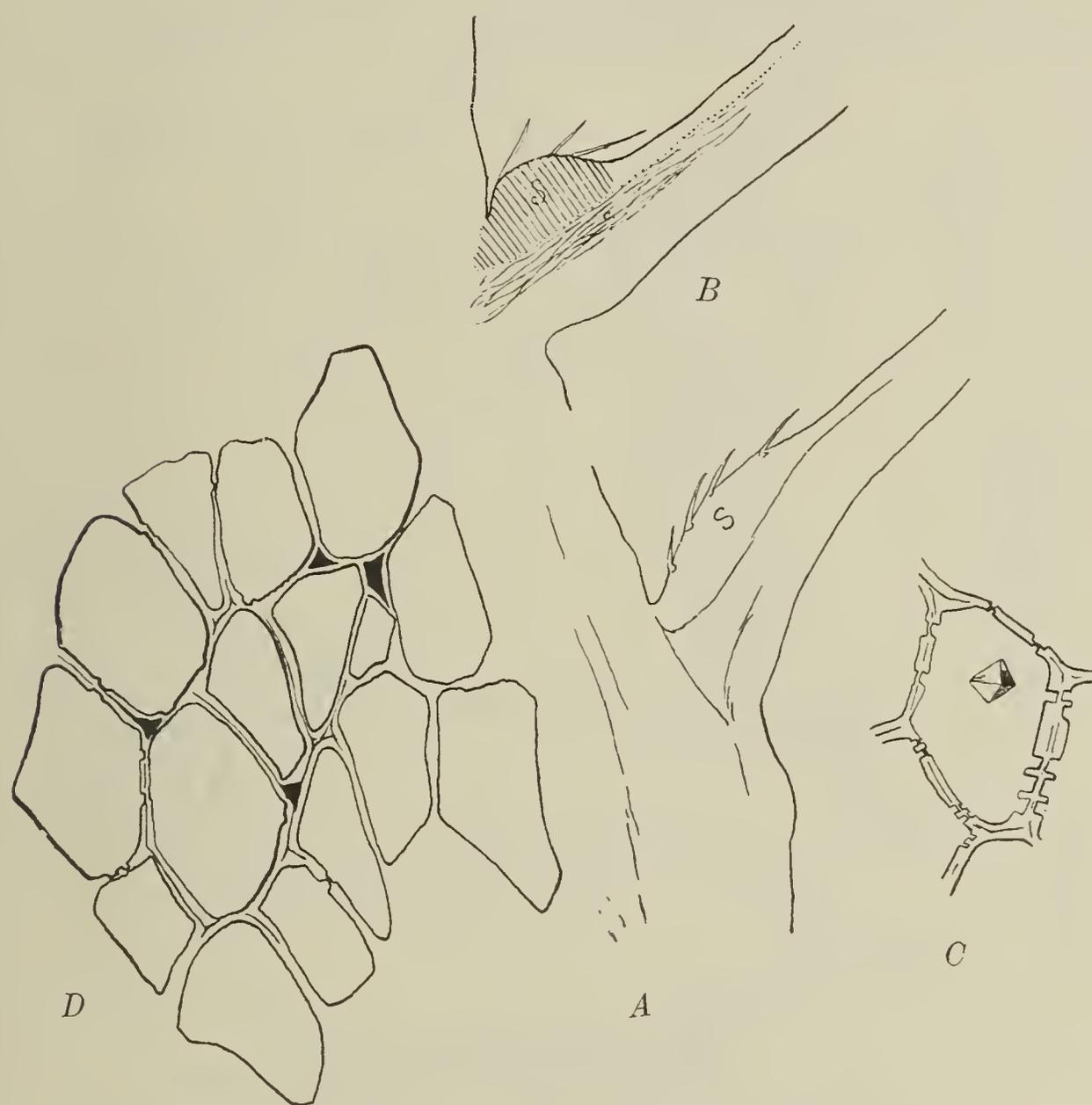


Fig. 104.

(Fig. A u. B gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. Leitz No. 3.

Fig. C u. D gez. mit Obj. Leitz 8 u. Ocul. No. 3.)

werden, daß eine Veränderung in der Lage des Blütriebtes auf den Entwicklungsgang nicht den geringsten Einfluß ausübte.

Was den anatomischen Charakter des arbeitsfähigen Gewebes anbetrifft, so stellt dasselbe an den Achsen kleine Erhöhungen dar (Fig. 104, A), welche ausschließlich an den Basen der Verästelungen gelagert sind und aus kompaktem Parenchymgewebe bestehen. Die Zellen desselben sind außerordentlich chlorophyllreich, weshalb das Polster sich durch seine Farbe scharf abhebt von der mächtigen Schicht des tiefer liegenden Collenchyms (Fig. 107, I u. II, K),

das aus Elementen besteht, welche in der Längsrichtung keilförmig ineinandergreifen (Fig. 107, III, Querschnitt; IV, Längsschnitt). Fast jede einzelne Zelle des Parenchyms des Polsters ist mit

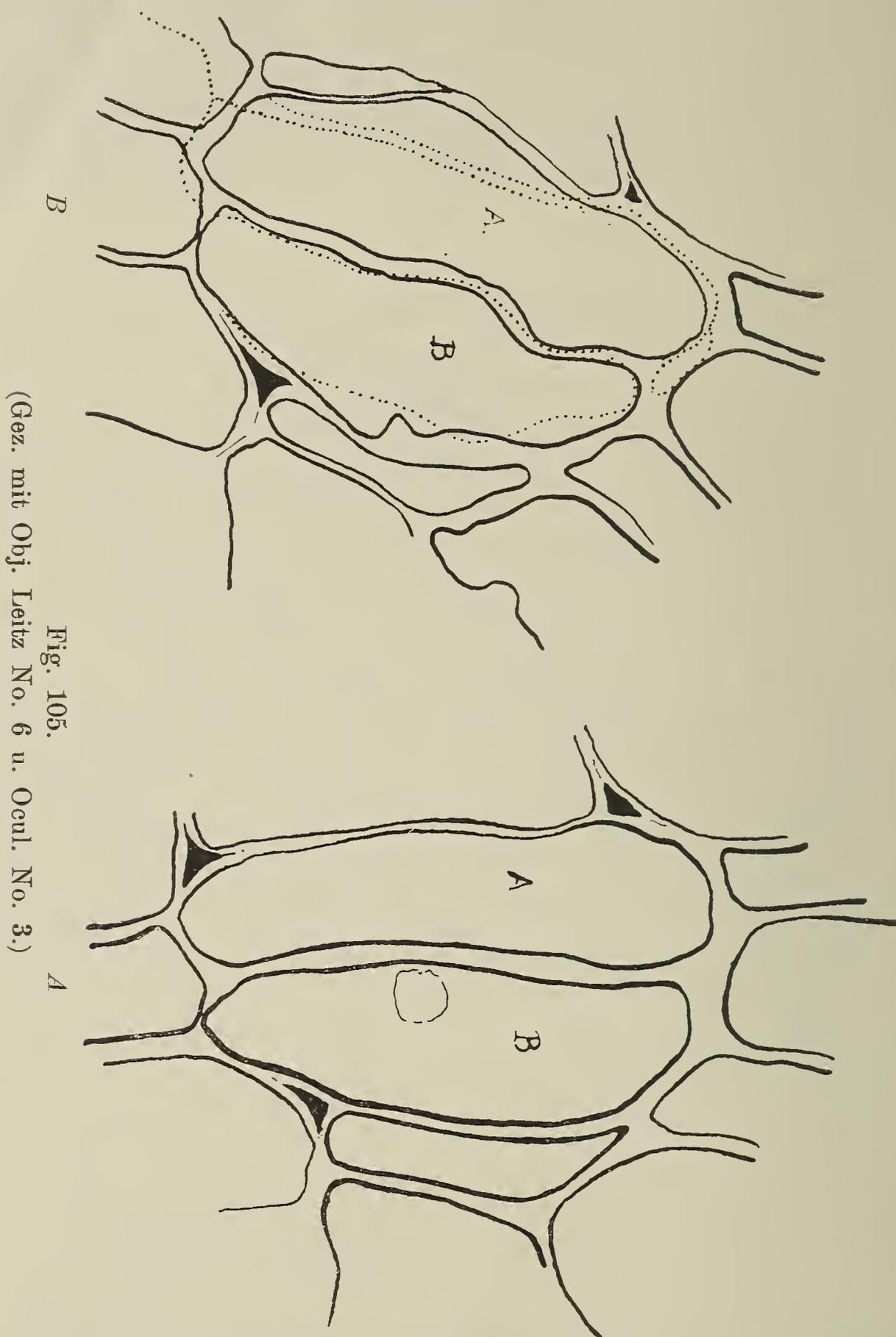


Fig. 105.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

einem Solitair-Kristalle von oxalsaurem Calcium $[(\text{COO})_2\text{Ca}]$ versehen¹⁾ (Fig. 104, C), wie solches in gleicher Form, jedoch in viel

¹⁾ Daß die Kristalle in den Gelenkpolstern keine seltene Erscheinung darstellen, ersehen wir aus den Untersuchungen von Dalitsch (Beitrag zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen) und Moebius. Was ihre Bedeutung und Genesis anbelangt, so spricht der letztgenannte Autor folgende Vermutung aus: „Vielleicht werden die Kristalle, welche ursprünglich nur als Sekrete beim Stoffwechsel auftreten, hier (*Robinia viscosa*, *R. Pseudo-Acacia*, *Erythrina crista-Galli*, *Amorpha Lewisi*, *Virgilia grandis*, *V. lutea* und *Glycyrrhiza glabra*) noch zu einer mechanischen Funktion verwendet, während dies in anderen Fällen nicht geschieht.“ (l. c. p. 57.) Vgl. auch Adolf Sperlich, l. c. S. 83 u. f.

größerer Anzahl sich auch in den Polstern der oberen Teile des Blütenstandes auskristallisiert (Fig. 104, *B*), die aus höheren, dünnwandigeren und dabei weniger dicht zusammengedrängten Elementen bestehen, wie sie zum Beispiel in Figur 104, *D* im Längsschnitt der Achse dargestellt sind.

Besonders hohe Elemente fand ich in den Polstern solcher Blütriebtriebe, welche aus irgend einem Grunde nicht in der freien Luft, sondern unter der Wasseroberfläche ausgereift waren (Fig. 105, *A*).

Unter der Einwirkung von Alkohol absolutus schrumpften die Wände dieser Zellen sofort zusammen (Fig. 105, *B*; nicht punktierte

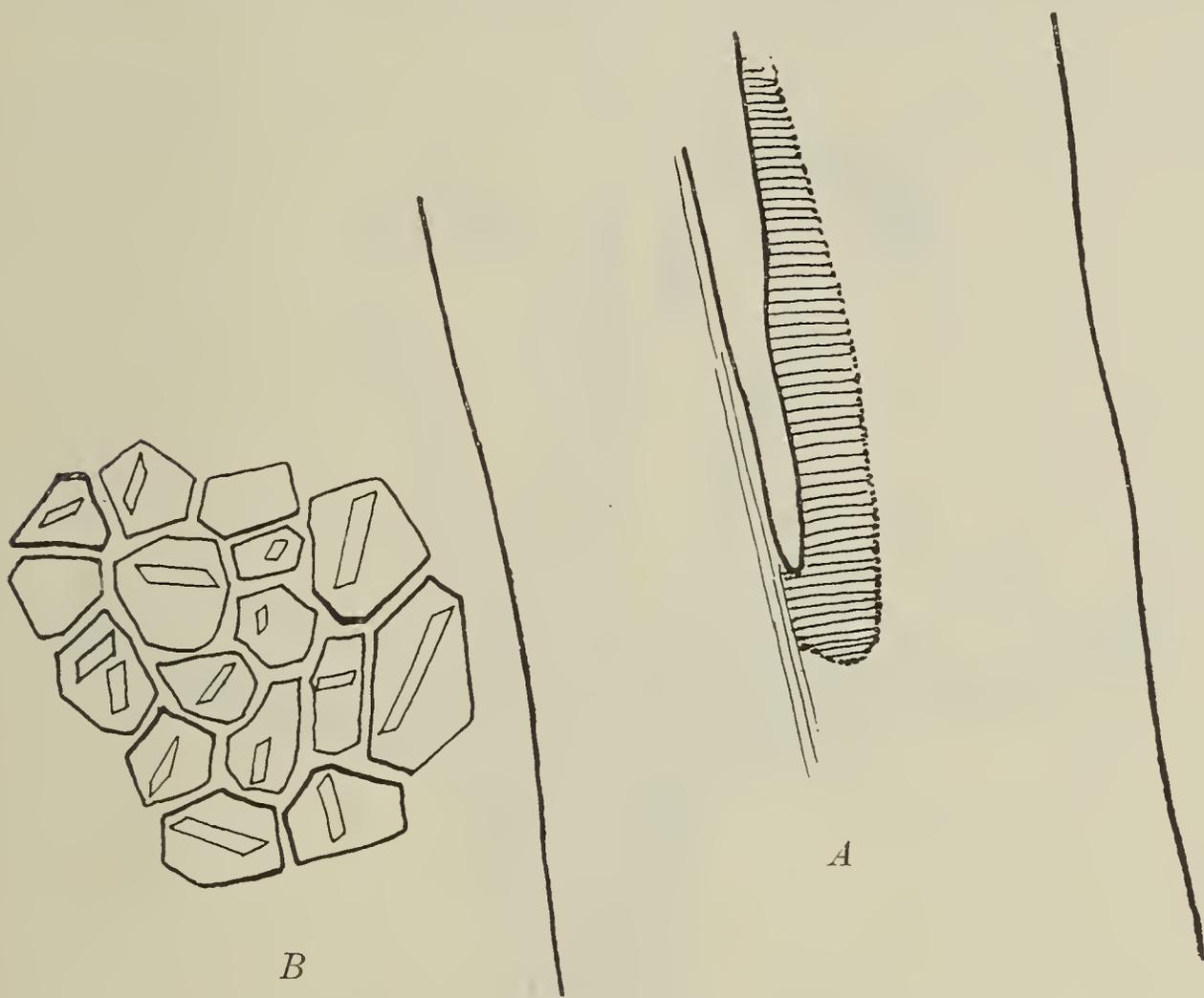


Fig. 106.

(Fig. *A* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.
Fig. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

Linie); bei ihrer Überführung in Wasser quollen sie wieder auf, wobei die das Gewebe zusammensetzenden Elemente wieder die im Leben innegehabte Form annahmen (Fig. 105, *B*; punktierte Linie); da aber hierbei alle Reaktionen auf Turgorogene ein durchaus negatives Resultat ergaben, so wird bei *Zizania* augenscheinlich die Spreizung der Äste fast ausschließlich durch physikalische Fähigkeiten der Zellmembrane bewirkt.

An nicht abgespreizten Achsen (Fig. 106, *A*), und dies pflegen in den meisten Fällen diejenigen zu sein, an denen überhaupt keine Fruchtbildung stattfindet, sind gar keine Polster wahrzunehmen, und deren Stelle wird von feinzelligem Gewebe eingenommen, in dessen Innern eine große Menge von oxalsauren Kalkkristallen

sichtbar ist, die aber eine andere als die gewöhnlich vorkommende Gestalt haben (Fig. 106, *B*; Längsschnitt).

Was die Epidermis anbetrifft, so ist dieselbe auch hier, wie gewöhnlich, ohne Spaltöffnungen und besteht aus polygonalen Zellen, zwischen welchen besondere kleine Elemente zerstreut liegen, welche sehr lange, einzellige, dickwandige Härchen hervorbringen (Fig. 104, *A* u. *B*).

Da die Höhen- und Breitendimensionen der Achsen in den unteren und oberen Teilen des Blütenstandes verschiedene sind, so war es interessant, festzustellen, ob dadurch nicht der innere Bau der Bewegungsgelenke beeinflusst wird. In Bezug auf Größe sind diese Organe unbedingt im weiblichen Teile des Blütenstandes größer (Fig. 107, *I*) als im männlichen (Fig. 107, *II*).

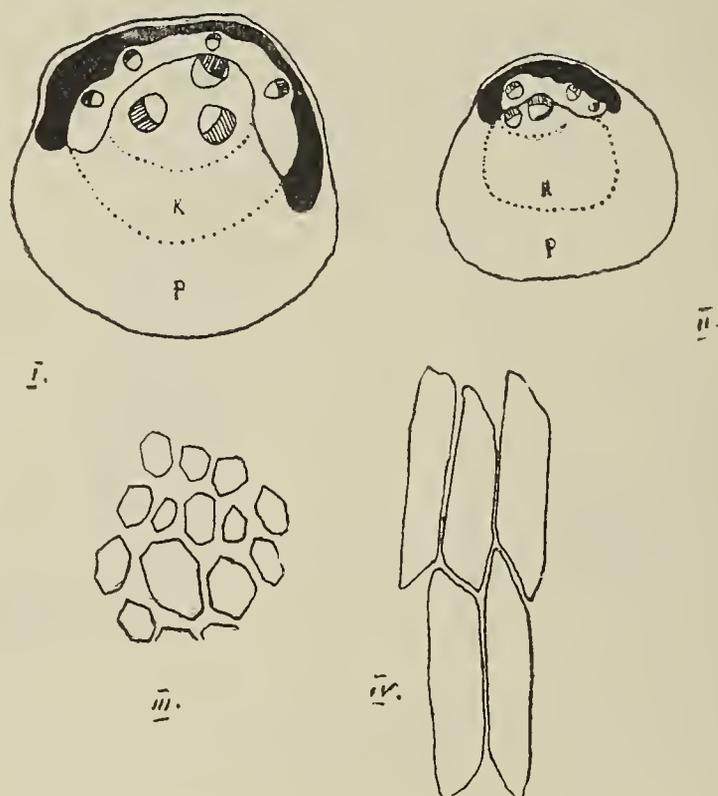


Fig. 107.

(Fig. *I* u. *II* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.

Fig. *III* u. *IV* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Aber bei der Vergleichung des Bewegungsparenchyms (Fig. 107, *I* und *II^P*), des darunter lagernden Collenchyms (Fig. 107, *I* und *II^K*) und des teilweise verholzten Markes, in welchem die großen Gefäßbündel liegen, zeigt es sich, daß dieses letztere in den männlichen Polstern, wenn man sich so ausdrücken darf, nur sehr schwach ausgedrückt ist, während das Collenchym einen großen Raum einnimmt (Fig. 107, *II^K*). Der äußere parenchymatische Teil ist in den männlichen Polstern ebenfalls ein wenig mehr entwickelt als in den weiblichen, da er das ganze Organ tiefer umfaßt, indem er in diesen wie in jenen Polstern unter der hufeisenförmig gebogenen sclerenchymatischen Platte in das chlorophyllführende schwammige Parenchym übergeht.

Oryza sativa L.

Der zweite Vertreter dieser Gruppe, der mir während der Blütezeit zur Verfügung stand, *Oryza sativa* L. (Reis), spreizt die Achsen seiner nickenden, zusammengesetzten Ähre überhaupt nicht (vergl. die Abbildung von Nees in den „*Gramineae*“ von Hackel), da die hierzu notwendigen Organe fehlen. Das Gelenk der Achsen wird hier von einer mächtigen Sclerenchymsschicht eingenommen, welche keilförmig tief in den Knoten des sich verzweigenden Halmes eindringt.

* * *

VII. Gruppe: Aveneae.

Gleichwie die Stammart *Avena fatua* L. oder z. B. wie *Avena sterilis* L. (Fig. 108, vierfach vergrößert)¹⁾, so besitzt auch *Avena*

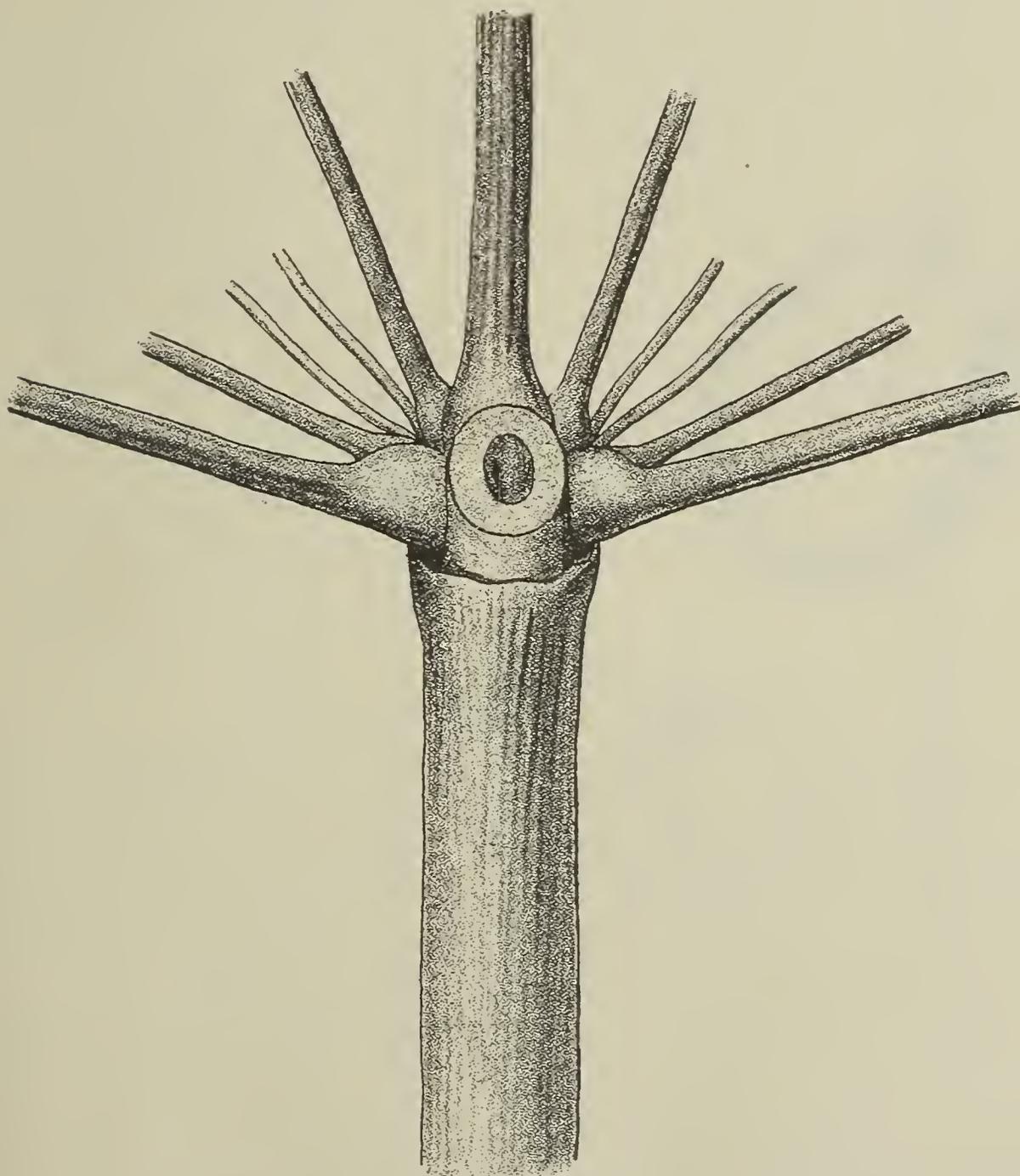


Fig. 108.

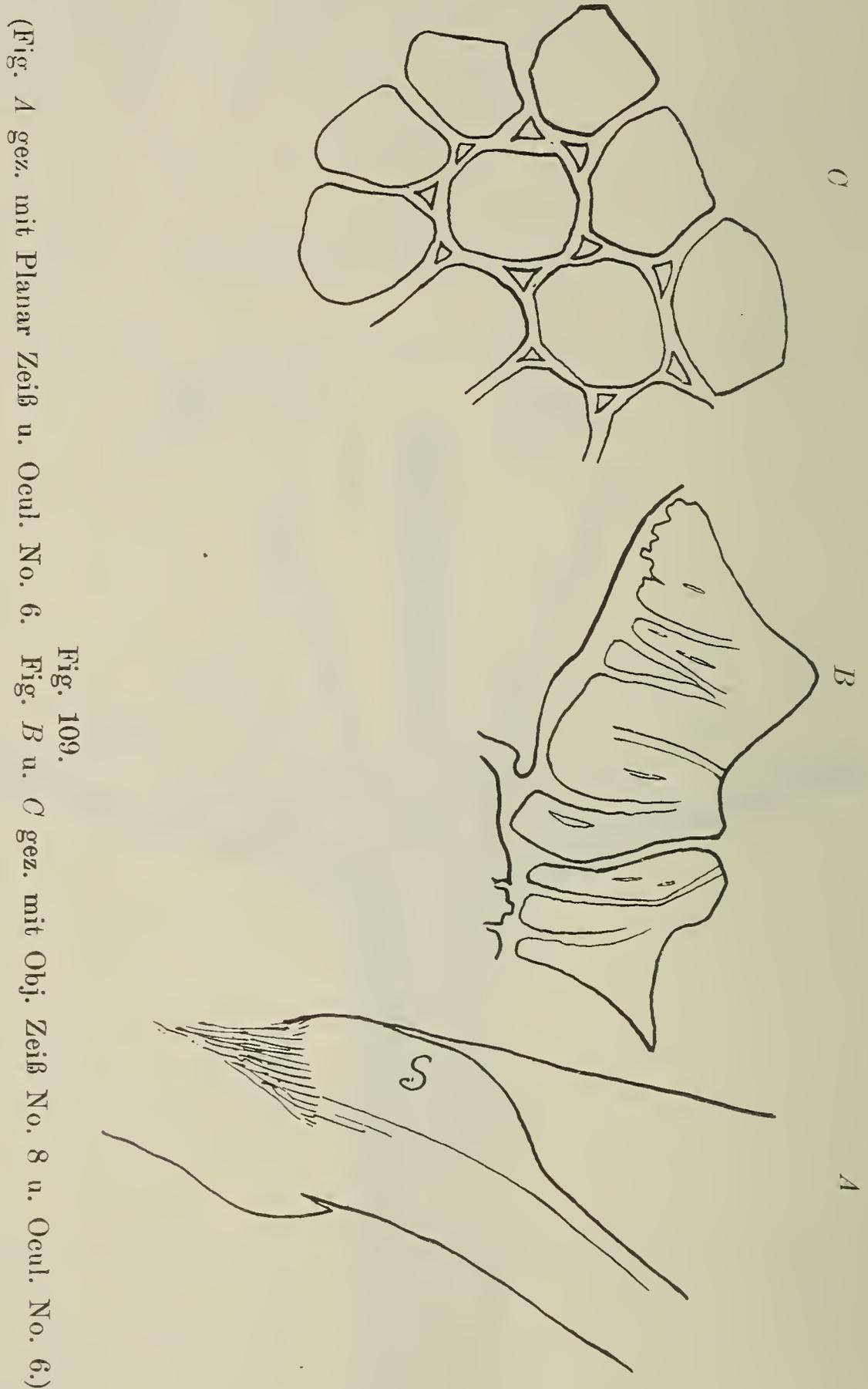
sativa gut entwickelte Polster an den Seitenachsen (Fig. 109, A),

¹⁾ Abbildung No. 108 verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Goebel.

294 Woycicki, Bewegungseinrichtungen an den Blütenständen der Gramineen.

deren am Knoten gewöhnlich 1 bis 3, manchmal auch deren mehr, vorhanden zu sein pflegen.

Der höchste Moment der Tätigkeit tritt bei *Avena sativa* während der Blüteperiode der Achse ein, was schon aus jeder der



allgemein bekannten Darstellungen des Blütenstandes dieses Grases ersichtlich ist. Bei der eintretenden Samenreife schließt der Blütenstand seine Äste mehr oder weniger zusammen, wobei sich die letzteren mitunter nur eng an die Hauptachse anschmiegen.

Es kommt aber auch vor (und dies beobachte ich besonders häufig im Herbste in der Gramineen-Abteilung des Warschauer

Botanischen Gartens, und zwar nicht nur bei *Avena*, sondern ebenfalls auch bei *Dactylis* und anderen Gräsern), daß die Polster sich überhaupt nicht entwickeln, und dann bleibt der Blütenstand während der ganzen Dauer seiner Existenz geschlossen. In solchen Fällen bemerkt man an Stelle des Entfaltungsgewebes chlorophyllführendes Parenchym von demselben Typus, wie das höher an der Achse hinauf über dem Polster gelegene. Augenscheinlich reichte bei einem Wechsel der Bedingungen, durch welchen der normale Verlauf der Lebensfunktionen des betreffenden Organismus gehemmt wurde, schon bei der Anlage des Blütenstandes das Material zum Aufbau eines besonderen Bewegungsorganes nicht mehr aus, welches im Falle seiner richtigen Differenzierung bei *Avena sativa* aus Zellen

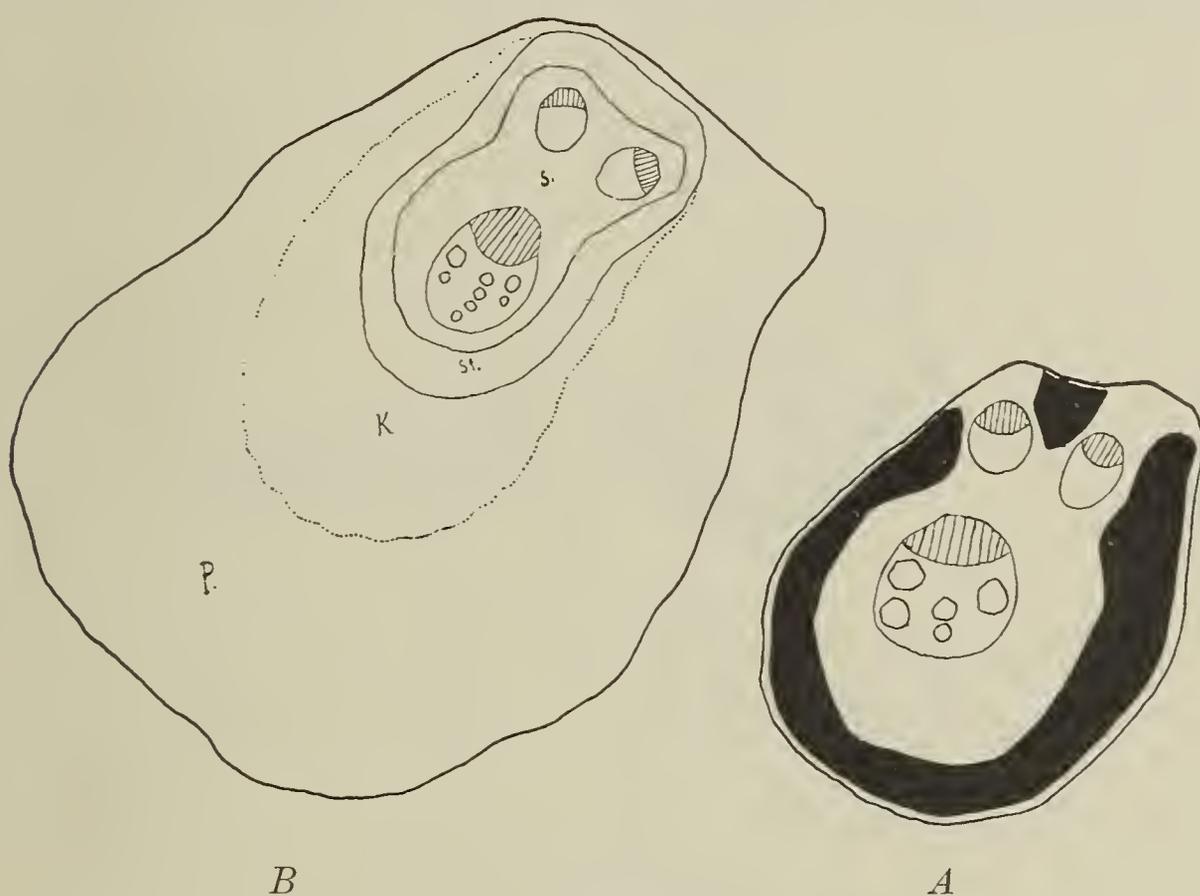


Fig. 110.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 und Ocul. No. 6.)

mit charakteristisch verdickten Membranen (Fig. 109, *B*) mit einer großen Menge von feinen, linsenförmigen Poren besteht. Diese Verdickungen und Poren sind sehr deutlich wahrnehmbar an den Längsschnitten der Achse (Fig. 109, *B*), während sie an den Querschnitten so gut wie gar nicht bemerkbar sind (Fig. 109, *C*).

Der Inhalt der Zellen schließt in seinem Plasma eine große Menge von Chlorophyllkörnern ein; die Membrane der Energiden sind ihrer chemischen Zusammensetzung nach ziemlich eigenartig, denn sie färben sich in frischem Zustande entweder nur schwer oder überhaupt nicht durch Chlor-Zink-Jod; konzentrierte Schwefelsäure (H_2SO_4) löst sie jedoch sofort auf. Auf getrocknete Exemplare reagiert Chlor-Zink-Jod augenblicklich.

Unter dem Markteile des Polsters lagert ein dickwandiges Collenchym (Fig. 110, *B^K*), das von drei Seiten die sclerenchymatische Scheide der Gefäßbündel umfaßt, außerhalb welcher mehrere Schichten

von Zellen mit verholzten Wandungen in eine stärkeführende Schicht differenziert worden sind (Fig. 110, *B^{St.}*) Die Epidermis des Polsters ist aus sehr verschiedenartigen Elementen zusammengesetzt. Die einen von ihnen sind groß an Umfang, andere sind flach, aber weder bei diesen noch bei jenen ist diejenige Regelmäßigkeit in Gestalt und Lagerung wahrzunehmen, welche im Internodium beobachtet wird, wo hohe und flache Elemente miteinander abwechseln. Zu erwähnen ist hierzu noch, daß die Epidermis hier und dort lange, einzellige Härchen hervorbringt.

Holcus lanatus L.

Hier lagern die Entfaltungspolster zu beiden Seiten des Spreizungswinkels. Das Gewebe derselben besteht aus außerordent-

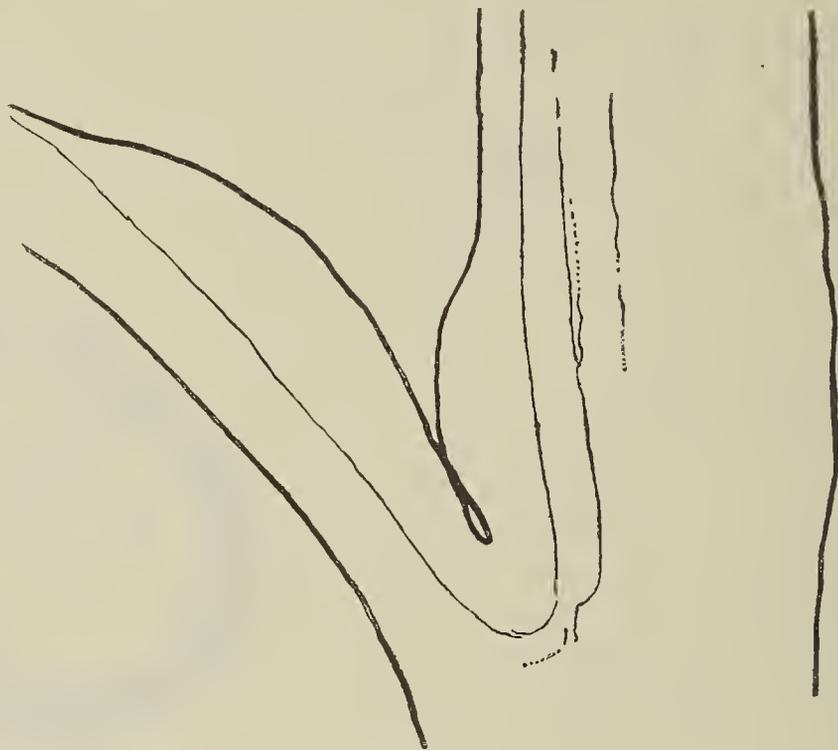


Fig. 111.

(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

lich regelmäßig gelagerten Zellen, was besonders leicht an jungen Blütenständen beobachtet werden kann. Die Reihen der Bewegungselemente gehen unmittelbar aus einer Achse in die andere über, indem sie sich an der Basis der Seitenäste in 8—10 Reihen lagern.

In jungen Zellen, in welchen eine vierprozentige Salpeterlösung nach Verlauf von zwei Stunden eine deutliche Plasmolyse hervorruft, reagieren die Wände völlig präzise auf Cellulose; später, wenn erst eine siebenprozentige, oder eine sogar noch stärkere Konzentration von KNO_3 den Zellinhalt zwingt, von den Membranen zurückzutreten, wird die Reaktion bei frischem Materiale in einem hohen Grade abgeschwächt, wenn auch nicht in dem Maße, wie bei *Avena*.

Holcus mollis L.

Diese Spezies wird durch genau dieselbe Lagerung der Bewegungspolster charakterisiert wie *H. lanatus*. Bei diesen beiden

genannten Gräsern gehören die die Spreizung der Blütenäste hervorruhenden Organe zu den am allerkräftigst entwickelten, welche ich zu beobachten Gelegenheit hatte. Daher ist es nicht erstaunlich, daß auch die Spreizung der Achsen in der Perpendikularebene bei *Holcus mollis* zum Beispiel 150° und sogar 160° erreicht, d. h. es ist dies mit einer der allergrößten Winkel, welchem ich bei den von mir beobachteten Gramineen begegnet bin (siehe Fig. 30)

Wie aus der beifolgenden Abbildung ersichtlich ist (Fig. 111), läuft ds Polster des Seitenastes hoch an diesem empor und besteht zu Beginn der Spreizung aus 11—13 Reihen von sowohl in der

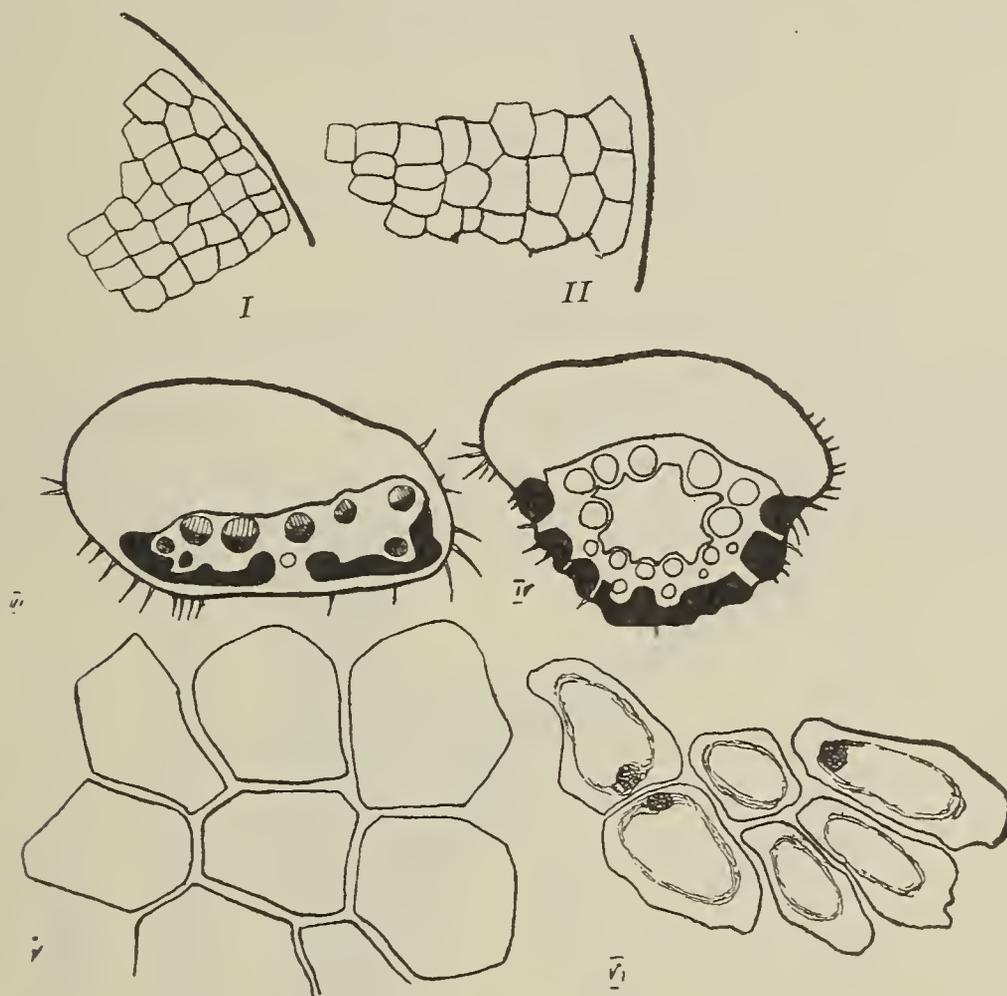


Fig. 112.

(Fig. I u. II gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6; Fig. III u. IV gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6; Fig. V u. VI gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Quer- als auch in der Längsrichtung höchst regelmäßig gelagerten Zellen (Fig. 112, I).

An der Hauptachse sind etwas weniger solcher Zellreihen vorhanden, ungefähr 9—10 (Fig. 112, II). Die Regelmäßigkeit der Lagerung wird teilweise auch im Bewegungspolster ziemlich deutlich beibehalten (Fig. 112, II), und überhaupt muß man sagen, daß das Verhältnis der Zellen zueinander in den verschiedenen Entwicklungsmomenten des Entfaltungorganes bei *Holcus mollis* ein viel weniger veränderliches ist, als es bei anderen Vertretern der Gramineen der Fall ist. Weder die Quer- noch die Längsschnitte geben uns irgend welche Hinweise auf das Vorhandensein von Interzellularräumen. Während der ganzen Existenzperiode des Polsters besteht dasselbe aus einem dichten Parenchymgewebe

(Fig. 112, VI), dessen Zellen mit dünnen Membranen umgeben und mit einem plasmatischen Primordialschlauch versehen sind, welcher letzterer einen mäßig großen Zellkern und eine geringe Anzahl von Chlorophyllkörnern enthält. Das Millonsche Reaktiv läßt diese Zellteile sehr schnell und scharf hervortreten (Fig. 112, VI).

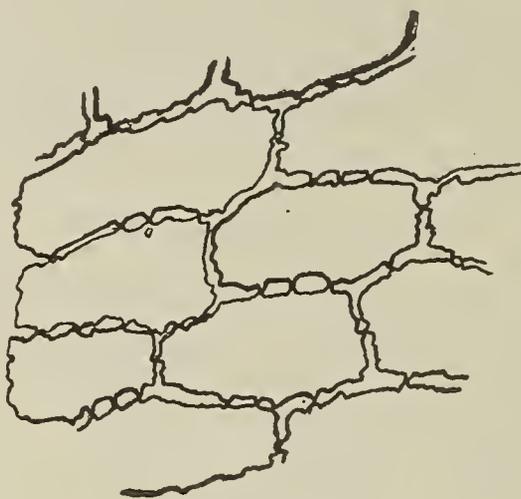


Fig. 113.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Das Polster ist mit einer auch hier spaltöffnungslosen und unbehaarten Epidermis umgeben, welche aus länglichen, flachen Zellen mit ziemlich dünnen, Wandungen besteht (Fig. 113).

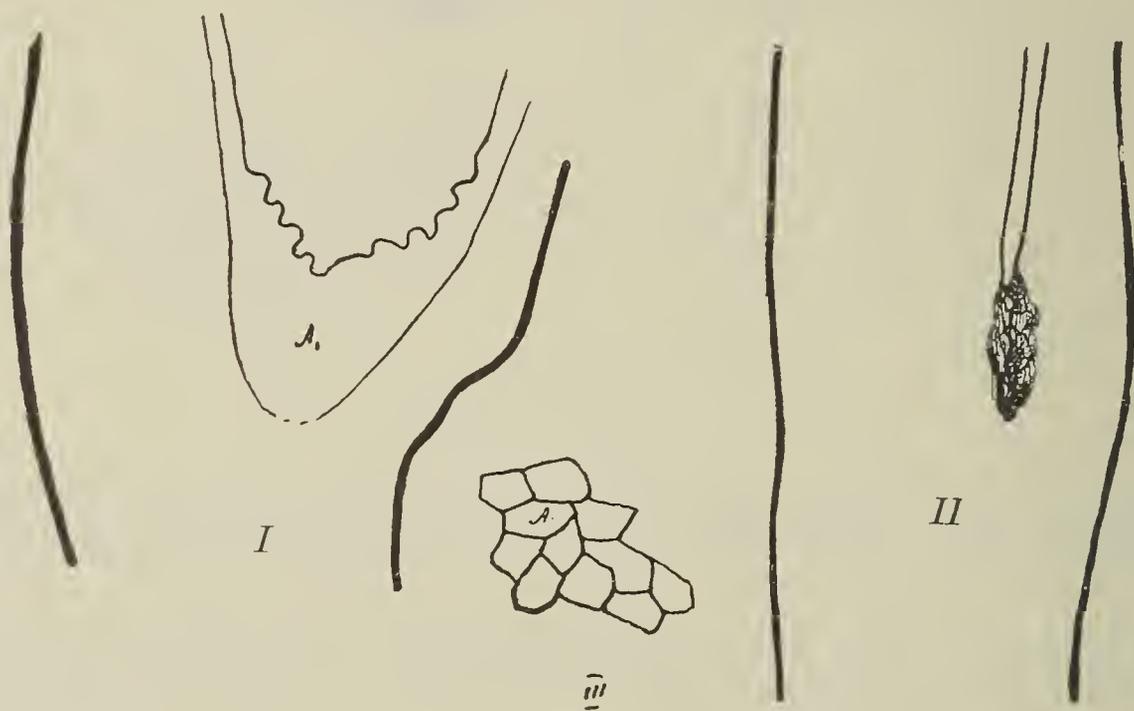


Fig. 114.

(Fig. I u. II gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.
Fig. III gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Das Bewegungsparenchym ist überall gleichartig und stützt sich auf eine Platte von sclerenchymatischem Gewebe, das die Gefäßbündel einschließt, welche mit Ausnahme vielleicht nur der seitlichen, mit ihren Leptomteilen dem Polster zugekehrt sind.

Unter dem Sclerenchym lagert in zwei Reihen ein dickwandiges, chlorophyllführendes Parenchym (Fig. 112, III), welches von

der Epidermis durch eine oder zwei Reihen verholzter Zellen getrennt wird. Sowie die Blütenperiode beendet ist, mitunter sogar noch während derselben, beginnen die Polster zusammenzufallen und die Achse bewegt sich zurück. Der Absterbeprozess der Polstergewebe vollzieht sich jedoch nicht in der ganzen Ausdehnung derselben gleichmäßig, er beginnt am Rande des Organes, welches an diesen Stellen runzlig wird und sich in eine strukturlose, dichte Masse verwandelt. Weiter unten an der Basis der Gelenke bleibt ihr Gewebe noch lange lebendig (Fig. 114, I, ⁴ und III), und eben dieser Umstand gestattet nicht das völlige Zusammenschließen der Äste, welche erst nach dem definitiven Absterben auch dieses Inselfens sich wieder eng aneinander legen, wie es zu Anfang ihrer Entwicklung der Fall war (Fig. 114, II).

* * *

VIII. Gruppe: Maydeae.

Zea Mays L.

Nur in Gestalt dieses einen Vertreters wurde die Gruppe *Maydeae* in den Kreis meiner Betrachtungen mit aufgenommen,

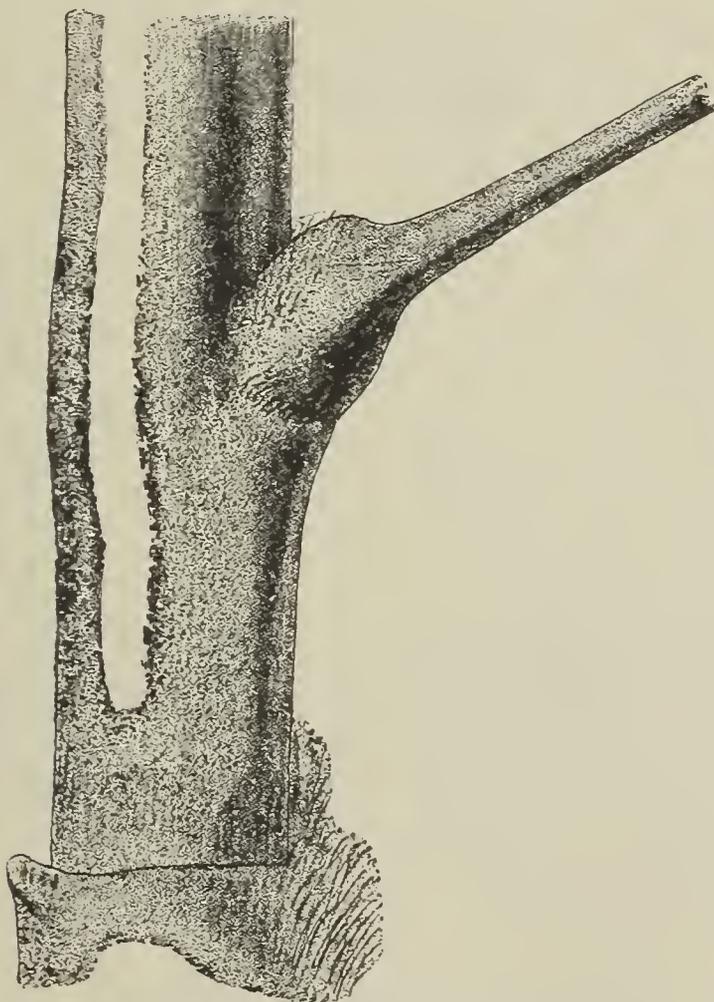


Fig. 115. Dreifache Naturgröße.

weil weder im Botanischen Garten, noch im Herbarium des Botanischen Kabinetts ¹⁾ ein anderer Vertreter derselben vorhanden war.

Die Basen der mächtigen Äste des männlichen Blütenstandes von *Zea Mays* sind mit äußerlich sehr schön hervortretenden Pol-

¹⁾ Der Warschauer Universität.

stern ausgestattet (Fig. 115)¹⁾, die aus Geweben von collenchymatischem Charakter bestehen, deren Zellen eine ziemlich dicke, getüpfelte, celluloseartige Membran (Fig. 116, *A*; Längsschnitt) und

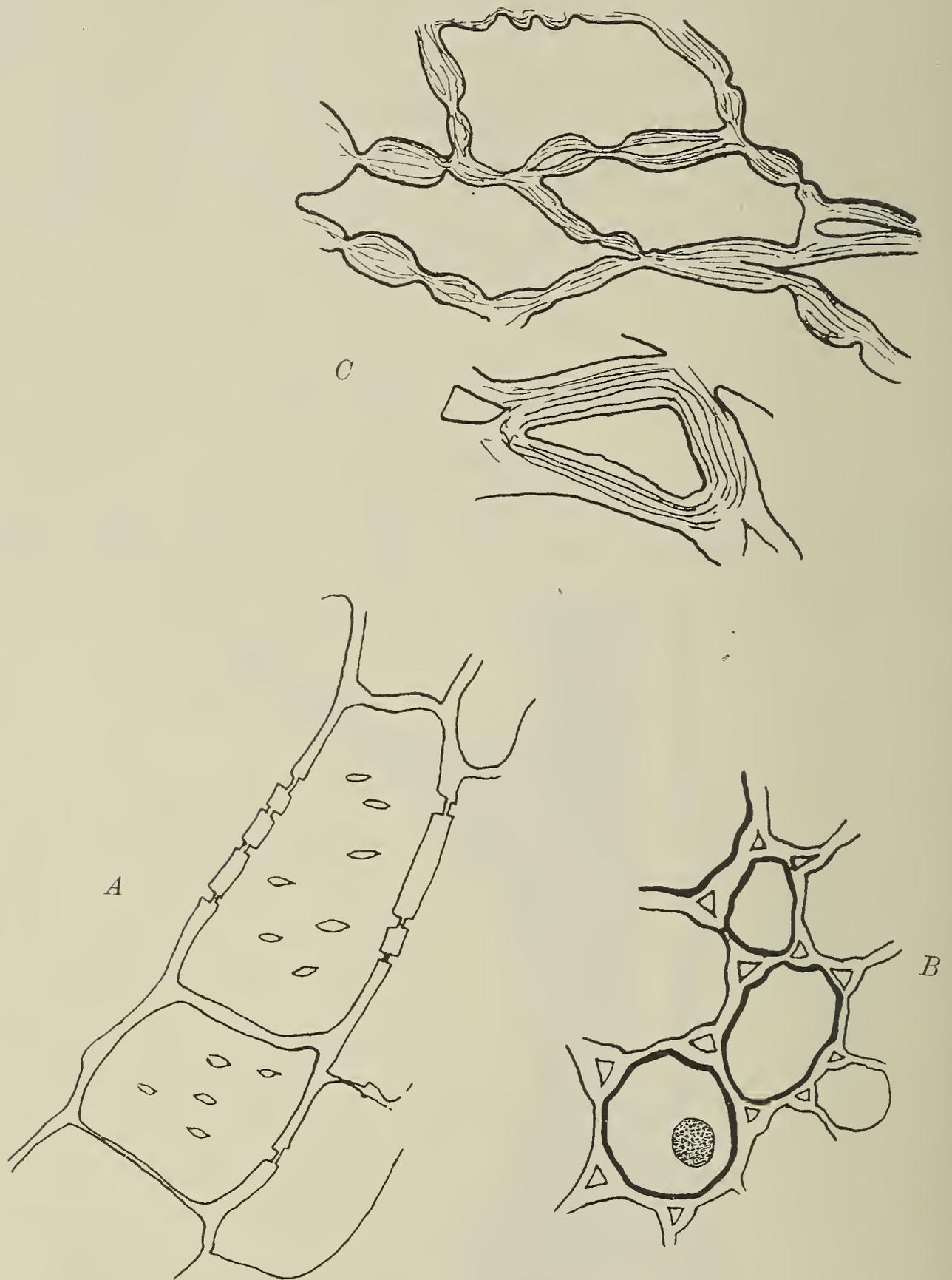


Fig. 116.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

eine große Anzahl feiner Interzellularräume in den Gelenkwinkeln (Fig. 116, *B*; Querschnitt) besitzen. Unter der Einwirkung von

¹⁾ Auch diese Abbildung verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Goebel.

Alkohol mit Salzsäure quellen diese Membrane stark auf, wobei sie eine ausgezeichnete Schichtung erkennen lassen; die Stelle aber, wo die Mittellamelle lag, klappt weit auseinander infolge der Auflösung derselben (Fig. 116, C).

Der Zellinhalt stellt ein durchsichtiges, hyalines, nur stellenweise körniges Plasma dar, mit großem, gewöhnlich in der Mitte der Zelle lagernden Zellkerne und einer geringen Menge von schwach gefärbten, um den Zellkern herum eingestreuten Chloroplasten.

Die Untersuchung des Charakters der Membrane ergab, daß sie gar keine Aufquellungs-fähigkeit besitzen, denn in Alkohol fixierte und in Wasser überführte Zellen veränderten ihre Form und Größe nicht im geringsten.

Genau dasselbe Verhalten finden wir, wenn Längsschnitte der beiden Nachbarachsen in derselben Weise geprüft werden. Auch

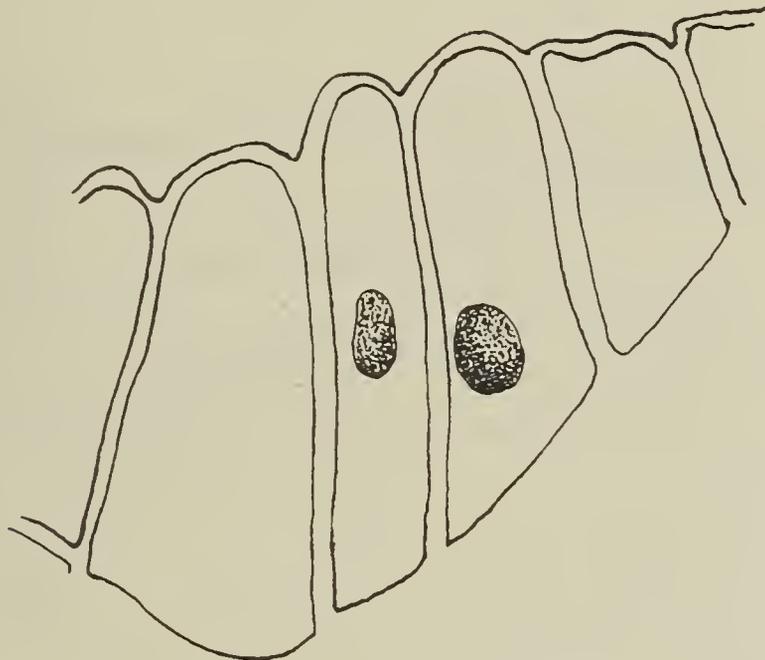


Fig. 117.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.

in diesem Falle blieben Umfang und Konturen der Polster dieselben. Daraus folgt, daß die Entfaltungsfähigkeit der Polster bildenden Gewebe auf der allmählichen Zunahme des Turgors¹⁾ beruht, welcher von Zellenwachstum begleitet wird, denn sogar eine zehnpromzentige KNO_3 -Lösung, welche eine starke Plasmolyse des Zellinhaltes hervorruft, ist nicht imstande, irgend eine Lageveränderung der Äste zu bewirken.

Die Entfaltungspolster befinden sich auch an den Seitenverzweigungen zweiter Ordnung, dagegen zeigen aber die folgenden Verästelungen, an denen die Ährchen sitzen, schon nichts derartiges mehr. An den Abzweigungspunkten der Ährchenstiele ist höchstens eine ungewöhnlich hoch entwickelte Epidermis wahrzunehmen, die hier und da mit Härchen besetzt ist (Fig. 117).

¹⁾ Reaktionen auf Nitrite und Nitrate, ebenso wie auf Zucker, ergaben jedoch bei *Zea* ein negatives Resultat.

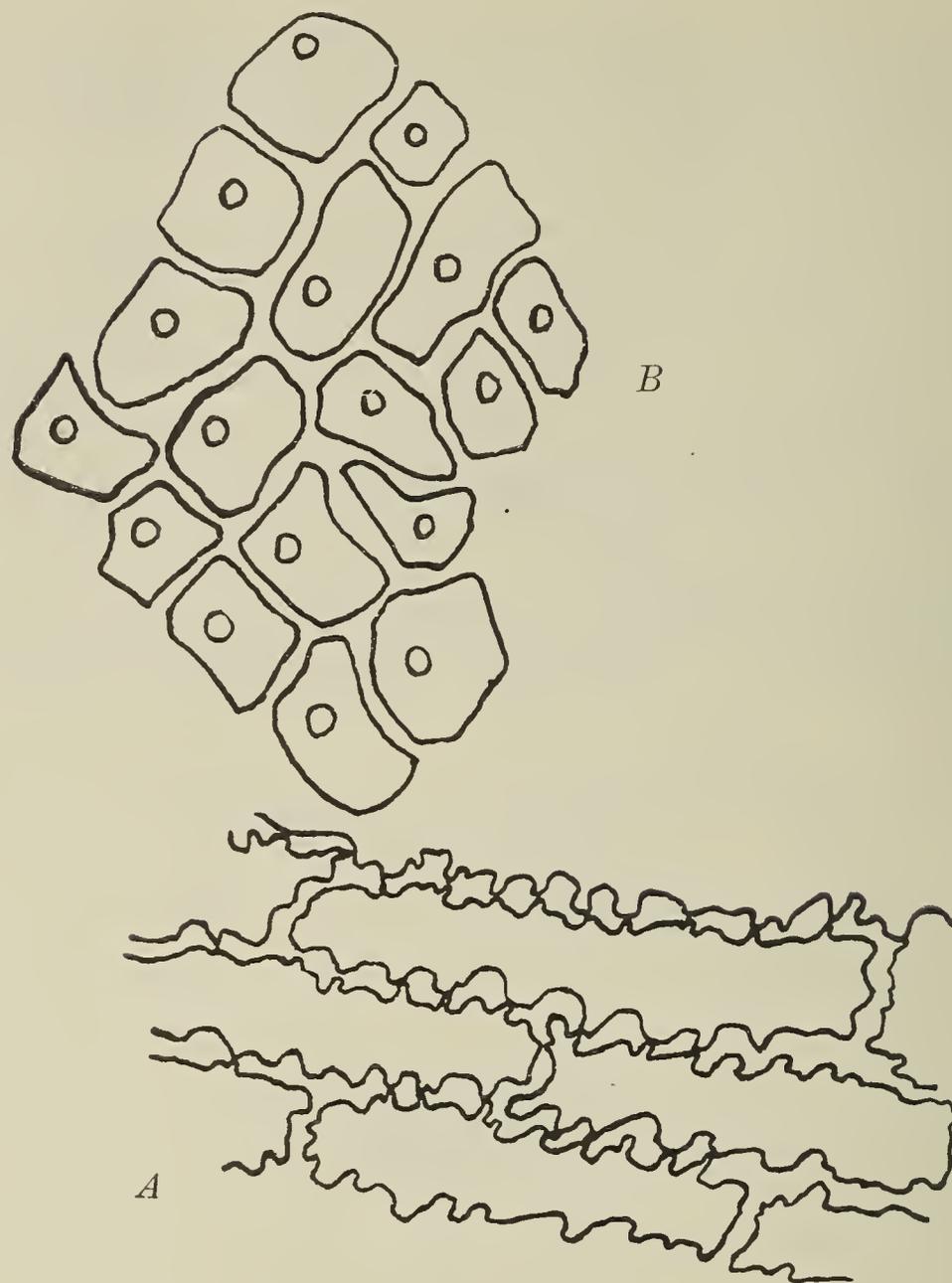
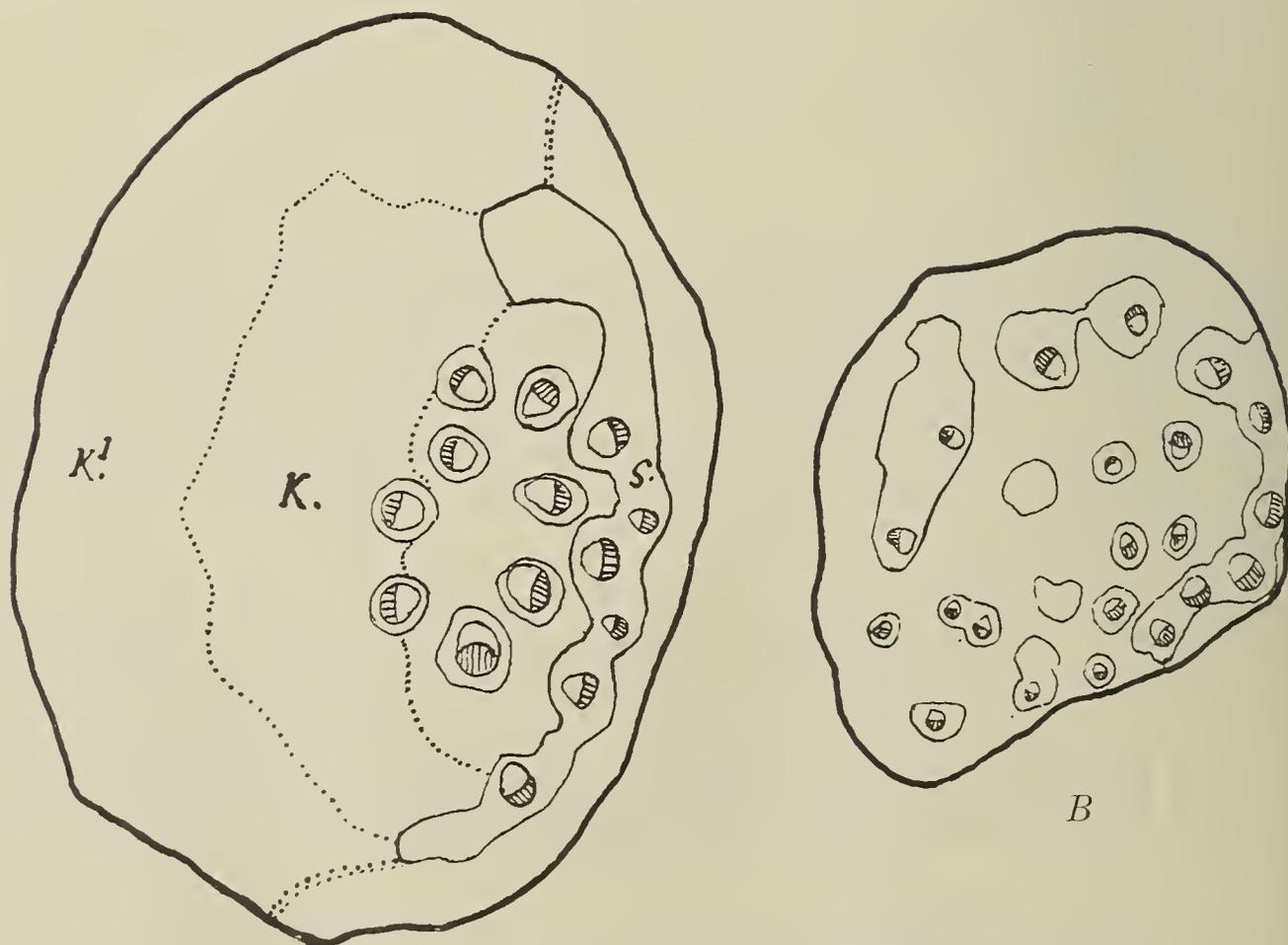


Fig. 118. (Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)



A Fig. 119. (Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

Die aus viel niedrigeren Zellen aufgebaute Epidermis des Polsters erinnert stark an diejenige von *Zizania aquatica* (Fig. 118, B zeigt den Charakter der Epidermis oberhalb des Polsters).

Das Collenchym, welches, wie gesagt, in den äußeren Schichten aus großen Zellen mit vielen Intercellularräumen besteht, verändert im Innern des Polsters seinen Charakter insofern, als die Elemente desselben bedeutend kleiner werden und die Interzellularräume gänzlich verschwinden.

Unter demselben sind im Marke des Stengels die Gefäßbündel mit ihren Scheiden fast kreisförmig eng gelagert (Fig. 119), darunter erstreckt sich das sclerenchymatische Band, welches eine äußere Reihe von Leitbündeln einschließt (Fig. 119).

Noch tiefer, zwischen der Epidermis und dem Sclerenchym, liegen in einer oder zwei Reihen die sclerotischen Zellen mit verholzten Membranen.

* * *

IX. Gruppe: Andropogoneae.

Eulalia japonica Trin.¹⁾

Dieses hochhalmige tropische und subtropische Gras, welches mit breiten dekorativen quergestreiften Blättern geschmückt ist, besitzt ausgebreitete, rispenförmige Blütenstände.

An den Basen der Seitenachsen treten rötliche Polsterchen hervor, deren Umfang im Vergleich zur Länge der Achse, welche sie zu spreizen haben, in keinem proportionalen Verhältnisse steht. Diese Polster sind so empfindlich, daß die in einer ziemlich großen Entfernung vom Blütenstande abgeschnittenen und unter eine Glasglocke bei Zimmertemperatur ins Wasser gestellten Stiele schon am Abend desselben Tages ihre Äste zusammenschlossen.

Wie Figur 120, I zeigt, ist der Umriß des Polsters zu dieser Zeit im Längsschnitte unregelmäßig gewellt; die Zellen der äußeren und inneren Schichten seines Gewebes sind so eng aneinandergelagert, daß deren Konturen unter dem Mikroskope gar nicht unterschieden werden können. Nur in den zentralen Teilen des Organes behielten seine Elemente ihre Gestalt mehr oder weniger soweit bei, daß man über Lagerung und Charakter derselben urteilen konnte. An diesen Stellen sind sie in beinahe regelmäßigen Längsreihen gelagert (Fig. 120, II). Ihre Wände sind dünn und celluloseartig, wovon die ungewöhnlich rapide Färbung derselben durch ChI ZnJ zeugt, welche besonders energisch an denjenigen Stellen auftritt, wo die eng aneinander gehäuften Zellen eine konturlose kompakte Masse bilden.

Im Querschnitte solcher runzeliger Polster (Fig. 121, I) bemerkt man zu beiden Seiten derselben große Höhlungen, die durch Zerreißen der Bewegungsgewebe entstanden sind. Auf diese Weise

¹⁾ Lebendes Material verdanke ich dem Warschauer Botanischen Garten.

bildet sich durch Kontraktion gewisser Partien derselben einerseits eine strukturlose kompakte Masse in der Nähe des Sclerenchym,

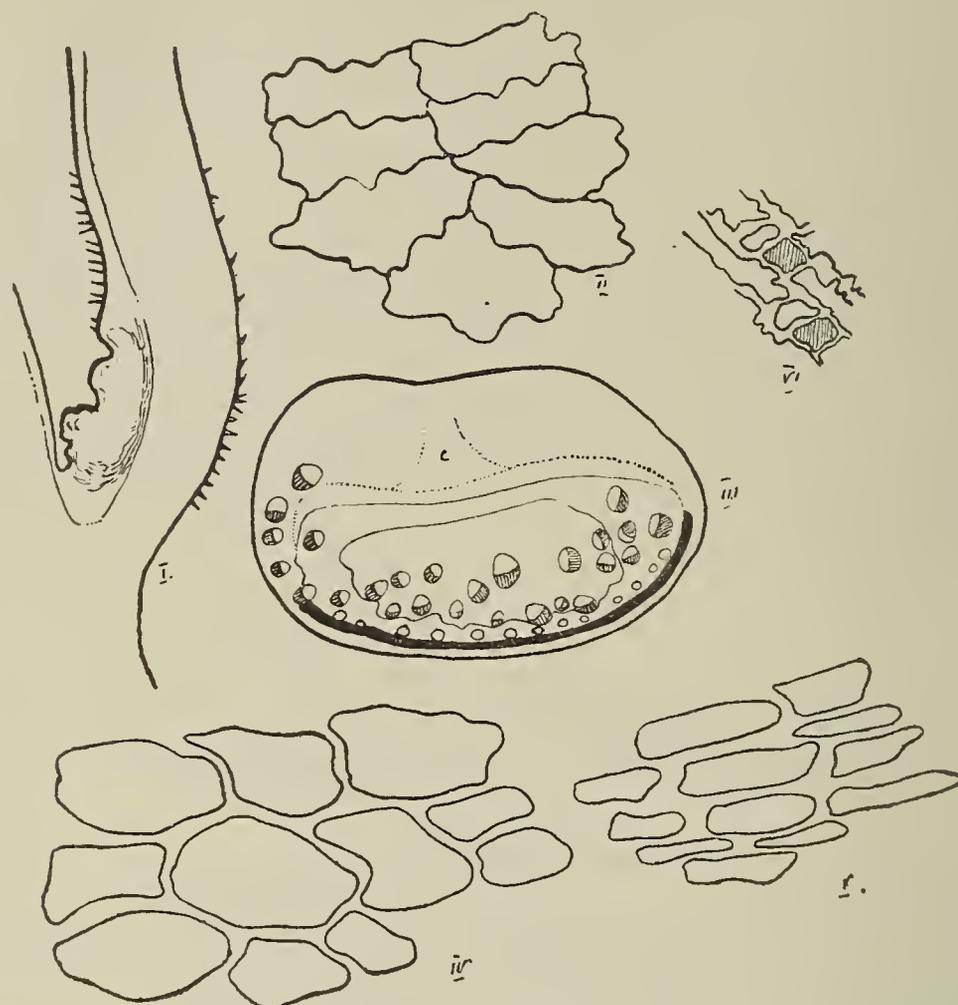


Fig. 120.

(Fig. I u. III gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.
Fig. II, IV, V u. VI gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

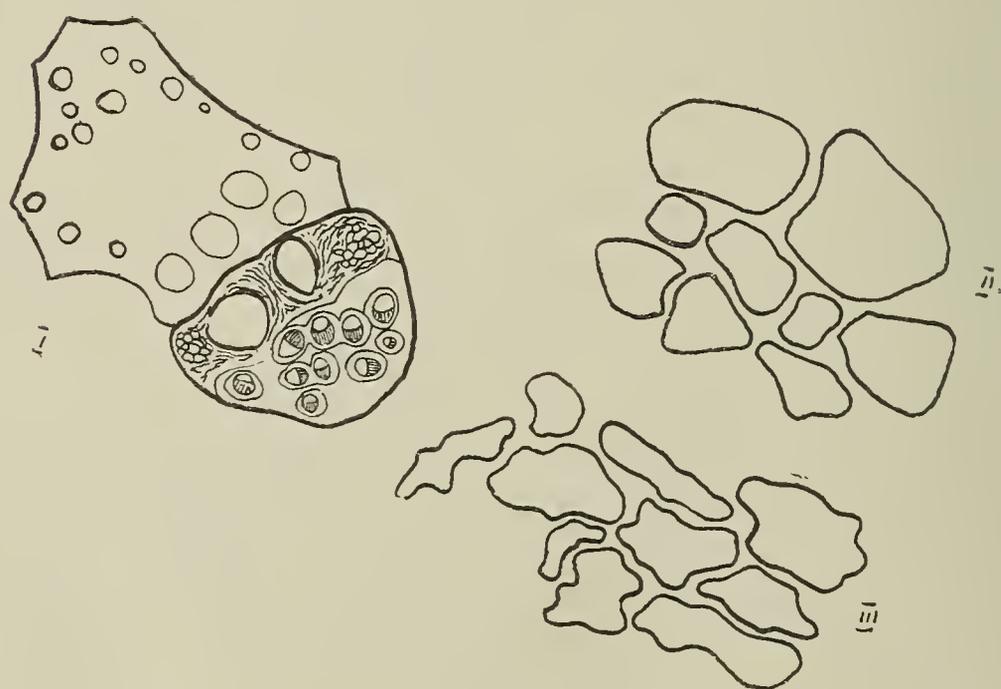


Fig. 121.

(Fig. I gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.
Fig. II u. III mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

andererseits an der Oberfläche des Polsters. Außerdem erhält man zwischen beiden Höhlungen einen Strang von genau demselben

Charakter, wie die oben erwähnten Massen. An den weniger kompakten Stellen beobachtet man bei starker mikroskopischer Vergrößerung (Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6) stark gewellte, ziemlich dickwandige Zellmembranen (Fig. 121, *III*). In den nach außen hervortretenden, d. i. in den seitlichen Teilen des Polsters, behalten die Zellen regelmäßiger Umriss bei (Fig. 121, *I* u. *II*).

Es versteht sich von selbst, daß es in anbetracht des eben gesagten von großem Interesse war, den Unterschied kennen zu lernen im Bau der so leicht zerreißen Teile und denjenigen, welche infolge ihrer Kontraktion dadurch dichte Stränge oder Platten bilden. An den Querschnitten des lebenden, noch — wenn auch nicht in dem Maße, wie in der freien Natur — turgeszierenden Polsters (Fig. 120, *III*) sind die Zellen der Seitenpartien von großem Umfange (Fig. 120, *IV*) und erstrecken sich in mehr oder weniger regelmäßigen Reihen, sowohl in tangentialer, wie auch in radialer Richtung. Die Basis des Polsters wird von viel kleineren Elementen eingenommen, die von dicken, wie oben gesagt ist, zelluloseartigen Membranen umgeben sind. Sie erstrecken sich alle in der Radialrichtung der Achse (Fig. 120, *V*) und zeigen Anzeichen ihres collenchymatischen Charakters. Chlor-Zink-Jod, ebenso wie auch Floroglucin ruft in ihnen sofortige Kontraktion hervor, wodurch das Aussehen der ganzen Partie völlig verändert wird, indem sie dadurch den Charakter einer sozusagen kompakten Platte annehmen, was in den freien äußeren Teilen des Polsters, wo augenscheinlich das Wachstum die Gestalt der Zellen festigt, nicht beobachtet wird. Auf diese Weise weist uns die Vernichtung des Turgors durch Tötung des Zellinhaltes auf diejenigen Kräfte hin, welche den collenchymatischen Elementen das Aussehen verleihen, das sie im Leben besitzen. Das Polster des Schwellgewebes stützt sich auf den Sclerenchymring, welcher das zentrale Parenchym umgibt (Fig. 120, *III*). Dieser Ring verschmälert sich unter der Collenchymplatte bis auf das Minimum, so daß er z. B. unter dem Strange *C* auf zwei oder sogar auch auf nur eine einzige Zellreihe beschränkt ist. Der untere Teil des Ringes ist charakteristisch durch die symmetrisch gelagerte Reihe reiner Leptombündel, seine breiten Seiten aber werden durch große leptohadromische Bündel eingenommen, welche hauptsächlich sich in den unteren Teilen des Markes konzentrieren (Fig. 120, *III*).

Unterhalb des Sclerenchyms erstreckt sich eine zarte, chlorophyllführende kleine Schicht, in einer oder zwei Zellreihen, welche sich wiederum auf Sclerenchym stützt, das seinerseits unmittelbar an die spaltöffnungslose Epidermis angrenzt. Diese letztere ist bei *Eulalia japonica* oberhalb und unterhalb am Stengel mit ungewöhnlich langen, sich seidenartig anfühlenden einzelligen Härchen bedeckt, die auch auf dem Polster vorhanden sind, jedoch in verkleinerten Maßen. An der Hauptachse des Blütenstandes, welcher mit furchenähnlichen Rinnen versehen ist, die den ganz jungen oder schon ganz verblühten Achsen als Lager dienen, verändert sich der Charakter der Epidermis insofern, als die Vorsprünge mit einer mit Spaltöffnungen versehenen Oberhaut bedeckt sind, welche mit einer Menge von feinen, dickwandigen Härchen besetzt ist,

während die vertieften Rinnen weder Spaltöffnungen, noch Haare zeigen. Während normalerweise am Hauptstengel lange und kurze Elemente der Epidermis miteinander abwechseln, lagert hier, in den Rinnen, neben jeder kurzen Zelle ein kleines Zellchen mit hellem Inhalte, das mit dünnwandigen Membranen umgeben ist (Fig. 120, VI; schraffierter Teil).

* * *

X. Gruppe: Bambuseae.

Aus dieser Gruppe stand mir Gewächshausmaterial zur Verfügung, nämlich *Bambusa Simoni* Carr. und *B. agrestis* Hort. Aber weder bei diesem noch bei jenem Vertreter dieser Gruppe konnte ich spezielle Organe, oder auch nur Schwellgewebe, konstatieren.

Vollständig ununtersucht blieben also, wie aus vorstehender Skizze ersichtlich ist, nur die Gruppen *Zoysieae* und *Tristegineae*, von denen ich aber keine Vertreter weder in den mir zur Verfügung stehenden Herbarien in Warschau, noch in den lebenden Sammlungen der Münchener und Warschauer Botanischen Gärten vorfinden konnte.

III. Abteilung.

Die Abhängigkeit des Baues der Gelenkteile der Seitenäste des Blütenstandes der Gräser von der Spreizungsfähigkeit.

Durch die Arbeiten Schwendeners, seiner Nachfolger und Schüler sind schon längst diejenigen mechanischen Bauprinzipien genau festgestellt worden, welche maßgebend sind für die Lagerung der Stereoelemente innerhalb der verschiedenen Organe der Pflanzen.¹⁾

Es ist eine bekannte Tatsache, daß z. B. zur Erreichung der sogenannten Biegungsfestigkeit irgend eines cylindrischen Organes unter gleichzeitiger möglichst großer Ersparnis von Baumaterial mehrere Kombinationen existieren, die zuerst von Schwendener mit besonderer Ausführlichkeit in seiner ausgezeichneten Abhandlung „Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen“²⁾ behandelt wurde. Diese biegungsfeste Konstruktion äußert sich im allgemeinen, nach den bisherigen Ergebnissen, in der peripherischen

¹⁾ Ich halte es für überflüssig, Literatur-Angaben zu zitieren, in anbetracht der ausführlichen Behandlung des Gegenstandes in dem Dr. G. Haberlandtschen, Prof. Schwendener gewidmeten Werke: „Physiologische Pflanzenanatomie“.

²⁾ Leipzig 1874.

Lagerung einerseits der Gefäßbündel mit ihren Scheiden, andererseits der speziellen Unterstützungsringe des mechanischen Gewebes.

Dieses Prinzip pflegt jedoch in denjenigen Fällen, in welchen es sich um Gelenke handelt, in welchen nach den Worten von Moebius¹⁾ „nachträgliche Ausdehnungen und Krümmungen stattfinden sollen“, bei Seite geworfen zu werden und muß den Forderungen der Biegungsfähigkeit Platz machen.

Eben deshalb beobachtet man in den Bewegungsgelenken eine Verringerung der mechanischen Elemente und speziell der sogenannten Bastfasern, und an deren Stelle eine außergewöhnlich starke Entwicklung der Grundelemente in der Form der Rinde, denn gerade diese ist der Bildner der Polster oder Gelenke.

Außerdem tritt, den Bemerkungen von Moebius folgend, das in denselben vorhandene mechanische Gewebe nicht in Gestalt von Bastfasern auf, sondern in Form von Collenchym, und die Gefäßbündel gruppieren sich derartig, daß sie der Biegungsfähigkeit des Organes möglichst wenig hinderlich sind.

Von den genannten Prinzipien ausgehend, stellte Moebius auf Grund seiner eigenen Beobachtungen und der Arbeit von Paul Preuß²⁾, die ich leider nicht zur Hand bekommen konnte, für die Dikotyledonen mehrere Kategorien von Gelenken auf.

So unterscheidet er: Gelenkpolster mit zentraler Lagerung der Gefäßbündel, wie wir sie z. B. bei *Robinia Pseud-Acacia* L., *Robinia viscosa* Vent., *Amicia Zygomeris* DC., ferner bei der so detailliert untersuchten *Mimosa pudica* L. und bei *Phaseolus* vorfinden.³⁾

In allen von Moebius untersuchten Fällen dieses Typus ist der Biegungsfähigkeit im Verein mit der Zugfestigkeit auf die zentrale Lagerung und eine Ersetzung des Sclerenchyms durch Collenchym begründet.⁴⁾ Das die Bündel umgebende Grundgewebe jedoch (d. h. das Mark, die Markstrahlen und die innere Rinde) besteht aus dickwandigen, stark getüpfelten Elementen.

Zu der zweiten Gruppe gehören diejenigen Vertreter mit Gelenkpolstern mit vielen peripherisch gelagerten einzelnen Gefäßbündeln. Hierher gehören folgende vom Autor untersuchte Arten: *Koelreuteria paniculata* Lam., *Clerodendron Bungei* Steud., *Juglans nigra* L. und andere, mit weniger deutlichen Polstern an den Gliedern.

In die dritte Kategorie schließlich stellt Moebius diejenigen Pflanzen, bei welchen die Gelenkpolster mit peripherisch und zentral gelagerten Gefäßbündeln versehen sind. Hierzu gehört z. B. *Ailanthus glandulosa* Desf.

¹⁾ Moebius, M., Über Bewegungsorgane an Blattstielen. (Botan. Untersuchungen. Berlin 1899.)

²⁾ Preuß, Paul, Die Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau und der physiologischen Funktion der Blattstiele und Gelenkpolster. Inaugural-Dissertation. Berlin 1885.

³⁾ Schwendener, S., Die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*. (Sitzber. d. K. Pr. Akad. d. Wiss. Berlin. 1897.) — Derselbe, Die Gelenkpolster von *Phaseolus* und *Oxalis*. (Ebenda. 1898.)

⁴⁾ l. c. p. 48.

Zu der zweiten der erwähnten Gruppen müssen auch, nach den Beobachtungen von Preuß und Moebius, die Polster der *Marattiaceae* (Filices) gerechnet werden, bei welchen „im Blattstiel die Gefäßbündel mehr in der Peripherie, im Gelenkpolster mehr im inneren Teile verlaufen“.¹⁾

Was die Monocotyledonen anbetrifft, so haben bei ihnen genauere Untersuchungen²⁾ ergeben, daß in allen bekannten Fällen die anatomischen Beziehungen völlig den verschiedenen mechanischen Anforderungen des Blattstieles und des Gelenkes entsprechen.

Im einfachsten Falle, bei *Lapageria rosea* R. und Pav., sind die eingestreuten Gefäßbündel im Innern des über dem Knoten liegenden Blattstielteiles in Form einer flachen Platte gelagert, welche an der Seite der Phloëmpartien von schwach sclerenchymatisch verdickten Faserzellen umgeben ist. Das Grundgewebe besteht gänzlich aus außergewöhnlich biegungsfähigem Collenchym, mit hier und da darin verstreuten sclerenchymatischen Elementen, welchen Moebius eine sehr wesentliche Bedeutung zuschreibt, indem er sagt, daß infolge der netzförmigen Lagerung derselben das Gewebe an sogenannter „Tragfähigkeit“ gewinnt.³⁾

Bei den Aroideen, so z. B. bei *Anthurium bellum* Schott., ist im Gelenkpolster überhaupt kein sclerenchymatischer Ring vorhanden, der im Blattstiel beobachtet wird, die Gefäßbündel aber sind ebenso wie in diesem letzteren, außerhalb des Organes gelagert; im oberen Gelenke sind die Gefäßbündel anstatt mit Sclerenchym Scheiden mit „schwachen Collenchymbelegen“ versehen. Im unteren bleiben an ihrer Stelle schwache Bastfaserbelege zurück.

Bei den von Dembski⁴⁾ vorzüglich gut untersuchten und später nochmals durch Moebius nachgeprüften *Marantaceae* sind die Polster biegungsfähig konstruiert, der Blattstiel aber biegungsfest. Die Prinzipien, die für die Lagerung der Gewebe im ersteren Falle maßgebend sind, äußern sich darin, daß die Mitte der Achse von einem schwammigen Parenchym eingenommen wird, um welches herum in einem engen Kreise die Gefäßbündel gelagert sind, die nach außen nicht durch einen, dem Blattstiele eigentümlichen Sclerenchymring geschützt sind. Außerdem beobachtet man, daß die Scheiden der Gefäßbündel, mit wenigen Ausnahmen,⁵⁾ nicht verholzen; daß nicht weit von der Epidermis eine besondere Art von langen prosenchymatischen Elementen, welche, wie Dembski nachgewiesen hat, eine höchst wichtige Rolle im Mechanismus der Spreizung spielen, und daß endlich die Zellen der eine große Menge von Spaltöffnungen besitzenden Epidermis ein ganz eigenartiges Aussehen und Lagerung annehmen.

Indem er den Bau der Blattgelenke der *Marantaceae* mit dem Bau desselben Organes bei andern Familien vergleicht, gelangt

¹⁾ Moebius, l. c. p. 53.

²⁾ Cf. die Arbeit von Preuß; ebenso Dalitsch, Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen. (Bot. Centrbl. 1886.)

³⁾ Cf. Moebius, p. 55.

⁴⁾ Dembski, B., O budowie i mechanizmie ruchow lisci u Marantowatych.

⁵⁾ *Calathea polytricha* u. *Sanderiana*.

Dembski zu dem Schlusse, daß die ganze Ähnlichkeit der Monokotyledonen mit den *Marantaceae* nur auf der Nichtverholzung der mechanischen Elemente¹⁾ bei den letzteren beruht, denn bei den Aroideen zum Beispiel bleiben die Gefäßbündel auf derselben Stelle, auf welcher sie sich im Blattstiel befanden, der Sclerenchymring verschwindet nicht und wird sogar nicht unterbrochen, sondern tritt nur seinen Platz dem Collenchym ab, welches auch die Scheiden der Lepto-Hadromwege darstellt.

Was die Dikotyledonen anbetrifft, so ergibt sich nach den Worten Dembskis, dem aber nur die Untersuchungen Healds²⁾ bekannt waren, daß die beträchtlichere Höhe der Epidermiszellen, die stärkere Behaarung der Polster, das gänzliche Fehlen von Intercellularräumen im Parenchym, welche die Gefäßbündel von der Epidermis trennen, die Verringerung des Umfanges dieses Parenchyms an der oberen im Vergleiche zur unteren Seite des Gelenkes, und endlich die im Innern des Organes stattfindende Annäherung (oder sogar direkte Verschmelzung) der Gefäßbündel, deren Scheiden nicht verholzen, daß alles dies allgemeine Charakterzüge sowohl der *Marantaceae*, als auch der von Heald untersuchten Familien³⁾ darstellt.

Das bedeutet aber nicht, daß zwischen diesen Pflanzen keinerlei Unterschiede vorhanden wären. So haben zum Beispiel die Healdschen Untersuchungen gezeigt, daß bei den *Papilionaceae*, *Oxalidaceae* und *Malvaceae* keine verlängerten Parenchymzellen vorhanden sind, wie sie so charakteristisch sind für die *Marantaceae*; die Epidermis der Vertreter der genannten Familien besitzt gar keine Spaltöffnungen, der Bastteil der Gefäßbündel ist im höchsten Grade reduziert (was bei den *Marantaceae* nicht der Fall ist), und das schwammige Parenchym im Zentrum des Organes fehlt gänzlich.

Ausgehend von diesen von den zitierten Forschern festgestellten Beobachtungsergebnissen über die Gelenke der Blattstiele, war es von besonderem Interesse zu erfahren, bis zu welchem Grade sie auf eine so eigenartige Pflanzengruppe anzupassen sind, wie die *Gramineae*, welche, wie wir bereits wissen, über Bewegungspolster an der Basis der Blütenäste verfügen.

Wenn wir uns die Vertreter der Gruppe der *Festucaceae* näher betrachten, so finden wir, daß bei einigen (*Festuca*, *Bromus arvensis*, *Grapphephorum*) die mechanischen verholzten Elemente keilförmig in das Bewegungsparenchym hineintreten; bei anderen (*Bromus secalinus*, *Poa*, *Brixa*) lagern sie in Gestalt einer Platte, auf welche sich das letztere mittelbar oder unmittelbar stützt; es kommen aber auch solche vor, bei welchen das sclerenchymatische und das Leitgewebe einen Ring bilden (*Dactylis*), und schließlich

¹⁾ Dembski, l. c. p. 160.

²⁾ Heald, Contributions to the comparation histol. of pulvini (nach dem Zitat von Dembski).

³⁾ *Papilionaceae*, *Geraniaceae*, *Oxalidaceae* und *Malvaceae*. (Dembski, p. 160.)

auch noch solche, bei denen die mechanischen Elemente zusammen mit den darin eingeschlossenen Gefäßbündeln vorgewölbt sind (*Phragmites*), indem sie sich auf die mächtige Collenchymschicht stützen, welche an der dem Polster gegenüberliegenden Seite gelagert ist (*Phragmites*).

Wenn die Blütenstiele der genannten Gräser im allgemeinen in größerem oder geringerem Grade den Anforderungen an biegungsfeste Organe entsprechen, so verlieren die mit Entfaltungspolstern versehenen Stellen infolge von Umgruppierungen der Gewebe, ihre höher an der Achse hinauf deutlich ausgedrückte radiale Struktur (*Festuca*, *Bromus*, *Brixa*, *Grappheporum*, *Dactylis* etc.)

Am schwächsten ist diese Umgruppierung bei *Dactylis* (Fig. 122), weil sie im gegebenen Falle nur in einer Verschiebung der zweiten Serie der Gefäßbündel aus dem Sclerenchym¹⁾ (Fig. 122, B; Internodialschnitt) in die Rinde (Fig. 122, A; Schnitt durch das Ge-

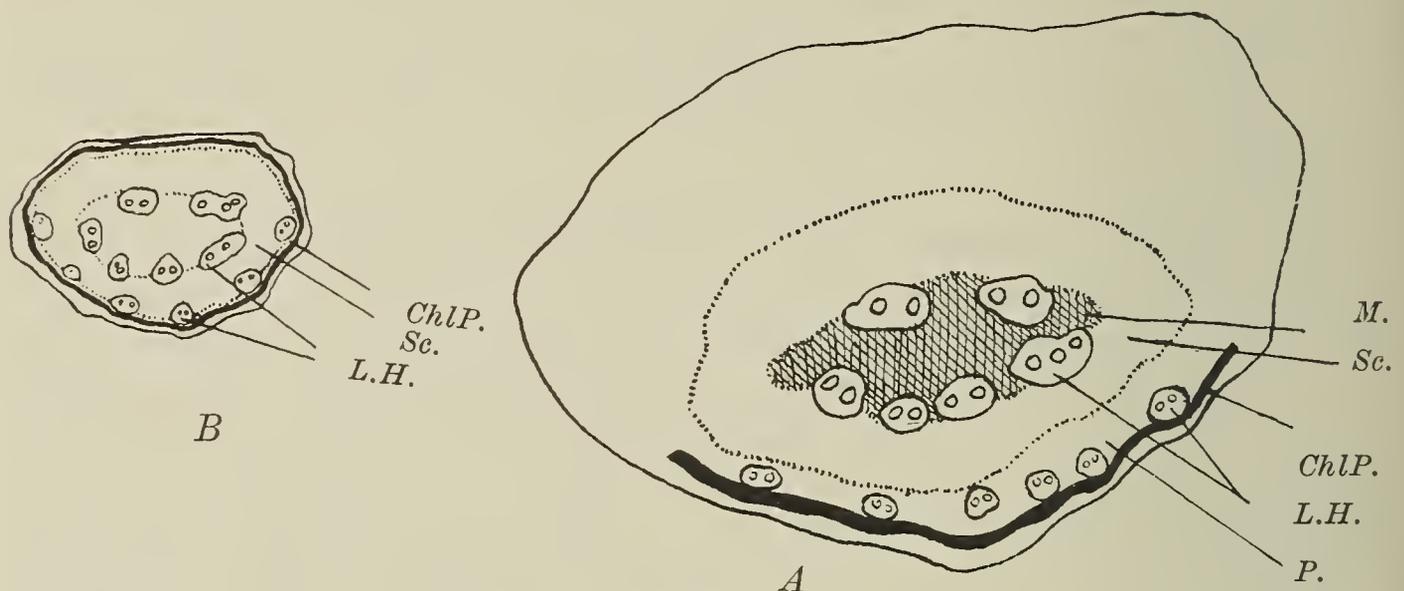


Fig. 122.

(Gez. mit Planar. Zeiß u. Obj. No. 6.)

lenkpolster) besteht. Im Internodium (Fig. 122, B) ist das zentrale Mark von einem intakten Ringe der Gefäßbündel umlagert, von welcher letzteren die allergrößten dem Innern des Blütenstandes zu gekehrt sind. Die Lagerung dieses Ringes ist eine solche, daß die Hadromteile der Bündel mit ihren mechanischen Scheiden sich in das Mark einkeilen, während die Leptomteile schon gänzlich in dem vollen, mächtigen, außerhalb derselben liegenden Sclerenchymringe (Fig. 122, B, *Sc*) eingebettet sind. An der Außenseite ist dieser Ring von einem dünnen Bande von chlorophyllführendem Parenchym umgeben (Fig. 122, B, *ChlP*), welches entweder unmittelbar an die Epidermis anstößt, oder aber von derselben durch

¹⁾ Unter Sclerenchym verstehe ich im gegebenen Falle Gewebe, welches aus Zellen besteht mit sehr dicken, schwach verholzten Membranen, die einen protoplasmatischen Inhalt einschließen, d. h. ein solches Gewebe, welches nach De Bary als „sclerotisches“ bestimmt werden müßte. Vergl.: Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane von De Bary, p. 127. Zur Zeit der Samenreife verholzen die Membrane definitiv, und der Zellinhalt verschwindet. Das Gewebe nimmt also den Charakter echten Sclerenchyms an.

eine, meistens aber zwei, fast chlorophyllfreie Reihen von Parenchymzellen abgegrenzt wird.

Im Gelenke (Fig. 122, A) steigen die äußeren Gefäßbündel, wie gesagt, tiefer herunter (Fig. 122, A) auf den ventralen Teil des Astes, der intakte Ring von chlorophyllführenden Parenchym aber wird unterbrochen (Fig. 122, B ^{ChlP}), denn der obere Teil desselben bildet sich zu Bewegungsgewebe um.

Eine ähnliche Lagerung der Gefäßbündelelemente wird auch bei *Glyceria aquatica* Sm. beobachtet, welche massenweise unsere

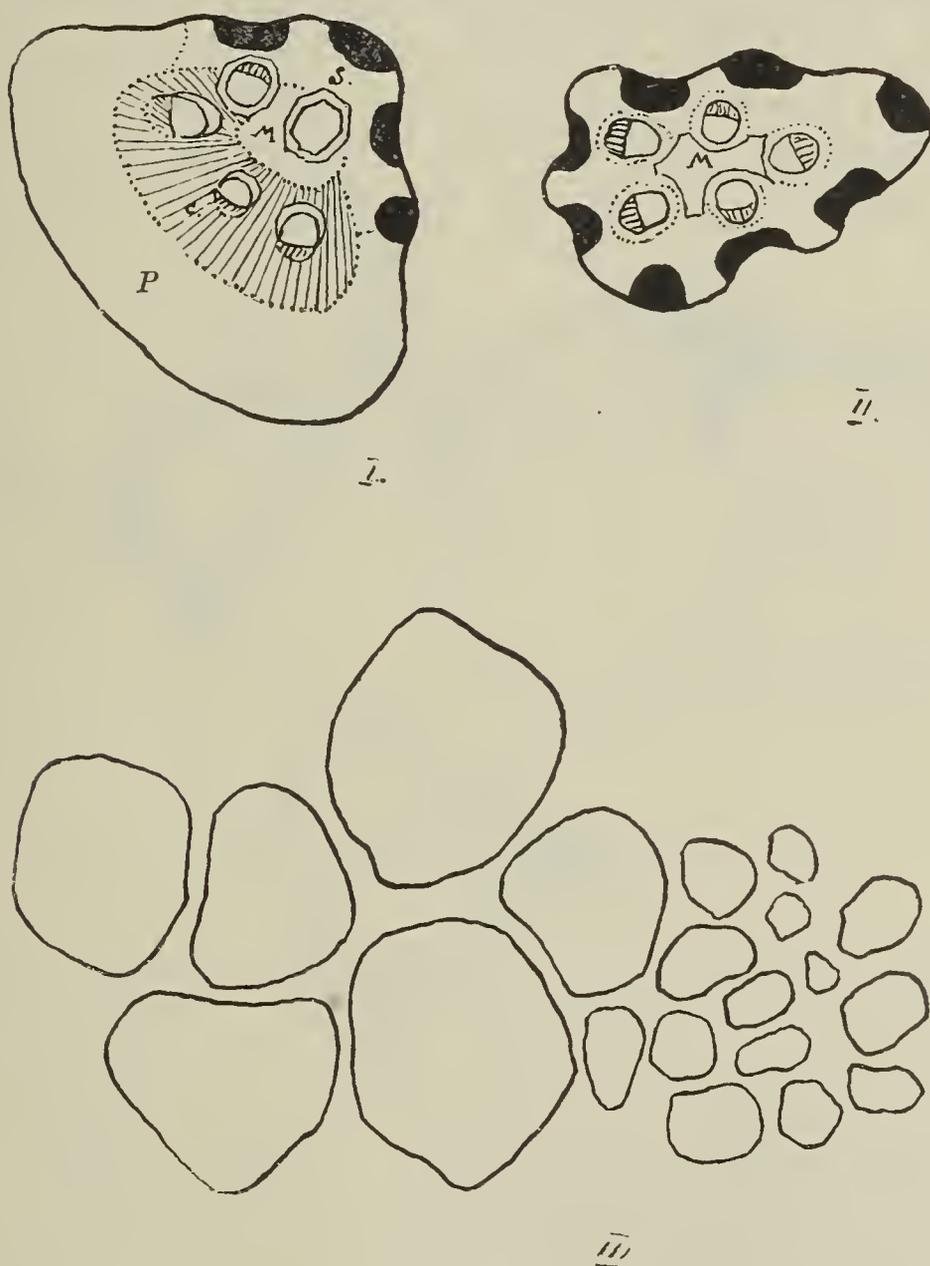


Fig. 123.

(Fig. I u. II gez. m. Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.
Fig. III gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

stehenden Gewässer bewohnt. Die ausgebreitete Rispe¹⁾ dieses Grases besitzt Polster, welche aus großen, dickwandigen Zellen aufgebaut sind (Fig. 123, I), unter denen in den zentralen Teilen des Organes eine dicke Schicht von feinzelligem, dickwandigem Collenchym lagert (Fig. 123, III), das allmählich an den Seiten des Gelenkes in typisches Sclerenchym übergeht (Fig. 123, I, s). Dasselbe grenzt in Form eines cannellierten Halbringes an die

¹⁾ Hackel, *Gramineae*. l. c. p. 74.

Epidermis oder an die chlorophyllführenden Partien des schwammigen Parenchyms (Fig. 123, *I*). Das Zentrum nimmt ein kaum merkbar, und auch dann nur stellenweise, verholztes Mark ein (Fig. 123, *I^M*). Im Internodium ist die Sache einfacher. Das Zentrum desselben ist mit verholztem, getüpfeltem Parenchym angefüllt, um das sich das Sclerenchym ringförmig erstreckt. In dieses letztere sind auch die Gefäßbündel eingebettet, außerhalb welcher chlorophyllführende, an die Epidermis anstoßende Inseln lagern.

Bei *Festuca rubra* (Fig. 124) unterscheidet sich der Gelenkteil der Achse (Fig. 124, *I*) von den höher liegenden Partien (Fig. 124, *II*) nur durch das Auftreten im Innern des geschlossenen Sclerenchym-Ringes — oder besser gesagt Sclerenchymprismas — von Elementen derselben Kategorie (Fig. 124, *I^S*), die aber an Umfang bedeutend größer und nicht so dickwandig sind.

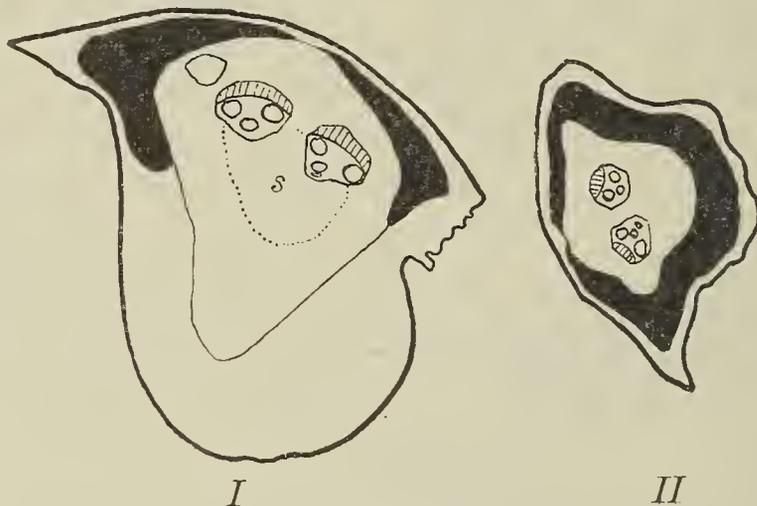


Fig. 124.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Dagegen ist bei *Festuca glauca* der Charakter des Baues eben dieser Teile bereits ein ganz anderer. Die Achse ist im Internodium fast radial konstruiert (Fig. 125, *I*); unter der Epidermis erstreckt sich eine chlorophyllführende Schicht, darunter lagert feinzelliges und sehr dickwandiges Sclerenchym, in dessen Mitte und in den Winkeln desselben die Gefäßbündel verteilt sind (Fig. 125, *I*).

Im Gelenkteile des Astes, d. h. an der Basis desselben, geht die chlorophyllführende Partie der Rinde in ein mächtiges, collenchymatisches Bewegungsparenchym über. (Fig. 125, *II*; die Abbildung stellt den Querschnitt zweier nebeneinander liegender Achsen dar.)

Das Sclerenchym bildet, wie vorher, einen geschlossenen Ring um das große, zentrale Gefäßbündel herum; die äußeren Bündel dislozieren sich von hier nach rückwärts. Dasjenige, welches unter dem Polster hätte verlaufen sollen, verschwindet aus dem Gesichtsfelde (Fig. 125, *II*; rechte oder linke Abbildung), während sich die beiden andern vereinigen (Fig. 125, *II*) und sich über der Platte des chlorophyllführenden Parenchyms lagern, welches in Form eines Bandes an der dem Gelenke gegenüberliegenden Seite erhalten blieb (Fig. 125, *II*). Ein ebensolches Verschwinden und

Zurücktreten der Leitungsbahnen tritt auch bei *Bromus arvensis* auf. (Fig. 126, A u. B).

Hier wird die Mitte des Stengels über dem Polster von dem fast zentralen, großen Gefäßbündel eingenommen, um welches herum ein kleinzelliges Sclerenchym gelagert ist (Fig. 126, B^s). Die chlorophyllführende Rinde bildet eine Art Hufeisen, das uns deutlich zeigt, daß sie tatsächlich weiter unten zur Bildung des Entfaltungspolsters verwendet wird (Fig. 126, A u. B). Die typischen Parenchymelemente dieses letzteren stützen sich nicht, wie dies bisher der Fall war, unmittelbar auf das dickwandige, feinzellige Sclerenchym, sondern umfassen das Polster durch ein eigentümliches

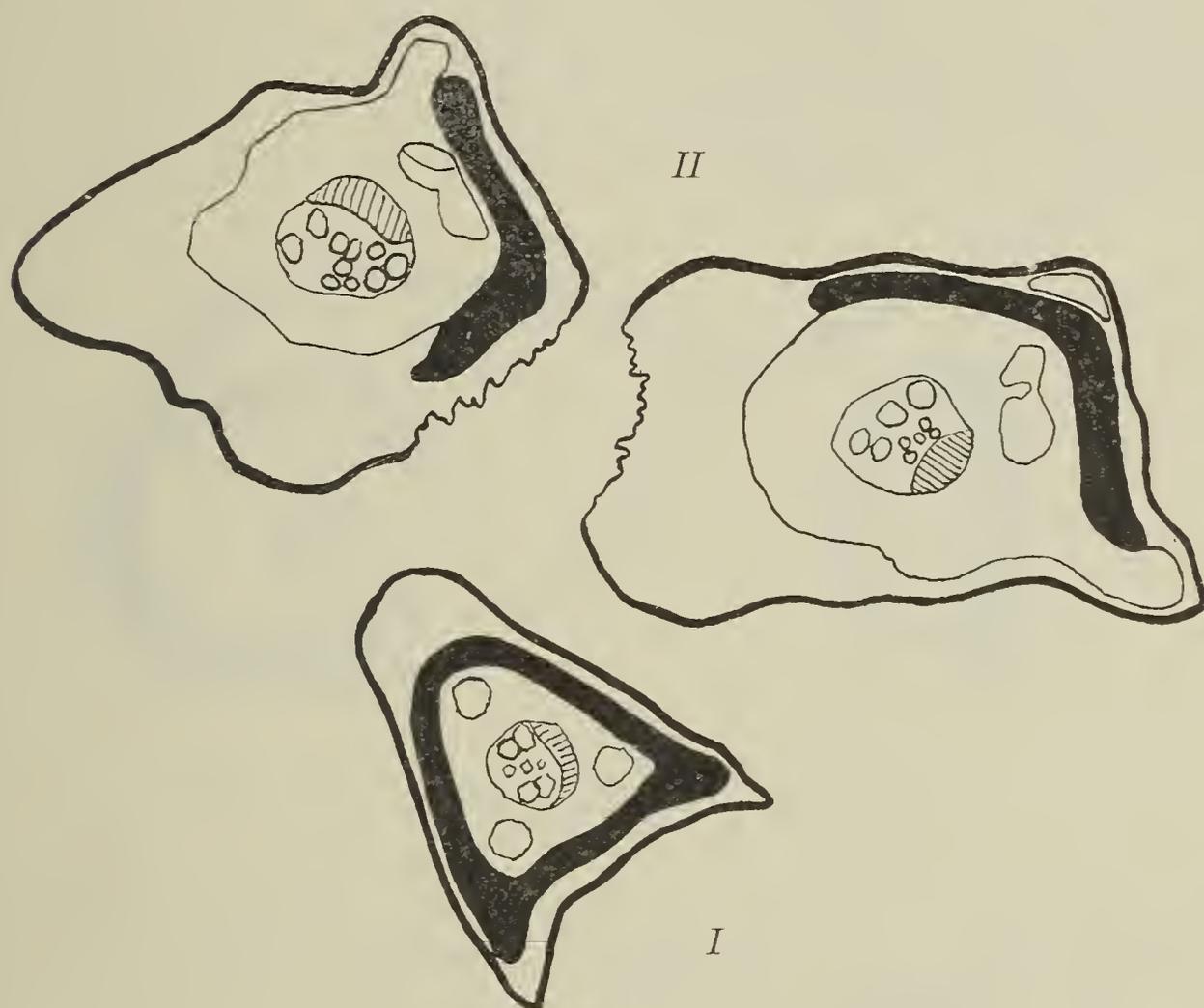


Fig. 125.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Sclerenchym (Fig. 126, S I), dessen Zellen bedeutend größer, als die tiefer liegenden und mit viel dünneren Membranen versehen sind.

Daß dieses Gewebe seiner Entstehung nach als eine Modifikation des Markparenchyms betrachtet werden muß, geht deutlich aus einer vergleichenden Zusammenstellung der Figuren 126, 127 und 36 hervor, von denen die letztere uns einen Begriff gibt von den Verhältnissen wie sie bei *Bromus secalinus* vorkommen.

Hier wird im Internodium das Zentrum des Organes von einem dickwandigen, von Interzellularräumen durchschnittenen Parenchym eingenommen (Fig. 127, A), in welches von der ventralen Seite her zwei große Gefäßbündel tief eindringen. Um den Zentralteil herum erstreckt sich der Sclerenchymring, welcher an den Seiten des Querschnittes unmittelbar an die Epidermis anstößt.

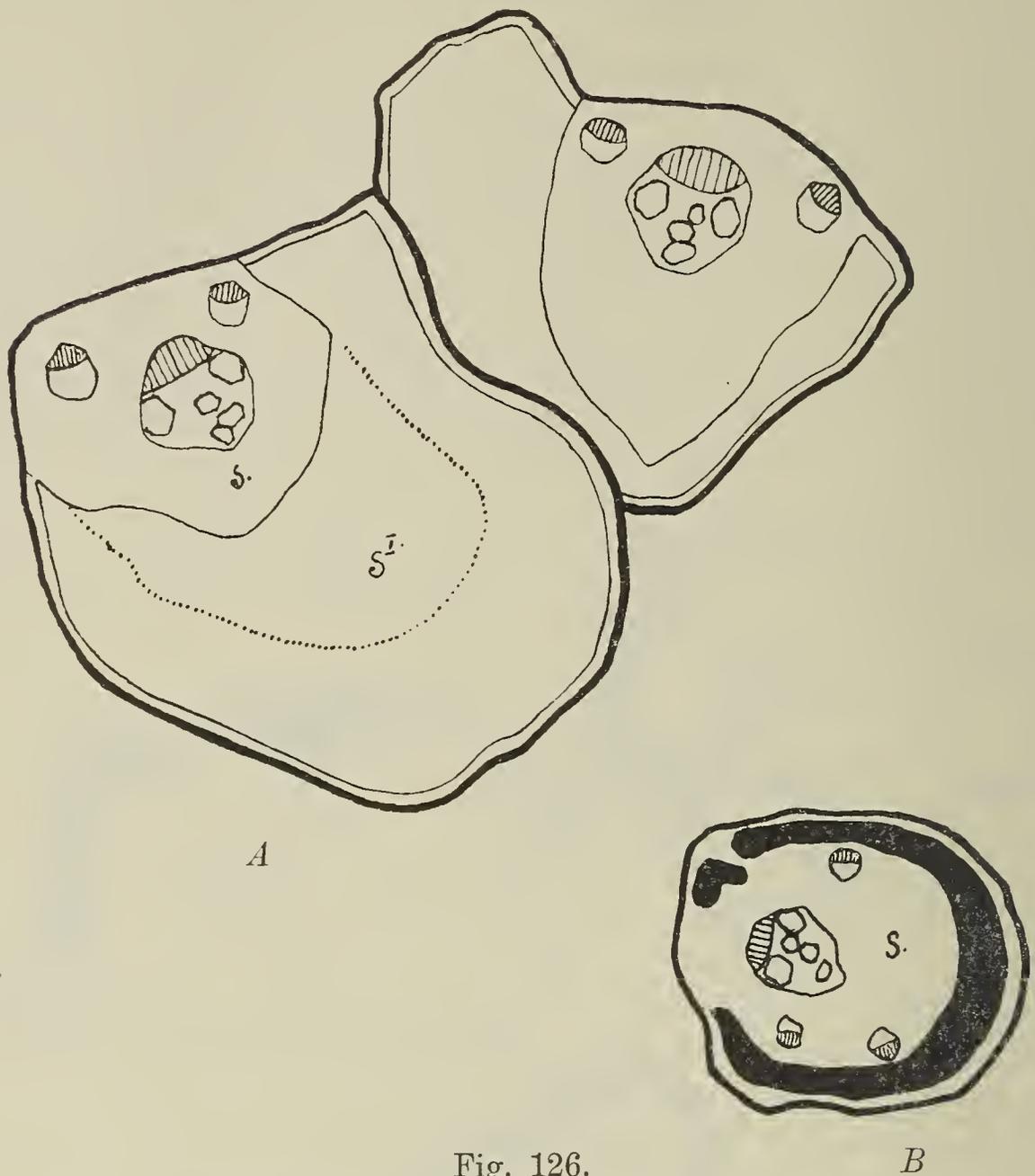


Fig. 126.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

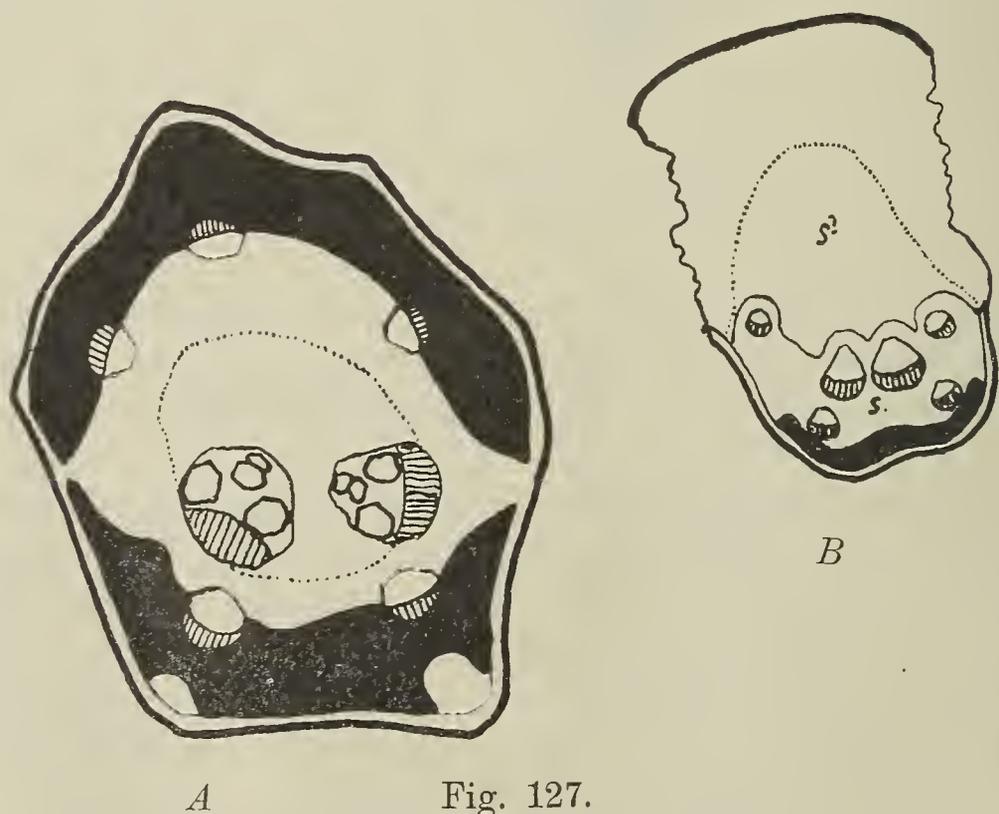


Fig. 127.
(Fig. A gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.
Fig. B gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

An der Grenze des Sclerenchymys und des chlorophyllführenden außerordentlich kräftig entwickelten Parenchymys erstrecken sich wiederum die Gefäßbündel, die aber viel kleiner als die zentralen Bündel sind (Fig. 127, A). Deren Hadromteile sind in das Sclerenchym eingebettet, während die mit mäßig großen Scheiden von mechanischem Gewebe (auf der Abbildung nicht bezeichnet) versehenen Leptomteile in die Tiefe der Assimilationsplasten eindringen. Die äußeren ventralen Winkel des Astes werden wiederum durch Sclerenchyminseln verstärkt, die unmittelbar der Epidermis anlagern.

Im Gelenkpolster ändert sich das Bild hauptsächlich im dorsalen Teile desselben. An der Stelle des chlorophyllführenden Parenchymys befindet sich das Bewegungsgewebe; die Sclerenchympartie ist verkürzt und nur die untere Hälfte derselben ist geblieben; das Zentralgewebe hat sich entwickelt und verholzt (Fig. 127, B, ^{SI}). Die großen Gefäßbündel haben sich tiefer nach unten gesenkt und sind gänzlich in das hufeisenförmige mechanische

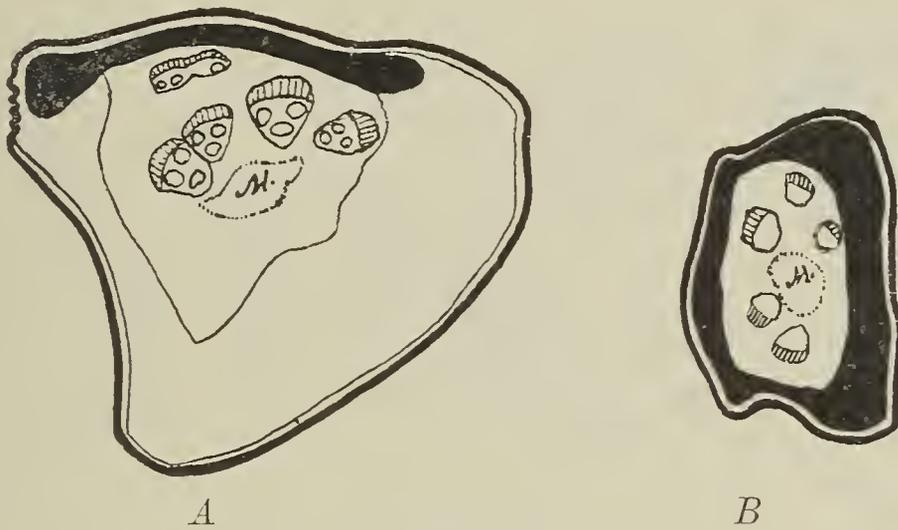
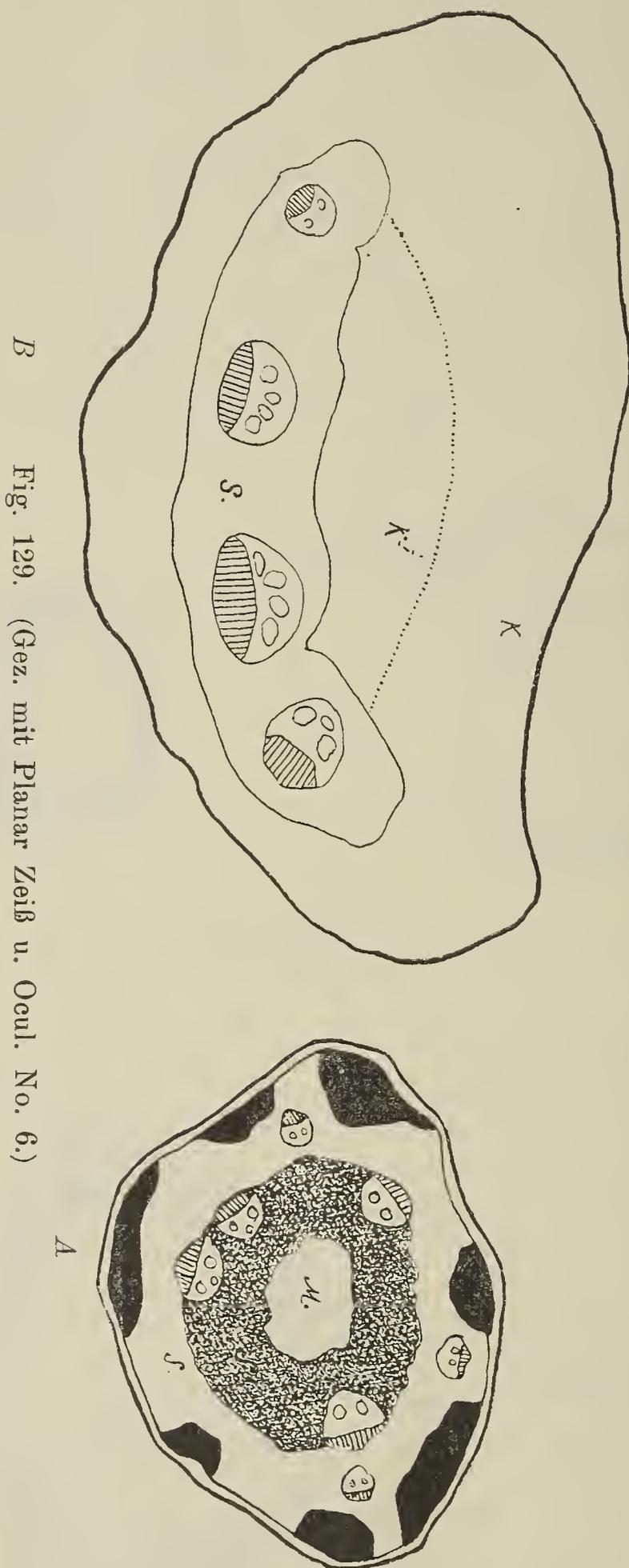


Fig. 128.
(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

Gewebe eingebettet, welches sich auf Kosten der ventralen Platte des Assimilationsparenchymys vergrößert. Die Sclerenchyminseln in den Winkeln des Gelenkes sind überhaupt nicht mehr wahrnehmbar (Fig. 127, B).

Bei *Grappheporum* treten die Gefäßbündel nicht nur zurück, sondern sie nähern sich auch einander, indem sie sich dicht nebeneinander lagern (Fig. 128, A) und sogar paarweise miteinander verschmelzen; die im Internodium den Stengel umgebende chlorophyllführende Rinde aber (Fig. 128, B) bleibt in dem Gelenke in Form eines Bandes, auf welchem das Sclerenchymprisma ruht (Fig. 128, A), das von dem typischen Parenchym des Bewegungsgewebes umfaßt wird. Den zentralen Teil des Astes nimmt sowohl im Gelenke, ebenso wie auch im Internodium, das zentrale Parenchym ein. Fälle, in denen das Sclerenchym in den Gelenken keinen geschlossenen Ring oder Prismen (von verschiedener Zusammensetzung) bildet, sondern daß es sich flach an der Basis der aktiven Elemente anlagert, wie dies z. B. bei *Bromus secalinus* der Fall ist, kommen bei den *Festucaceae* öfter vor, denn genau so verhält sich die Sache z. B. bei *Poa* oder *Briza*.

Bei dieser letztgenannten Art ist im Internodium um das Mark herum ein breiter geschlossener Ring von sclerenchymatischen, großen Elementen vorhanden (Fig. 129, *A*, ^{*S*^I}), welche einen



B Fig. 129. (Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

augenscheinlichen Übergang zu dem typischen feinzelligen Sclerenchym darstellen, das sie von außen umgibt. An der Grenze dieser beiden Ringe lagern die großen Gefäßbündel (Fig. 129, *A*), während an der Außenseite derselben, in dem feinzelligen Sclerenchym

renchyme, ein zweiter Kreis von an Umfang aber viel kleineren Leitbündeln sichtbar ist (Fig. 129, A).

In den Winkeln des runzeligen Halmes erstrecken sich am Internodium entlang Partien von chlorophyllführendem Gewebe, das sich unmittelbar an die Epidermis anlehnt (Fig. 129, A). Das Bild des Querschnittes des Gelenkes unterscheidet sich von dem eben beschriebenen zunächst dadurch, daß der Ring des inneren Sclerenchymys zugleich mit dem deutlich im Internodium ausgedrückten Zentralparenchym völlig verschwindet (Fig. 129, B), sowie ferner dadurch, daß der äußere geschlossene Kreis von feinzelligem, dickwandigem Sclerenchym um die Hälfte verkürzt ist. Es bleibt nur der ventrale Teil desselben übrig, der sich auf einige der Epidermis anlagernde Parenchym-schichten stützt. Der ganze dorsale Teil des Gelenkes wird, den Prinzipien der Biegungsfähigkeit entsprechend, von einem Collenchym-polster eingenommen, welches in seinen inneren, direkt an die Sclerenchymplatte¹⁾ angrenzenden

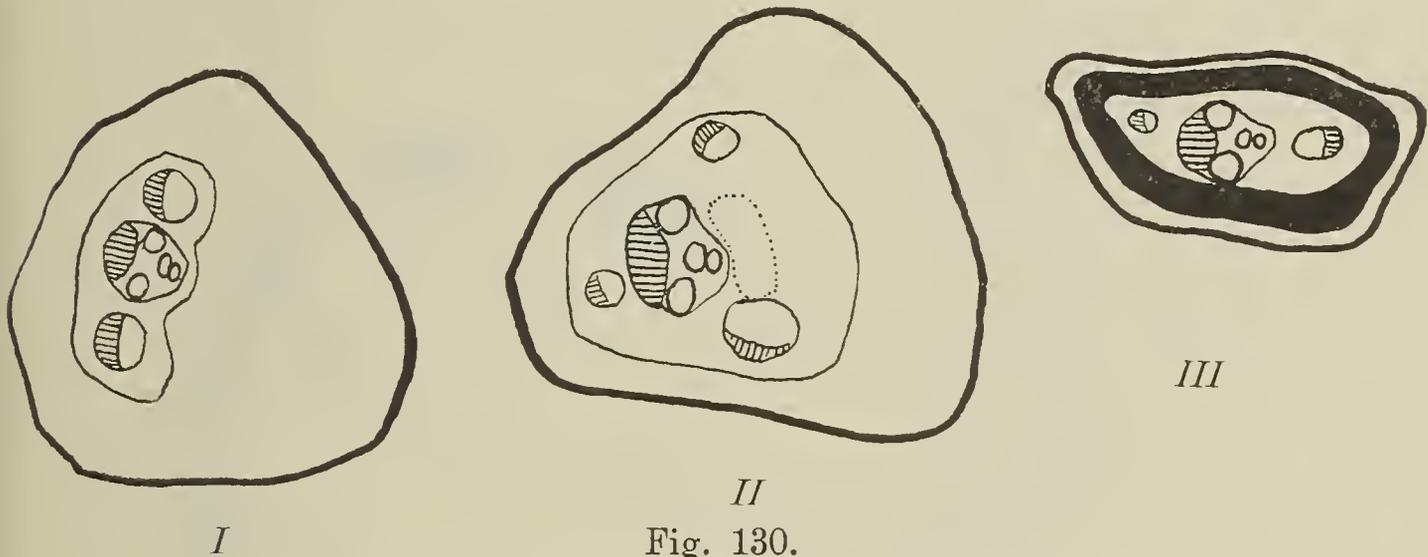


Fig. 130.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Schichten (Fig. 129, B, ^{KI}) durch ungewöhnlich kleine, dickwandige Elemente charakterisiert wird.²⁾ Hinzuzufügen ist noch, daß die Gefäßbündel in einer Reihe gelagert und ganz in das Sclerenchym eingebettet sind (Fig. 129, B).

Bei *Poa annua* besteht das ganze Polster (Fig. 130, I), in seinen unteren Teilen aus gleichartigem, collenchymatischem Gewebe, welches auf der Sclerenchymplatte lagert, die die nebeneinander lagernden Gefäßbündel umschließt (Fig. 130, I).

Im oberen Teile, näher zum Internodium, bildet das Sclerenchym allmählich einen geschlossenen Ring (Fig. 130, II), in dessen Innern die Insel des zentralen Parenchym eingeschlossen ist.

¹⁾ Dieser von Schwendener in den Gelenken der „Fiederblättchen“ bemerkte Umstand führte ihn zu der Schlußfolgerung, daß „eine so eigentümliche Form jede andere Krümmung als diejenige senkrecht zur Breitedimension des Bandes ausschließt.“ (l. c. p. 4.) — Bei den Gräsern verhindert ein derartiger Bau nicht im geringsten die Spreizung der Achsen voneinander in der Horizontalebene. (Vgl. weiter oben.)

²⁾ Nach Millardet müßte es „Hartbast“ genannt werden; nach den Untersuchungen von Schwendener („Die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*“) bestehen derartige Elemente bei *Mimosa* und anderen Arten der Hülsengewächse „aus echtem Collenchym, dessen Zellen stets lebendes Plasma führen.“ (l. c. p. 1.)

Noch höher am Internodium verschwindet das zentrale Parenchym gänzlich und das ganze Zentrum wird von einer einzigen dichten Masse von dickwandigem, kleinzelligem Sclerenchym mit verschiedenartig gelagerten Gefäßbündeln ausgefüllt (Fig. 130, *III*.)

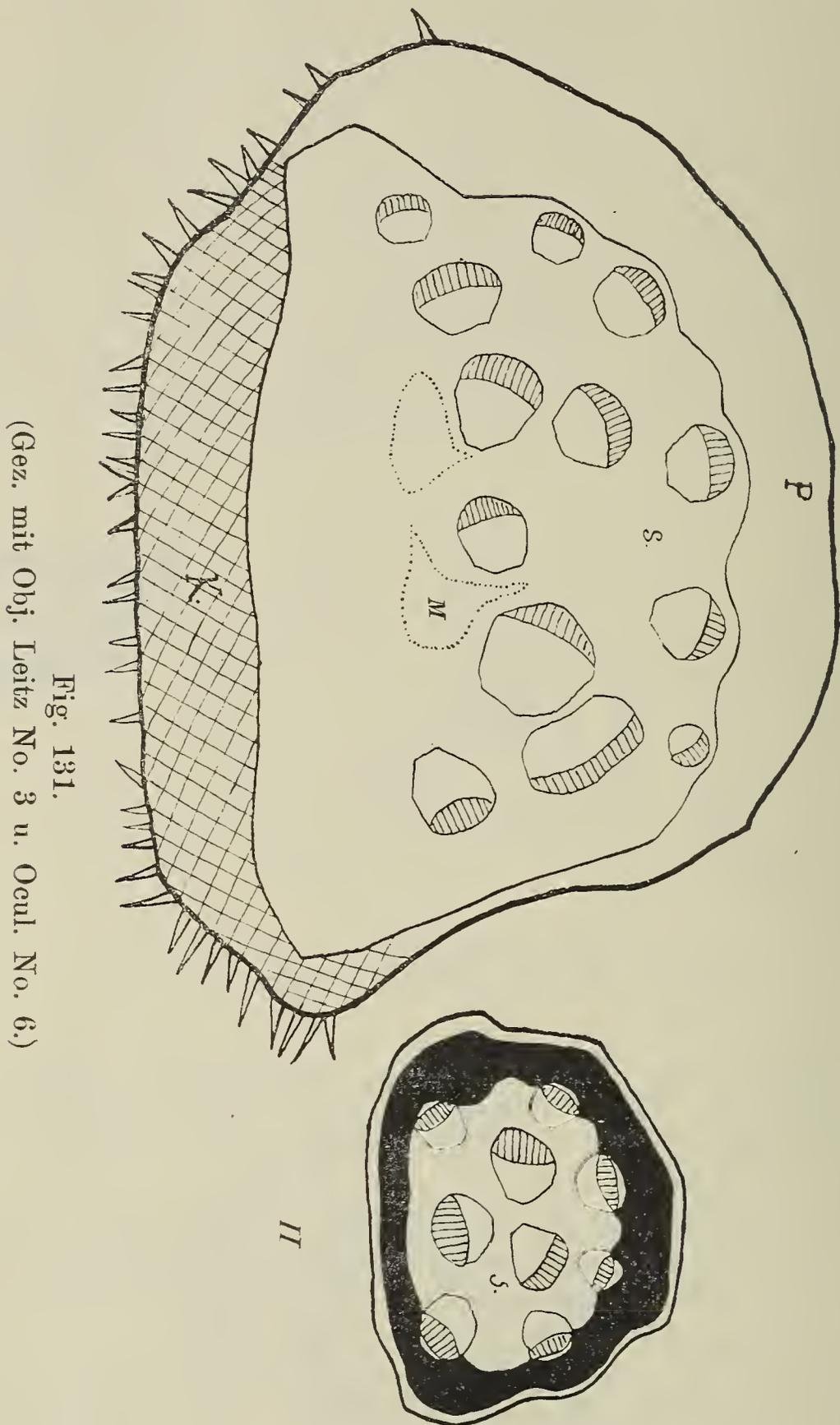


Fig. 131.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Gleichwie bei *Briza*, so ist auch bei *Poa* das chlorophyllführende Gewebe (bei *Poa* in Form eines geschlossenen Zylinders; Fig. 130, *III*; schwarzes Band) im Internodium ausgezeichnet entwickelt, im Gelenke verschwindet es und macht den Bewegungselementen Platz, welche mit einer nur unbedeutenden Anzahl von Chloroplasten versehen sind. Sogar an der entgegengesetzten, ventralen Seite des Gelenkes verschwindet das Assimilationsgewebe

ebenfalls und an seiner Stelle bemerkt man chlorophyllarmes, dickwandiges Parenchym.

Bei *Phragmites communis* schließlich zeigt der Bau des Gelenkteiles des Astes wieder einen anderen Charakter.

Hier ist das Sclerenchym ungewöhnlich stark entwickelt (Fig. 131, *I, S*), in dem es nur im Zentrum des Organes kleine Partien von dickwandigem Parenchym übrig läßt (Fig. 131, *I, M*).

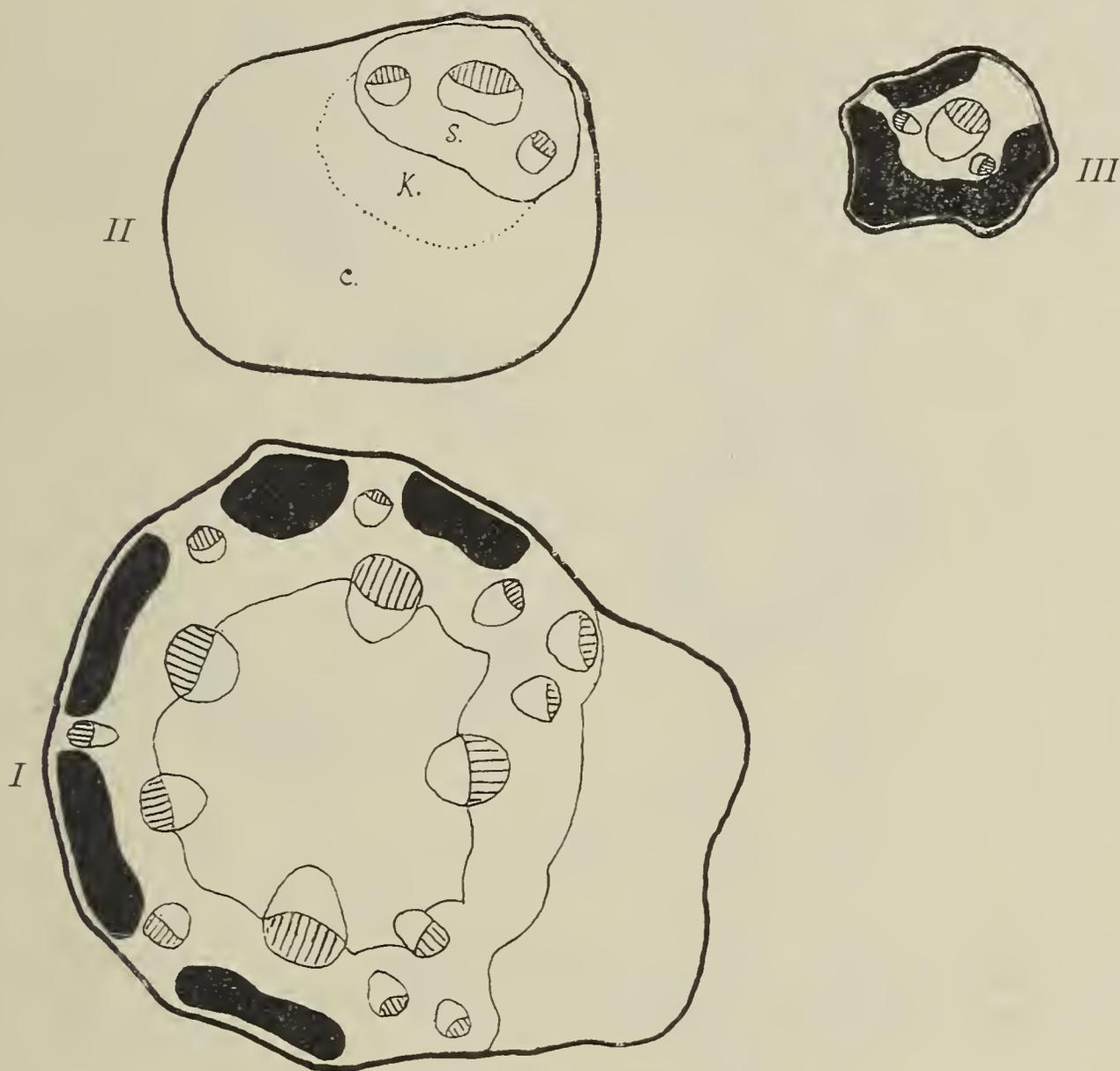


Fig. 132.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Die Gefäßbündel treten nicht zurück, sondern nähern sich eher der Oberfläche des Polsters, welches aus dickwandigem, getüpfeltem Parenchym besteht (Fig. 131, *I, P*), das unmittelbar von der Epidermis bedeckt wird. An der entgegengesetzten Seite des Gelenkes, unter dem Sclerenchym, verläuft eine Unterlage von Collenchym (Fig. 131, *I, K*), von welchem keine Spur in dem fast regelrecht radial konstruierten Internodium zu finden ist (Fig. 131, *II*).

In der Gruppe der *Agrostideae* bemerkt man bei *Milium effusum* (Fig. 132, *II*) und *Stipa pennata* (Fig. 133, *A* und *B*) in den Gelenken der Seitenachsen ein ebensolches Zurücktreten der

Gefäßbündel und ein Verschwinden des Sclerenchymringes, wie bei den meisten *Festucaceae*.

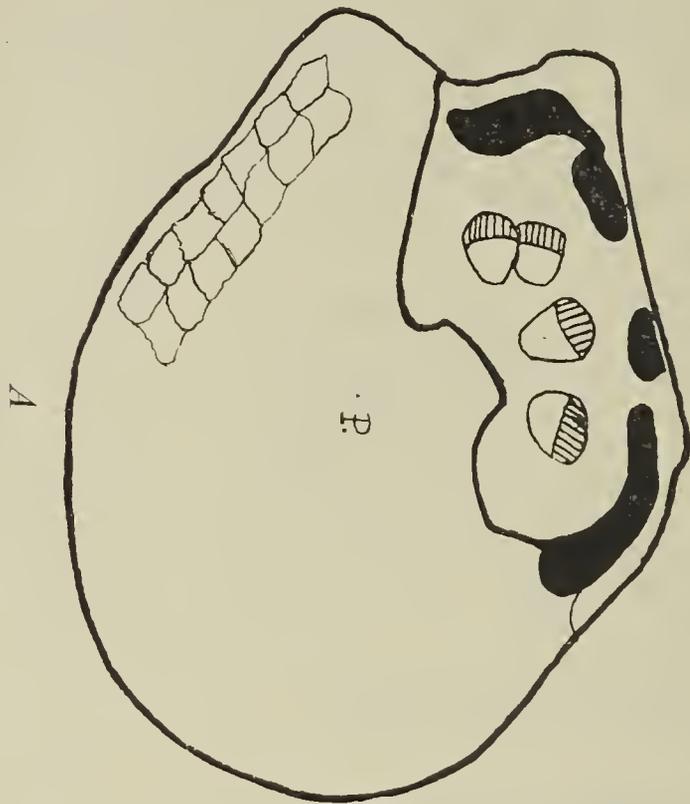
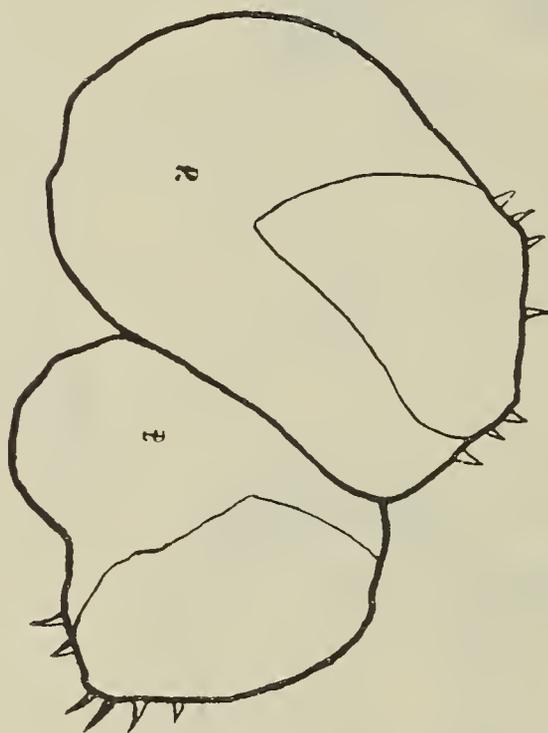


Fig. 133.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

B



C



Bei *Milium* liegt auf dem dickwandigen Sclerenchym (Fig. 132. II, ^S) eine dickwandige Collenchymplatte (Fig. 132, II, ^K) von dem-

selben Charakter, wie z. B. bei *Briza*, die von drei Seiten von mächtigem, dickwandigem Bewegungs-Collenchym (Fig. 132, II, *c*) umfaßt wird, welches von einer außerordentlich großen Anzahl von Interzellularräumen durchbrochen wird. Das chlorophyllführende Parenchym, wie solches oberhalb des Polsters (Fig. 132, III, schwarze Streifen), oder z. B. in den Gelenkteilen der Hauptachse (Fig. 132, I) sichtbar ist, kann in den Gelenkpartien der Seitenachsen unter den Polstern überhaupt nicht wahrgenommen werden (Fig. 132, II).

Bei *Stipa pennata* ist weder dieses noch jenes Collenchym sichtbar, sondern nur ein ungewöhnlich regulär gelagertes, sehr dünnwandiges Parenchym (Fig. 133, A u. B^P), das sich auf ein hufeisenförmiges (Fig. 133, A) oder prismatisches (Fig. 133, B = Querschnitt zweier nebeneinander liegender Seitenachsen) Sclerenchym stützt, unter welchem — in unmittelbarer Nachbarschaft mit

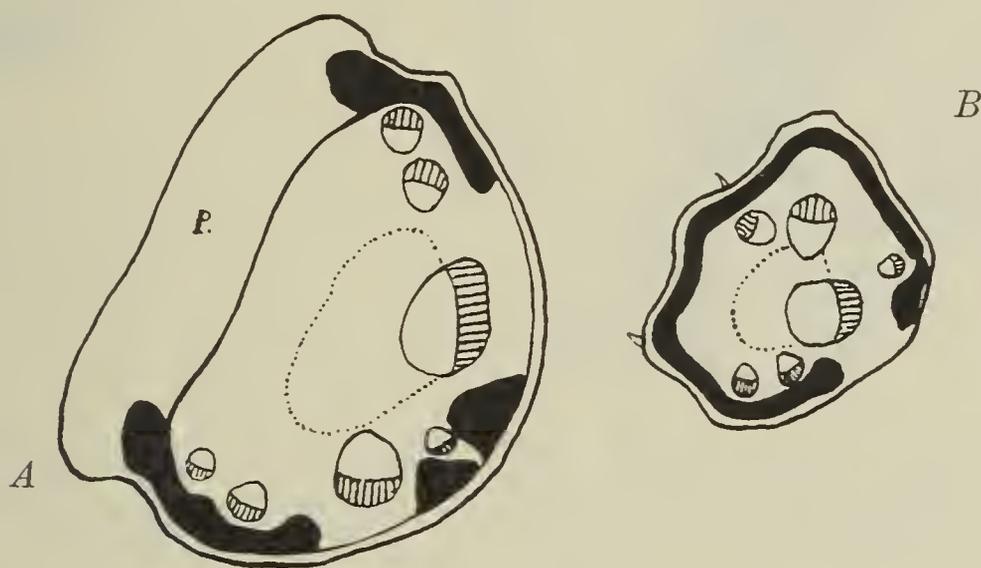


Fig. 134.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

der Epidermis — Teile, höher am Stengel im Internodium, des stärker entwickelten (Fig. 133, C) chlorophyllführenden Gewebes sichtbar sind (Fig. 133, A).

Bei *Agrostis* bleibt der Sclerenchymring unversehrt (Fig. 134, A), obgleich in dem Gelenkteile der Seitenachsen eine Umgruppierung der Gefäßbündel (Vergl. Fig. 134, A u. B) beobachtet wird. Er behält sogar an den Seiten und hinter dem Polster Teile des Chlorophyllparenchyms, welches im Internodium unter der Epidermis sich hinzieht, und nur hier und da, an der ventralen Seite der Astes, kleine Unterbrechungen zeigt (Fig. 134, B).

Der zentrale Teil, sowohl des Internodiums, als auch des Gelenkes, ist mit einem dickwandigen Parenchym angefüllt, welches reich an Interzellularräumen ist (Fig. 134, A u. B^M). Das Bewegungspolster (Fig. 134, A^P), welches unmittelbar auf dem Sclerenchymringe liegt, besteht aus typischem, dünnwandigem Parenchym. Das vollständige Verschwinden des chlorophyllführenden Gewebes, wie wir solches bei gewissen Vertretern der *Festucaceae* und *Agrostideae* gesehen haben, findet auch bei den *Phalarideae*, sowie auch bei den *Panicaceae* und *Avenaceae* statt.

Bei *Hierochloa odorata* lagert unter dem Polster des Bewegungsgewebes (Fig. 135, A^P) in Form einer unterbrochenen Platte Sclerenchym (Fig. 135, A^S) mit in das Parenchymgerüst (Fig. 135, A^M) eingebetteten Gefäßbündeln; im Internodium ist davon keine Spur vorhanden (Fig. 135, B). Das Gewebe des Polsters ist, wie wir

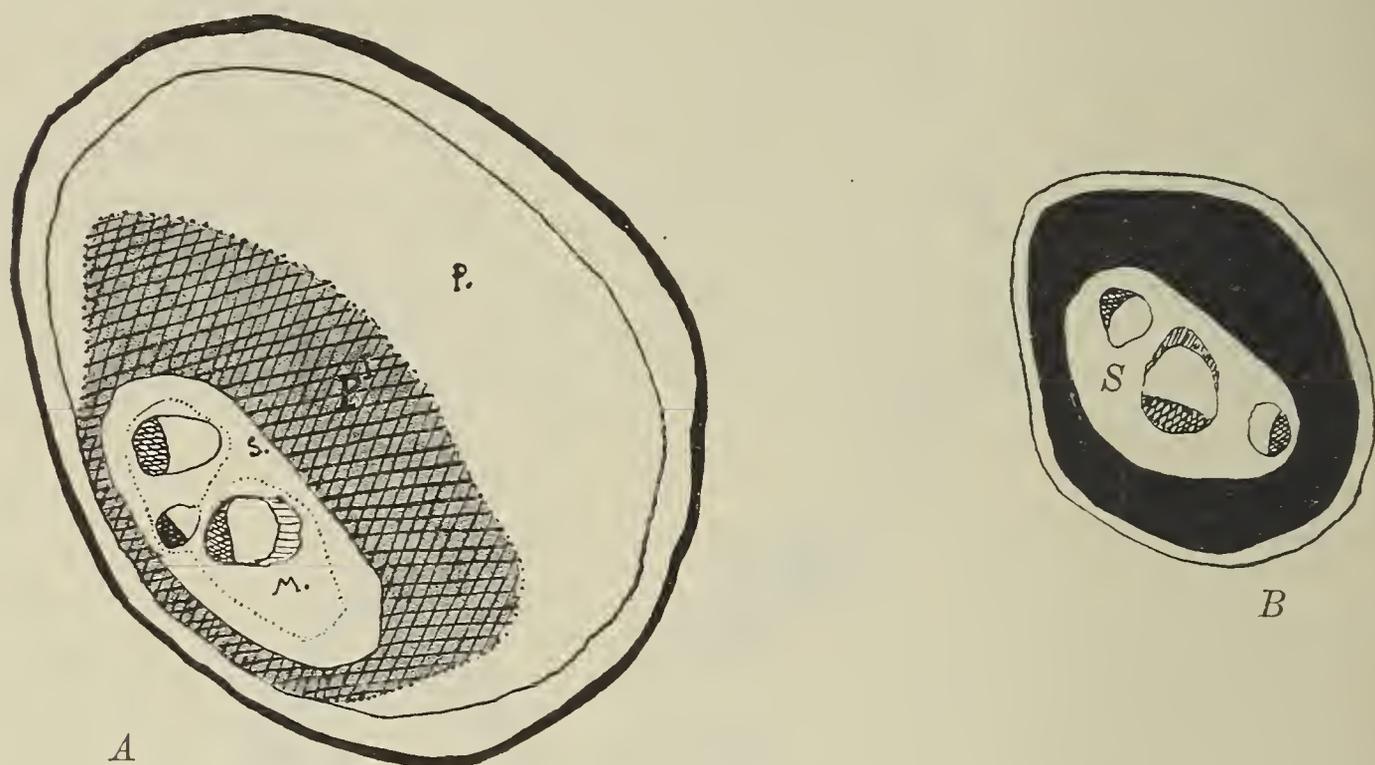


Fig. 135.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

bereits wissen, in dem Sinne differenziert, daß in den äußeren Zellschichten (Fig. 135, A^P) die Membrane dünner und die Chlorophyllkörner im Innern der Energiden weniger zahlreich sind, als in

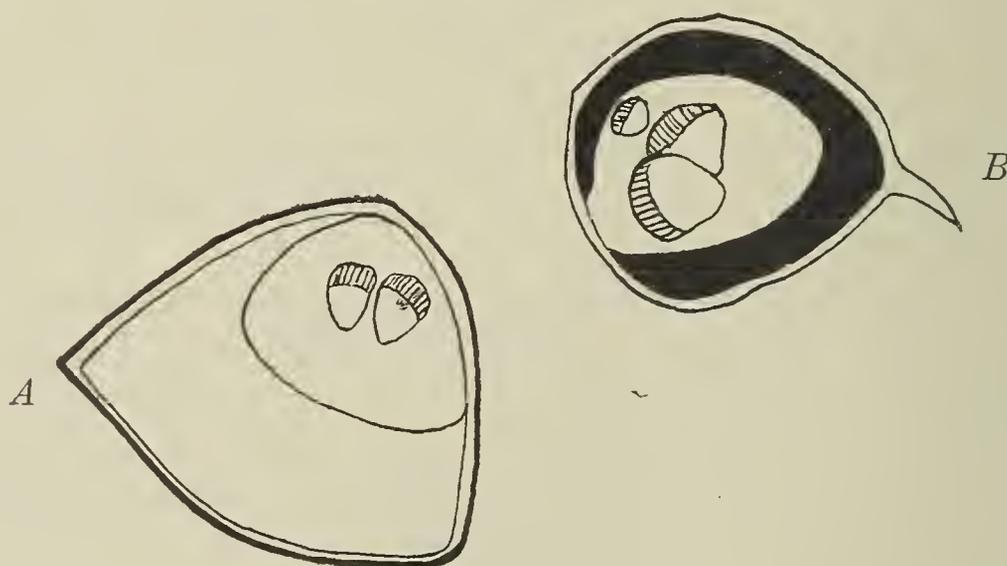


Fig. 136.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

den inneren (Fig. 135, $A^P I$) dickwandigen, aber trotzdem auf Chlor-Zink-Jod ausgezeichnet reagierenden Elementen.

Bei *Anthoxanthum odoratum* stützt sich das collenchymatische dickwandige Bewegungsgewebe unmittelbar auf das Sclerenchym (Fig. 136, A), welches im Internodium — hoch über dem Polster — immer noch mit einer Seite direkt auf die Epidermis stößt (Fig. 136, B).

Panicum lineare, welches ganz außerordentlich große Zellen im Bewegungsparenchym des Polsters (Fig. 137, A) besitzt, ist merkwürdig dadurch, daß obgleich die Sclerenchym-scheide ihre Gestalt (— sie ist hufeisenförmig —) und die quantitativ zunehmenden Gefäßbündel ihre Lagerung veränderten, — trotzdem aber die Gesamtheit dieser Elemente nicht nur kein Zurücktreten erkennen läßt, sondern im Gegenteile noch tiefer in das Innere des Astes eintritt (Fig. 137, A), wie dies die Prinzipien der Biegefähigkeit fordern, wobei sie von außen überall von typischem Parenchym und darauf von aus großen Elementen zusammengesetztem Sclerenchym (Fig. 137, A, S¹) umgeben ist. Im Internodium von *Panicum lineare* wird das Zentrum des Schnittes von Markparenchym eingenommen, um welches herum sich die, zum Teil in dasselbe

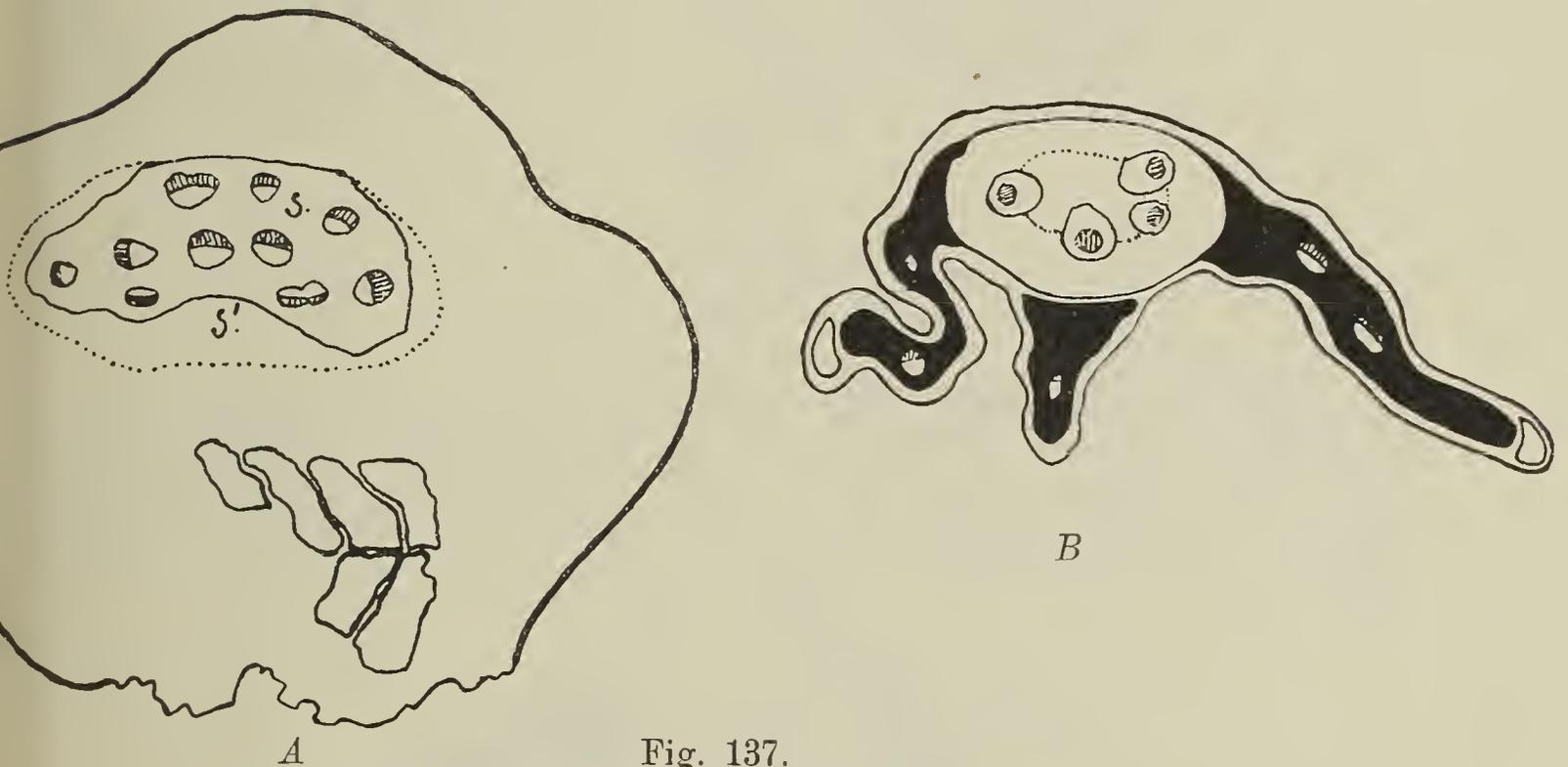


Fig. 137.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

eindringenden, mit dicken Membranen versehenen mechanischen Gewebe erstrecken (Fig. 137, B). Das außerhalb der Leitbündel ringförmig gelagerte Sclerenchym grenzt entweder direkt an die Epidermis, oder stößt an besondere bandförmige Auswüchse des dorsalen Teiles des Halmes (Fig. 137, B), welche chlorophyllführendes Parenchym mit den Gefäßbündeln enthalten. Die Enden dieser Auswüchse werden wiederum von mäßig großen Sclerenchym-partien eingenommen (Fig. 137, B).

Bei *Panicum sanguinale* ist das Bild ein anderes, als wie bei *P. lineare*, denn das Sclerenchym, welches allseitig die zurückgerückten Gefäßbündel umgibt (Fig. 138, I), geht unter dem Parenchym des Polsters in feinzelliges Collenchym über (Fig. 138, I^C). Auf diese Weise entsteht der geschlossene Ring der mechanischen Gewebe, innerhalb welcher eine Partie schwach oder überhaupt nicht verholzten Markparenchyms eingebettet ist (Fig. 138, I^M).

Das Sclerenchym verläuft im Gelenke an der Seite desselben (Fig. 138, *I*) und verschwindet nur am dorsalen Teile des Polsters, welches mit langen, einzelligen Härchen besetzt ist.

Im Internodium wird das Zentrum des Organes von vollständig verholztem, getüpfeltem Parenchym eingenommen (Fig. 138, *II^M*), in welchem die Gefäßbündel mit ihren Scheiden lagern. Um den

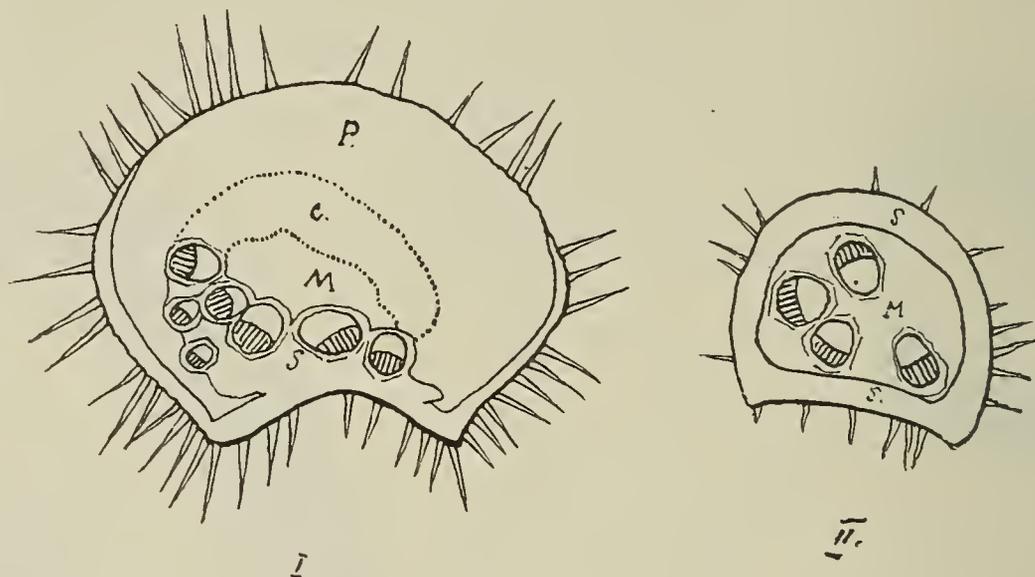


Fig. 138.

(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

erwähnten Parenchymzylinder herum befindet sich ein feinzelliges, unmittelbar an die Epidermis angrenzendes Sclerenchym (Fig. 138, *II^S*). Die Epidermis ist, ebenso wie das Gelenk, mit Härchen besetzt, die aber weniger zahlreich und nicht so lang sind (Fig. 138, *II*).

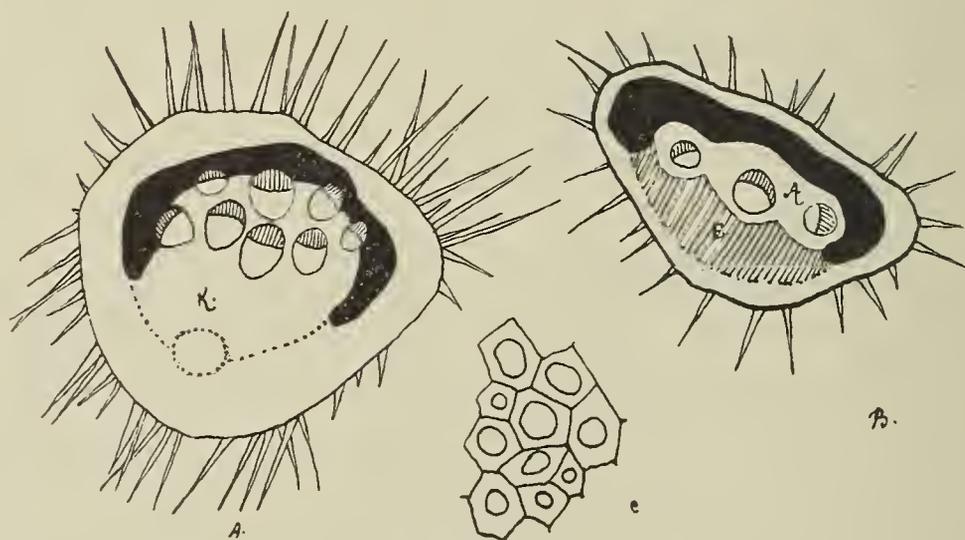


Fig. 139.

(Fig. *A* u. *B* gez. m. Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)Fig. *C* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Bei *Paspalum dilatatum* verschwindet die Collenchymscheide der zusammengedrängten Gefäßbündel, welche im Gelenke so deutlich auftritt, im Internodium und macht überall gleichmäßig verdickten, aber nicht verholzten Elementen Platz (Fig. 139, *C*), welche mit dem Bande des echten Sclerenchym zusammen grenzen (Fig. 139, *B^A*). Dieses letztere dient den Leitbündeln als Schutz-

vorrichtung und ist von unten und von den Seiten von einem stärkeführenden Gewebe (schwarz getuschter Teil) umgeben, welches seine Form je nach der Darstellung des Querschnittes des Internodiums verändert.

Was *Holcus* und *Avena* anbetrifft, so verdrängt bei ersterer Art das dreikantig-prismatische Sclerenchym im polsterförmigen Teile des Astes auf der ventralen Seite desselben vollständig die chlorophyllführende Gewebe-Schicht (Fig. 140, A), indem es auf

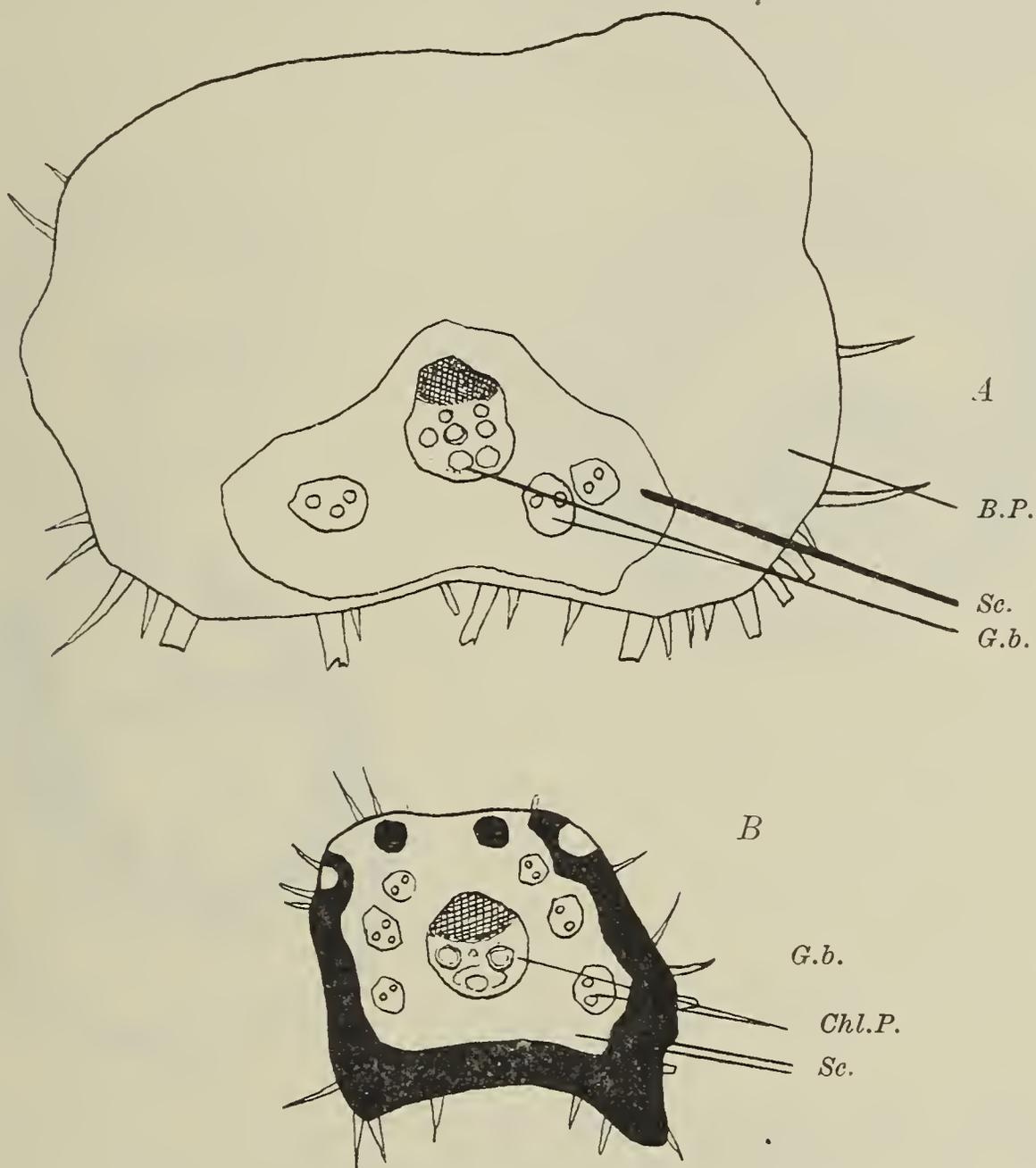


Fig. 140.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

diese Weise sich mit seiner breiten Seite unmittelbar an die Epidermis anlegt (Fig. 140, A). Die oberhalb des Gelenkes an den Seiten des einen, außerordentlich großen zentralen (Fig. 140, B), demjenigen von *Festuca* ähnlichen Bündels gelagerten Gefäßbündel treten hier zurück, indem sie vor sich nur diese Insel zurücklassen (Fig. 140, A, B.P. = Bewegungsparenchym, Sc. = Sclerenchym, G.b. = Gefäßbündel, Chl.P. = Chlorophyllführendes Parenchym).

Bei *Avena sativa* behalten die Gefäßbündel im Polster mehr oder weniger ganz dieselben Beziehungen bei, wie auch im Internodium (Fig. 141, A). In diesem letzteren (Fig. 141, A) sind sie

von einem mächtigen Sclerenchymringe umgeben, welcher sich auf der ventralen Seite des Astes direkt auf die Epidermis stützt; im Bewegungsgelenke ist das Sclerenchym bedeutend schwächer entwickelt (Fig. 141, A^S). Von außen ist dasselbe umgeben von mehreren Schichten stärkeführender Zellen (Fig. 141, A^{St}) mit dünnen, aber ähnlich wie Sclerenchym reagierenden Membranen; weiterhin folgt eine dickwandige Collenchymschicht (Fig. 141, A^K), die allmählich in Parenchym übergeht (Fig. 141, A^P), welches mit einer sehr beträchtlichen Menge von feinen Interzellularräumen versehen ist.

Eine ebensolche Zergliederung in eine stärkeführende, eine Collenchym- und eine Parenchym-Schicht finden wir auch bei *Zizania*

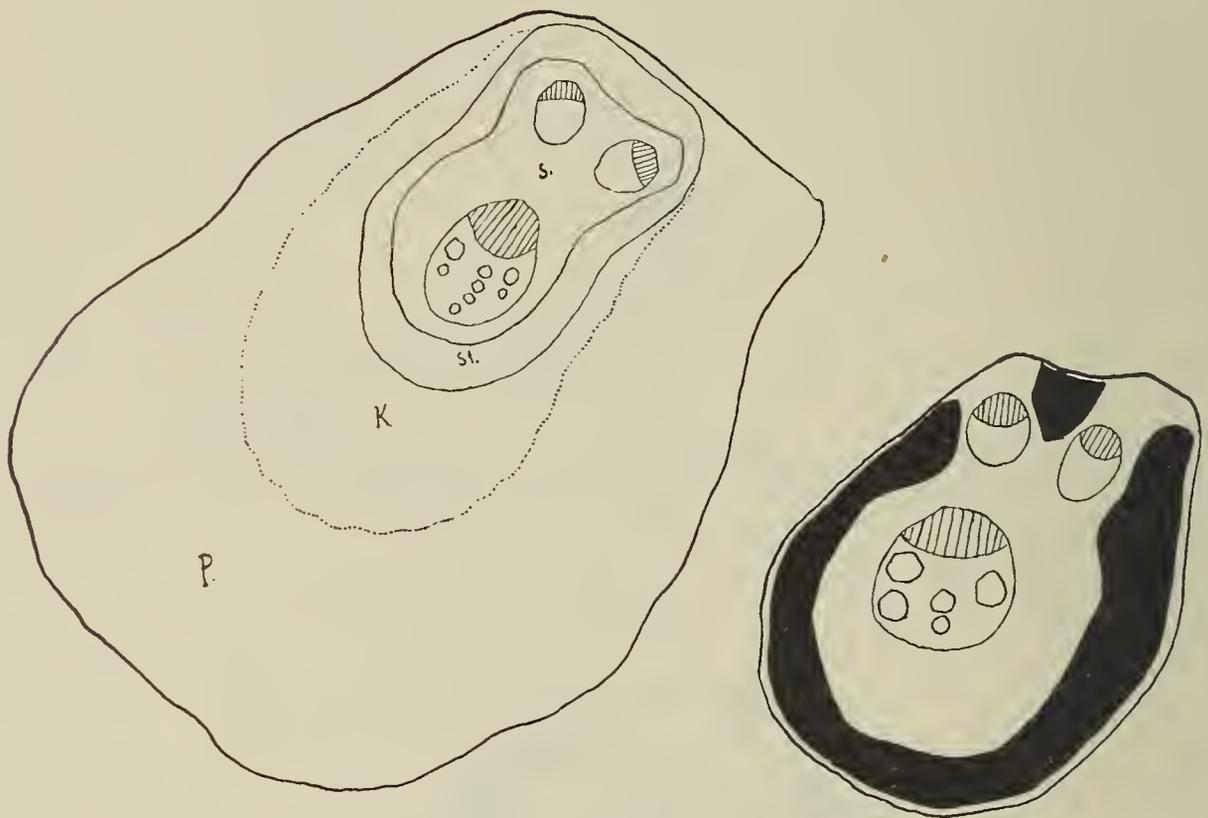


Fig. 141.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

aquatica, einem Vertreter der Gruppe der *Oryxaceae*. In demjenigen Teile des männlichen seitlichen Blütenastes, welcher mit dem Bewegungspolster versehen ist, bemerken wir an der entgegengesetzten Seite eine Epidermisschicht, dann eine oder zwei Schichten von Parenchymzellen mit hier oder dort in das Protoplasma der Energiden eingestreuten Chloroplasten und einer Masse von Stärkekörnern, weiterhin ein Band von mit der innern Seite in das gemeinschaftliche Sclerenchymgerüst eingebetteten Gefäßbündeln; über letzteren aber lagern in dem stärkeführenden, nach der Seite des Polsters zu vorgewölbten Parenchym noch zwei oder drei an Umfang größere Gefäßbündel (Fig. 142, A). Hierauf folgt, wie bereits weiter oben gesagt, das dickwandige, feinzellige Collenchym (Fig. 142, A^K) und chlorophyllführende Parenchym (Fig. 142, A^P), welches mit einer Epidermis umgeben ist, die mit einer Menge von einfachen, langen, einzelligen Härchen bedeckt ist (Fig. 142, A).

Der internodiale Teil des Stengels ist allseitig mit einer dickwandigen, einschichtigen Epidermis bedeckt, die eine oder zwei Schichten chlorophyllführenden Parenchyms umschließt, unter welchem ein Ring von Sclerenchym lagert (Fig. 142, B^S). In diesem sind die Leitbündel eingebettet. Das innere des Stengels ist mit chlorophyllhaltigem Parenchym ausgefüllt (Fig. 142, B^P), welches ebenfalls mit Gefäßbündeln versehen ist, die auf der Seite der Leptomteile mit speziellen Sclerenchym scheiden ausgerüstet sind.

Dieselben Verhältnisse, wie in den männlichen Ästen, finden wir auch bei den Polstern des weiblichen Teiles des Blütenstandes

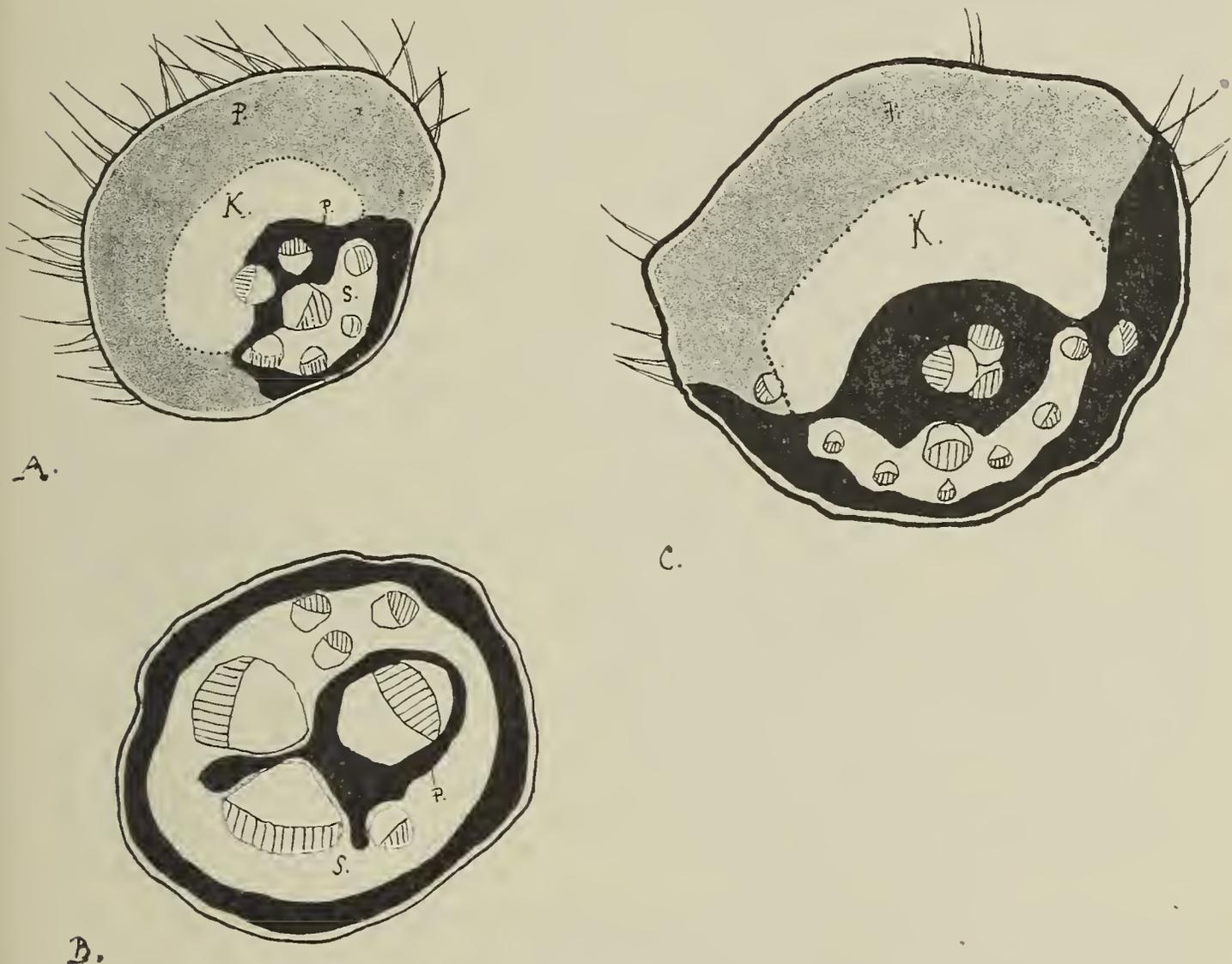


Fig. 142.

(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

(Fig. 142, C), nur mit dem Unterschiede, daß hier die Polster bedeutend größer sind, daß sie weniger dicht mit Härchen besetzt sind und daß die zentralen, im Innern des Markparenchyms gelagerten Gefäßbündel noch näher aneinander gerückt sind und sogar direkt zu einer gemeinschaftlichen Masse verschmelzen (Fig. 142, C).

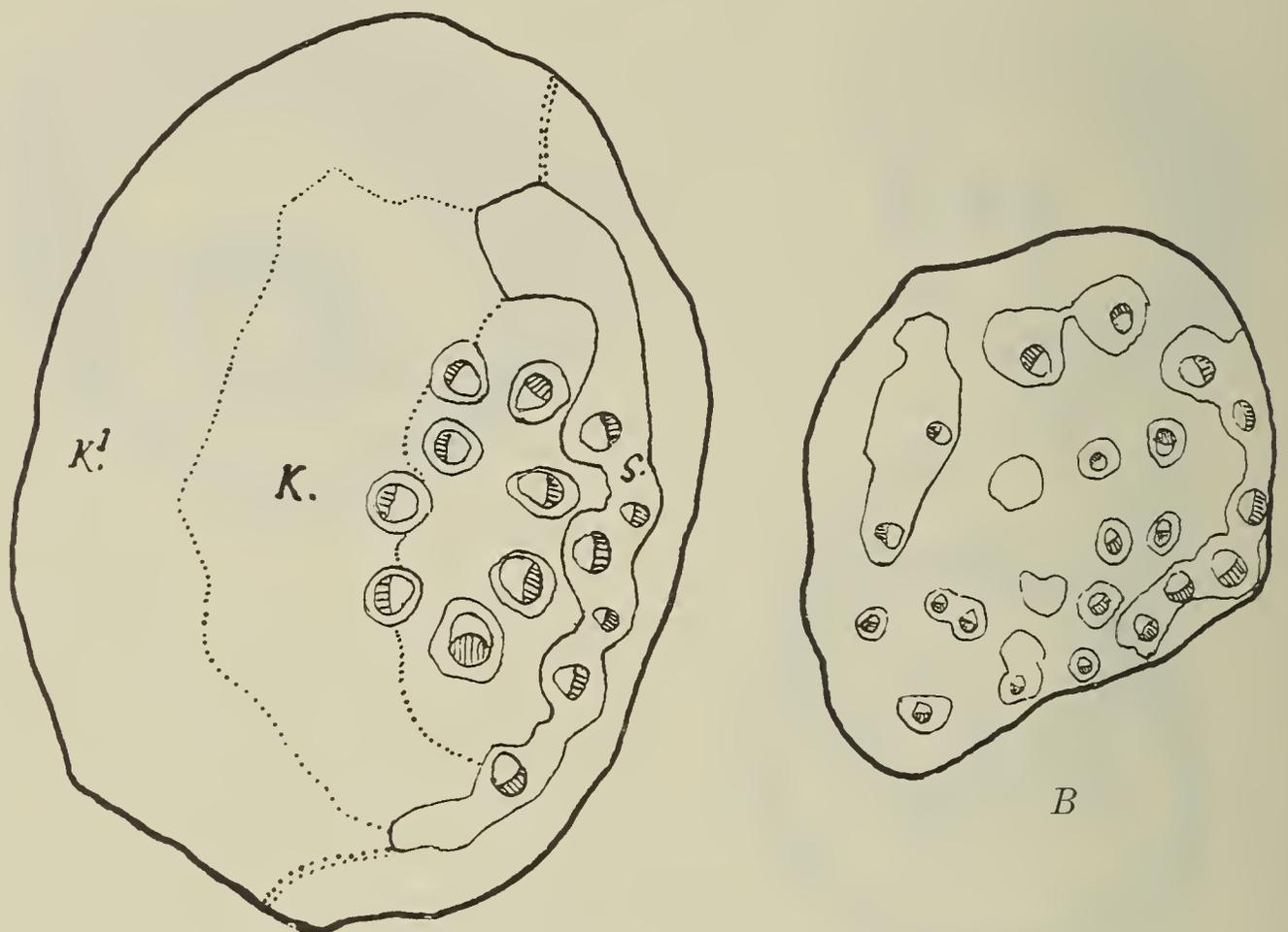
Im Verlaufe der Zeit, nach dem Abfallen der Früchte, zieht sich das Parenchym zusammen, während der collenchymatische Teil des Polsters zu verholzen beginnt, wobei er anfangs durch Floroglucin und Salzsäure nur an der Basis, später aber in seiner ganzen Ausdehnung gefärbt wird.

Dieser Umstand spricht, wie mir scheint, deutlich für die Abstammung des collenchymatischen Halbringes aus Sclerenchym oder

vice versa, und bestätigt zugleich auch die Bedeutung dieser Metamorphose für die Bewegungsgelenke.

Bei *Zea* endlich sind die Gefäßbündel unter dem Polster auf eine Seite gerückt (Fig. 143, *A*), wobei die äußerste Schicht vollständig in ein gemeinschaftliches Sclerenchymband eingebettet ist (Fig. 143, *A^S*), während jedes der weiter oben im Parenchym lagernden Bündel seine eigene kleine Scheide besitzt (Fig. 143, *A*).

Über den Leitungsbahnen lagert eine dicke Schicht von feinzelligem Collenchym¹⁾ (Fig. 143, *A^K*), welches allmählich in die Collenchymplatte übergeht, die aus großen Elementen²⁾ zusammengesetzt ist (Fig. 143, *A^{KI}*).



A Fig. 143.
(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

Im Internodium, über dem Polster, verändert sich der Bau in dem Sinne, daß vom Collenchym keine Spur vorhanden ist (Fig. 143, *B*), während die stellenweise mit gemeinschaftlichen Scheiden von mechanischem Sclerenchymgewebe umgebenen Gefäßbündel den ganzen Schnitt der Achse einnehmen.

In der Gruppe der *Hordeae* sind infolge der schwachen Entwicklung der Bewegungsvorrichtungen irgend welche bedeutendere Charaktereinrichtungen der histologischer Elemente, wie es auch nicht anders zu erwarten war, nicht zu bemerken.

¹⁾ Chlor-Zink-Jod färbt die Wände desselben violett.

²⁾ Bezüglich der Bedeutung des Collenchyms als Grundbestandteil des Bewegungsgewebes verweise ich auf die oben zitierte Arbeit Haberlandts, sowie auf „Physiologische Pflanzenanatomie“. p. 496—497.

Bei *Secale* z. B. beschränkt sich die ganze Sache, wie aus Figur 75, A ersichtlich ist, auf eine Verschiebung der Leitungsbahnen aus dem Sclerenchym (Fig. 75, A, untere Abbildung) in das Parenchym (Fig. 75, A, obere Abbildung), welches in den Gelenkteilen auf Kosten des ersteren zunimmt.

Wenn wir die Ergebnisse des oben gesagten zusammenfassen, so ist es klar, daß die von Moebius¹⁾, Dembski, Preuß u. A. in den von uns zitierten Abhandlungen mitgeteilten Darstellungen, welche fordern, daß in den biegungsfähigen Organen das Sclerenchym entweder nicht verholze²⁾, oder dem Collenchym Platz mache, und daß die Gefäßbündel sich entweder im Zentrum des Organes gruppieren, oder an der Peripherie desselben (mitunter teils zentral, teils peripherisch, vgl. Seite 308), — sich nicht in vollem Umfange auf die hier untersuchten Gramineen anwenden lassen. Denn in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle ziehen sich die Leitungsbahnen in den Gelenkteilen der Seitenachsen ($n + 1$ Ordnung) mit dem Sclerenchym zusammen, welches dieselben mitunter in der Nähe oder weiter entfernt begleitet, meist aber dieselben gänzlich umgibt (— bald in Form von Bändern, bald in Gestalt von Hufeisen oder Prismen oder auch als geschlossener Ring —) auf die ventrale Seite des Astes zurück, indem sie sich entweder unmittelbar auf die Epidermis, oder auf das chlorophyllführende Parenchym stützen.

Ebenso ist auch die Ersetzung des Sclerenchym durch Collenchym nicht völlig ausführbar.

Bei *Zea Mays* z. B., sowie ferner bei *Zizania aquatica*, *Avena sativa*, *Milium*, *Poa*, *Brixa* und *Anthoxanthum* wird allerdings in höherem oder geringerem Grade im Gelenke das Auftreten des letzterwähnten Gewebes beobachtet, welches die sclerotischen oder sclerenchymatischen oder auch parenchymatischen Elemente des Internodiums ersetzt, andererseits sind Vertreter vorhanden, welche es überhaupt nicht besitzen, wie z. B. *Holcus*, *Panicum*, *Agrostis*, *Hierochloa*, *Stipa* u. a. m.

Übrigens ist genau dieselbe Erscheinung in allerneuester Zeit (cf. Septemberheft der „Berichte“ 1909) von Karl Rudolph bei gewissen Vertretern der *Menispermaceae* beobachtet worden.

So ist z. B. bei *Cosciniium Blumeianum* Miers und *Tiliacora racemosa* Colebr. in der unteren Hälfte des basalen Gelenkes eine vollständige Bastscheide vorhanden, welche durchaus nicht weniger entwickelt ist, als diejenige des Stieles.³⁾ Außer dem Sclerenchym sind allerdings an diesen Stellen auch Collenchym und zahlreiche Steinzellen vorhanden.

¹⁾ „ . . . allen (Polstern) gemeinsam ist ferner vor allen Dingen das Fehlen von Bastfasern und der Ersatz derselben durch Collenchym als mechanisches Gewebe im Polster.“ — Moebius, l. c. p. 48.

²⁾ cf. Dembski, l. c. p. 150.

³⁾ Ein solcher Bau gab dem Autor sogar Veranlassung zu folgender Erklärung: „Die Krümmungen in der unteren Hälfte des Basalknotens zeigen, daß auch dieser Teil als Gelenk fungiert hat. Es ist daher naheliegend, anzunehmen, daß die Sclerifizierung erst nachträglich eingetreten ist, vielleicht durch erhöhte Ansprüche an die Festigkeit veranlaßt. (l. c. p. 418.)“

Unter Berücksichtigung dieser Facta muß konstatiert werden, daß prinzipiell in den biegungsfähigen Organen, — und als solche sind die Äste der Gramineen in ihren Gelenkteilen unbedingt aufzufassen, — auch Konstruktionen eines anderen Typus möglich sind, als derjenige, welcher völlig den angenommenen Anforderungen entspricht, welche bis jetzt bei der Beurteilung der Gruppierungen angewandt wurden, deren Aufgabe darin besteht, daß „die Arbeit, welche beim Wachstum (und ebenso auch beim Wechsel des Turgors) durch Überwindung der Gewebespannung zu leisten ist, möglichst verringert wird, ohne daß die Steifheit und Tragfähigkeit des Knotens allzusehr beeinträchtigt wird.“¹⁾

Karl Rudolf, der Autor des angeführten Zitates, gelangte auf Grund seiner Beobachtungen über die Struktur der Gelenke bei den oben erwähnten *Menispermaceae* zu dem Schlusse, daß bei diesen vorzugsweise schlingenden Pflanzen, deren Heimat Ceylon und Java²⁾ ist, die polsterartigen Anschwellungen, mit deren Hülfe das Blatt eine bestimmte Stellung in Bezug auf das Licht einnimmt, sich hinsichtlich des Charakters der Verteilung der Leitungsbahnen durch nichts von den durch Moebius und Preuß aufgestellten Typen unterscheiden. Sie gehören, nach den Worten des Autors, zu derjenigen großen Gruppe, welche sich durch die peripherische Lagerung der Gefäßbündel auszeichnet und zu welcher „Blattgelenke, welche Wachstumsbewegungen vermitteln“ gehören, im Gegensatze zu der andern Gruppe, mit zentralen Gefäßbündeln, welche durch ihre Lagerung die verschiedenartigen Variationsbewegungen erleichtern.

Da nun bei den Gramineen die Spreizung der Achsen als eine Kombination der Wachstums- und Turgescenzprozesse erscheint, so liegt nichts wunderliches darin, daß die Bewegungsgelenke dieser Pflanzen sich völlig entsprechend weder in diese, noch in jene Gruppe einreihen lassen, sondern in gewissem Grade ihrer Konstruktion nach — *sui generis* — eine Sonderstellung einnehmen. Bei ihnen sind die Gefäßbündel in den meisten Fällen nach außen, aber nur an einer Seite der Achse gelagert, die andere ist gänzlich frei von ihnen.

Die Eigenartigkeit des Aufbaues der Gelenke wirkt auch auf die histologische Differenzierung der Gefäßbündel ein, welche in vieler Beziehung den Anforderungen des angenommenen Schemas nicht entsprechen.

Aus den Ergebnissen von Moebius, Preuß und Karl Rudolphs ist bekannt, daß in den Gelenken die mechanischen Scheiden der Gefäßbündel prinzipiell als Collenchym erscheinen, während sie in dem Internodium aus Sclerenchym bestehen.

In einigen Fällen, so z. B. bei *Rhus*,³⁾ wo die Gefäßbündel

¹⁾ Rudolph, Karl, Zur Kenntnis des anatomischen Baues der Blattgelenke bei den Menispermaceen. (Ber. d. D. Bot. Ges., Berlin. Bd. 27. 1909. Heft 7.) Vergl. auch A. Sperlich, l. c.

²⁾ Czapek, J., Die Bewegungsmechanik der Blattgelenke der Menispermaceen. (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 27. 1909. Heft 7.)

³⁾ cf. Moebius, l. c. p. 48.

im Gelenke in Form von einzelnen, feinen Leitbündeln verteilt sind, besitzen sie sogar keinerlei mechanische Zellen, um das Organ möglichst biegungsfähig zu machen.

Als Ausnahmen führt daher K. Rudolph die oben genannten Vertreter der Menispermaceen an, mit völlig gut entwickelten, mechanischen Sclerenchym scheiden.

Und tatsächlich, — unter allen bis jetzt untersuchten Pflanzen

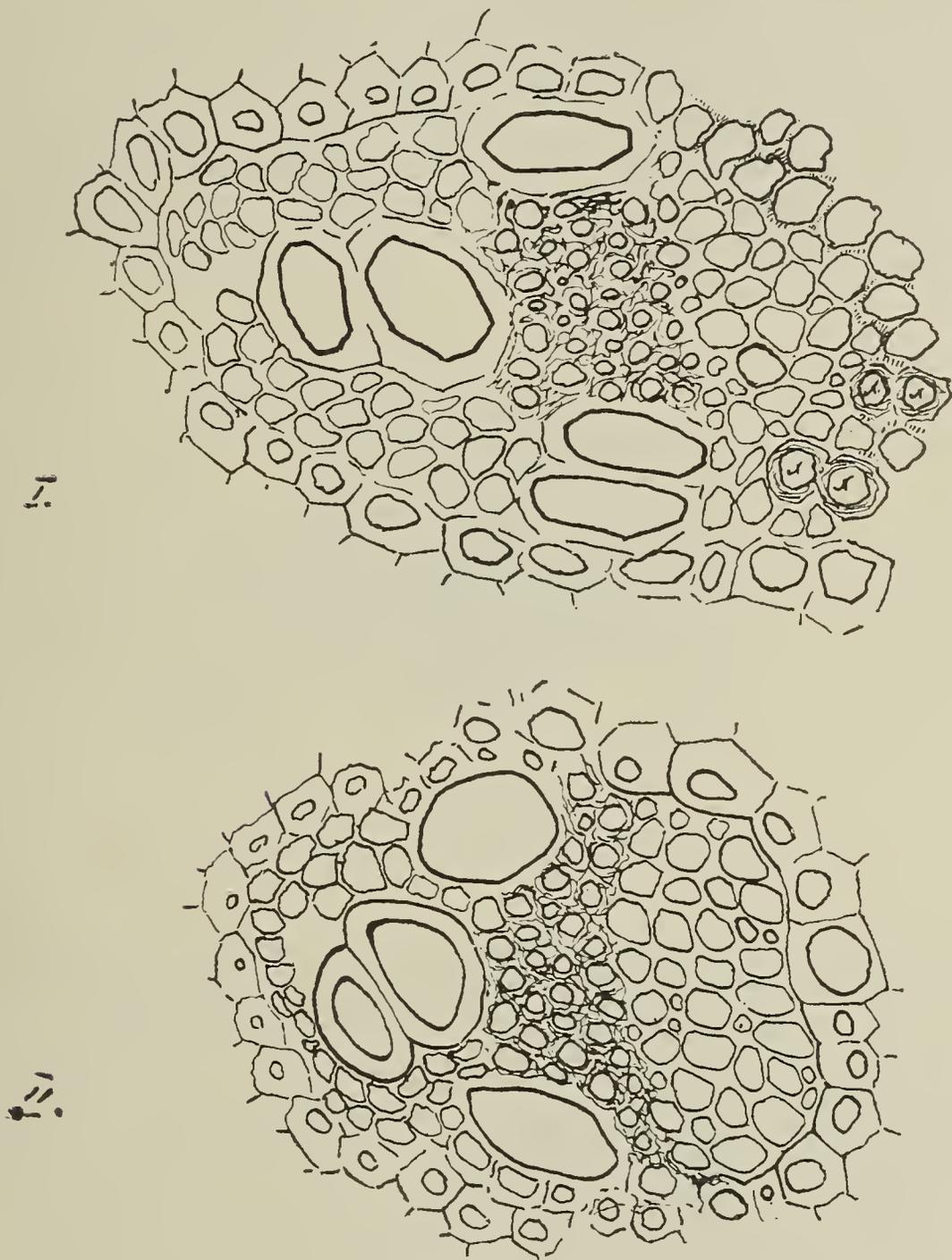


Fig. 144.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

ist dieses Beispiel wirklich ein ganz allein stehendes, denn sogar bei den *Marantaceae*, — wo gleichfalls nach den Ergebnissen Dembskis, um die Leitbündel der Gelenke herum Sclerenchym lagert, das mitunter sogar stärker entwickelt ist, als im Blattstiele¹⁾, — verholzt es dort nicht.

Bei den Gramineen verhält sich die Sache gerade umgekehrt. Fälle des völligen Verschwindens der Sclerenchym scheide der Ge-

¹⁾ cf. Dembski, l. c. p. 150.

fäßbündel werden nur als große Seltenheit angetroffen. Unter den von mir untersuchten Vertretern der Gramineen besitzt einzig und allein nur *Glyceria aquatica* Sm. in dem mit dem Bewegungspolster versehenen Gelenkteile des Astes Leitbündel, welche mehr oder weniger den angenommenen Anforderungen entsprechen. Bei dieser Art sind, wie wir bereits wissen, die Gefäßbündel unter dem Polster zurückgerückt, aber sie bilden in jedem Falle noch einen Ring (cf. Fig. 123 auf Seite 311), dessen dorsaler Teil vollständig im Collenchym eingebettet ist. Und hier an dieser Stelle eben ist es, wo die Phloënteile der Bündel keine Sclerenchym-scheiden besitzen, die an ihrer inneren, d. h. an der Xylemseite (Fig. 144, I), so gut entwickelt sind. Auf der Seite des Phloëms beobachtet man als Spur der im Internodium vollständig vorhandenen Scheide (Fig. 144, II) nur einzelne, oder auch zu zweien oder dreien vorkommende, nicht verholzte Xylemelemente (Fig. 144, I, xx).

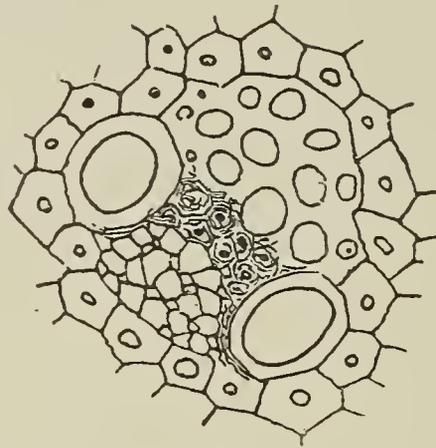


Fig. 145.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Bei allen übrigen Gräsern waren die Sclerenchym-scheiden im Gelenke sowohl außerhalb als auch innerhalb der Gefäßbündel ausgebildet und verdünnten sich, und auch dies nur selten, nur in der vorderen Zone, an der Grenze ihrer Hadrom- und Leptomteile. In denjenigen Fällen, in welchen die Gefäßbündel in die allgemeine Sclerenchym-masse eingebettet sind, zeichnen sich diese Scheiden von den übrigen Partien desselben durch den Charakter ihrer Elemente aus. Diese letzteren werden durch Floroglucin mit Salzsäure augenblicklich gefärbt und fallen durch ungewöhnlich kleine Zellräume auf (Fig. 145 und 146), während bei den übrigen Zellen dieses mechanischen Gewebes die Reaktion allmählich erfolgt und die Zellräume viel größer sind.

An den Seiten des Gelenkes und an der dorsalen Seite desselben, und zwar besonders deutlich in denjenigen Fällen, wenn die Bündel am Rande des Sclerenchym-s gelagert sind, pflegen die Zellräume der Scheide größer zu sein, was immerhin als keine allgemeine Erscheinung betrachtet werden darf.

Wenn die Gefäßbündel nicht mit einer gemeinschaftlichen Sclerenchym-masse verbunden sind, wie bei *Zea* oder *Zizania* (Fig. 142), sondern im Parenchym oder Collenchym liegen, so ist es selbst-

verständlich, daß ihre Scheiden sofort zu unterscheiden sind. Floroglucin zeigte in allen solchen Fällen die vollständige Verholzung derselben an. Diese Scheiden bestehen entweder aus mehreren Platten dickwandiger Elemente (vgl. Fig. 146: *Zizania aquatica*), oder es ist nur eine Reihe solcher Elemente vorhanden, wie zum Beispiel bei *Avena sativa* in den äußeren Gefäßbündeln. Mit einem Worte: Das Vorhandensein von verholzten Sclerenchym-scheiden um die Leitbündel in den Gelenken der Blütenstände der Gramineen muß als eine allgemeine Erscheinung für diese Pflanzengruppe betrachtet werden, im Gegensatze zu den bisherigen Darstellungen, welche auf die Untersuchung von Vertretern der Mono- und Dicotyledonen begründet sind, die mit Gelenkpolstern ausgerüstet sind.

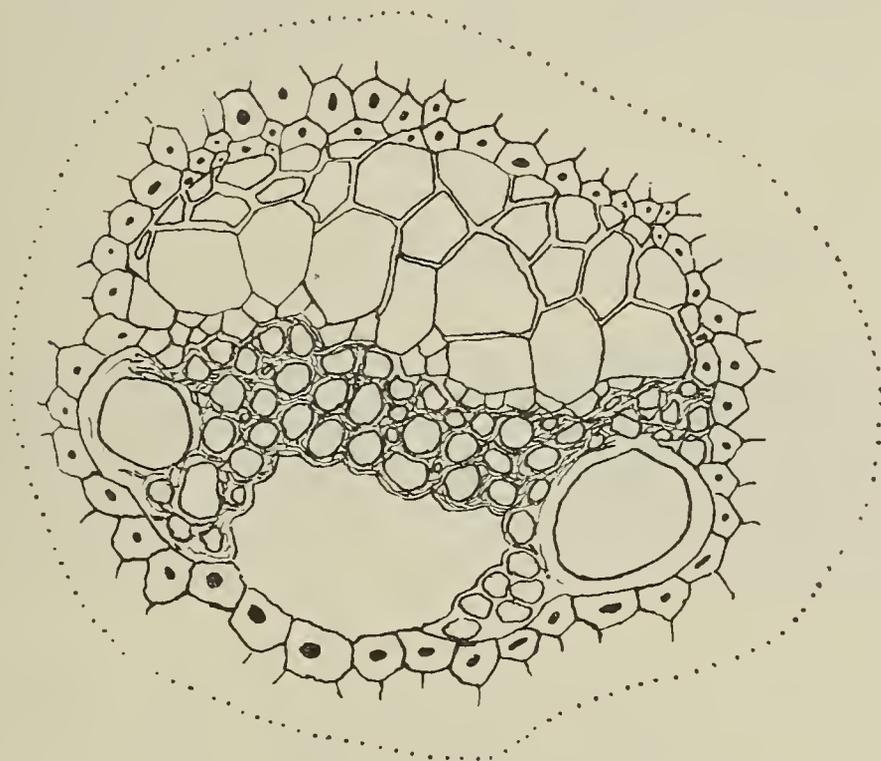


Fig. 146.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Was die innere Differenzierung der Xyleme und Phloëme im Internodium und im Gelenke anbetrifft, so ist der Unterschied, welcher sowohl hier wie dort bemerkt wird, ein so unbedeutender und besonders ein so unbeständiger, daß ich ihm keinerlei prinzipielle Bedeutung zuschreiben kann.

Bei *Glyceria* z. B. sind die Bündel annähernd von gleicher Größe und von gleichem Bau; es wird aber außerordentlich oft beobachtet, daß im Gelenke die Anzahl der seitlichen großen Gefäße wächst (vergl. Fig. 144, I), ebenso wie das vasale Parenchym, in dessen Mitte die ursprünglichen Gefäße gelagert sind, sich vergrößert (Fig. 144, I u. II).

Bei *Dactylis glomerata* sind in den Gelenkpolstern (Fig. 147, II) die Gefäßbündel des inneren Kreises, allgemein gesagt, nicht nur größer als ihre Internodialteile (Fig. 147, I), sondern auch die Grundelemente des Phloëms und Xylems differieren gleichfalls in der Größe.

Im Gelenke sind sie größer (Fig. 147, II), aber außerdem beobachtet man im Xylem hier in der Mehrzahl der Fälle kein großes zentrales Gefäß, wie solches im Internodium stets deutlich sichtbar ist (Fig. 147, I). Ferner ist noch zu bemerken, daß im Polster die Nachbarbündel oft miteinander verschmelzen, und alsdann wird, anstelle der großen zentralen Gefäße, welche man noch in den

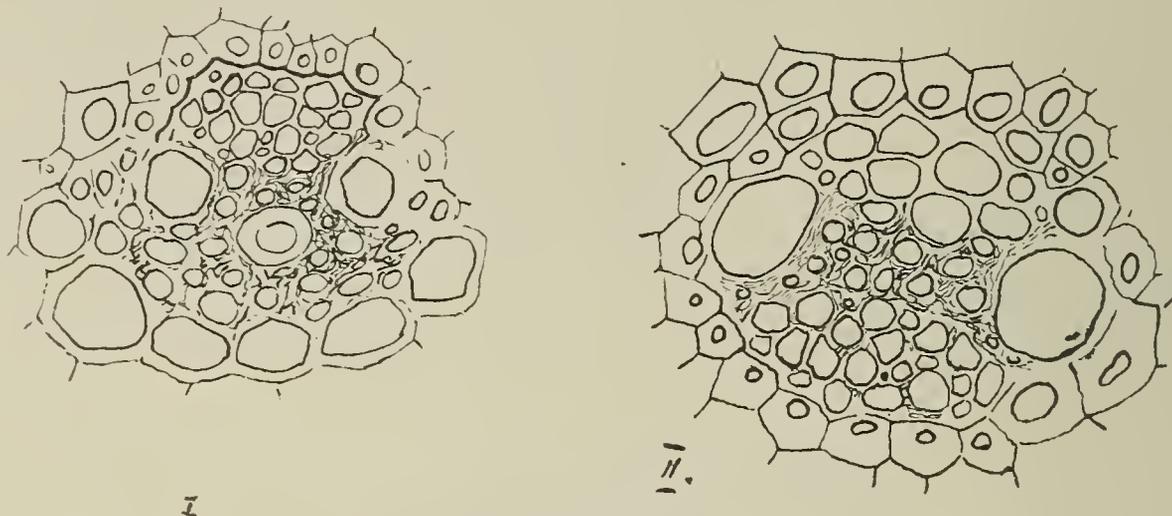


Fig. 147.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

akropetalen Teilen des Polsters (Fig. 148, I) wahrnehmen kann, der ganze Raum zwischen den äußersten Gefäßen durch regelmäßige Reihen von kleinen, stark verholzten Elementen ausgefüllt (Fig. 148, II).

Dieselbe Erscheinung der Verschmelzung der Gefäßbündel in den Gelenkteilen der Seitenachsen des Blütenstandes wird auch

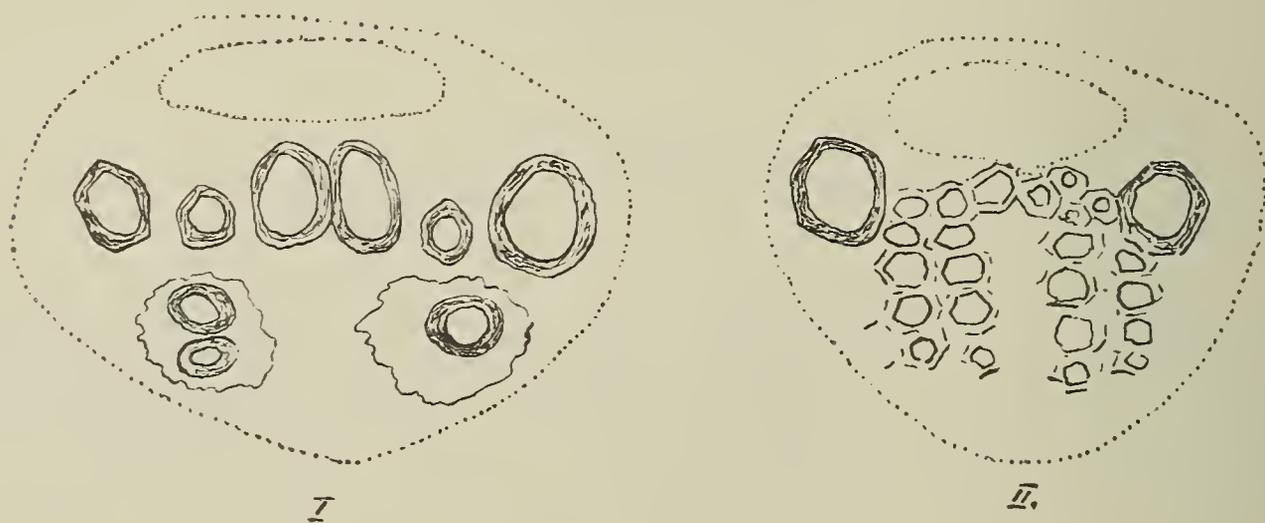


Fig. 148.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

bei *Festuca* beobachtet, wo der Vorgang sich in genau derselben Weise abspielt wie bei *Dactylis*.

Bei *Bromus* sind an den Seiten des Bündels zwei große Gefäße gelagert, vor denselben liegen, eines hinter dem andern, zwei ursprüngliche Gefäße, an deren Seiten bis dicht an die Sclerenchym-scheiden heran, der ganze Raum mit nicht verholztem Vasalparenchym ausgefüllt ist. An der Grenze des Hadroms, sich zwischen die Gefäße einkeilend, erstrecken sich die kleinen Elemente des

Xylemteiles des Bündels (Fig. 149), welche Schwendener „eine Querzone verdickter Zellen“¹⁾ nennt.

Im Bewegungspolster besteht der ganze Unterschied nur darin, daß diese letzteren Elemente sich etwas schwächer entwickeln, d. h.

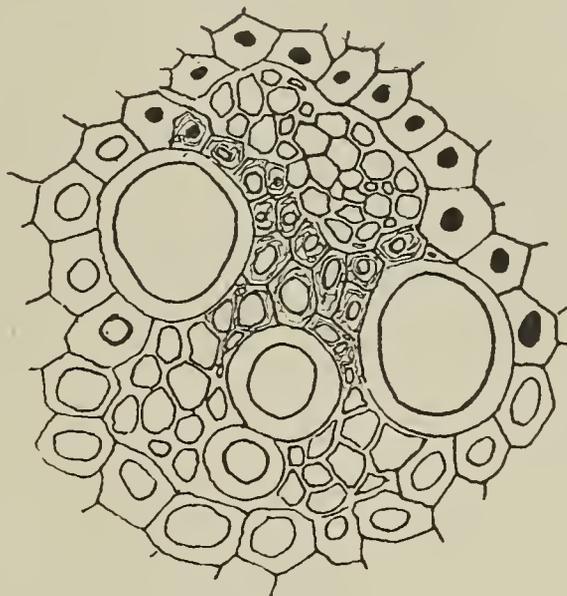


Fig. 149.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

es sind deren weniger vorhanden, ihre Zellräume sind größer und folglich auch die Wände dicker, als im Internodium.

Bei *Glyceria aquatica* ist, wie aus den oben beigefügten Abbildungen ersichtlich ist (Fig. 144, I u. II), im Gelenke das Vasal-

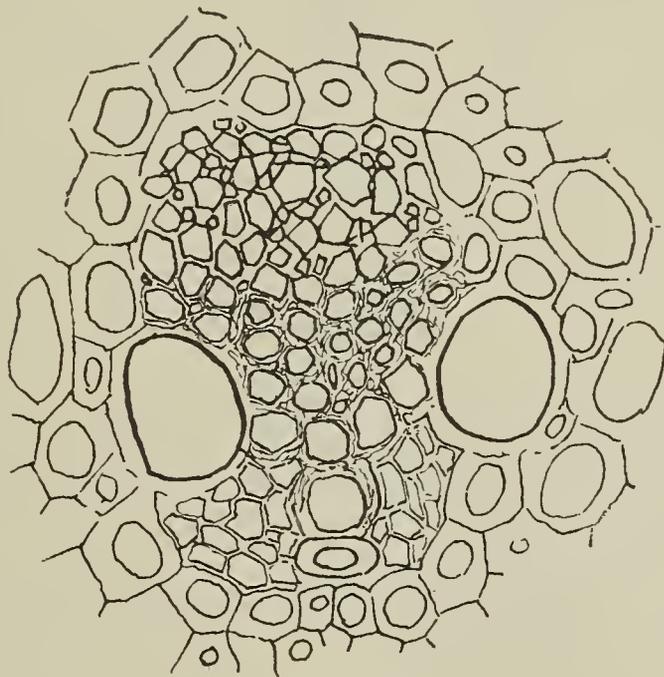


Fig. 150.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

parenchym des Xylemteiles der Bündel kräftiger entwickelt (Fig. 144, I), dafür ist das Phloëm räumlich viel kleiner als dasjenige, welches in den internodialen Teilen der Äste vorhanden ist (Fig. 144, II).

¹⁾ Dr. S. Schwendener, l. c. p. 177.

Bei *Briza media* (Fig. 150) ist keinerlei Unterschied im Bau der Bündel im Gelenk und im Internodium zu bemerken. Sowohl hier wie dort werden die Seiten ihrer Xylemteile von großen Gefäßen eingenommen, während der zwischen ihnen liegende Raum wie gewöhnlich mit einer großen Anzahl von „verdickten Zellen“ eingenommen wird, vor welchen zwei ursprüngliche Gefäßelemente lagern. Das vasale Parenchym und die Phloëmenteile der Bündel sind in beiden Partien des Astes ebenfalls ganz gleich entwickelt.

Panicum sanguinale besitzt im Internodium Gefäßbündel mit zerrissenen ursprünglichen Gefäßen, ähnlich wie bei dem allbekannten *Zea*; im Gelenke beobachtet man anstatt des schizogenen Ganges zwei Reihen (gewöhnlich von je drei oder vier Elementen) mäßig großer Tracheen.

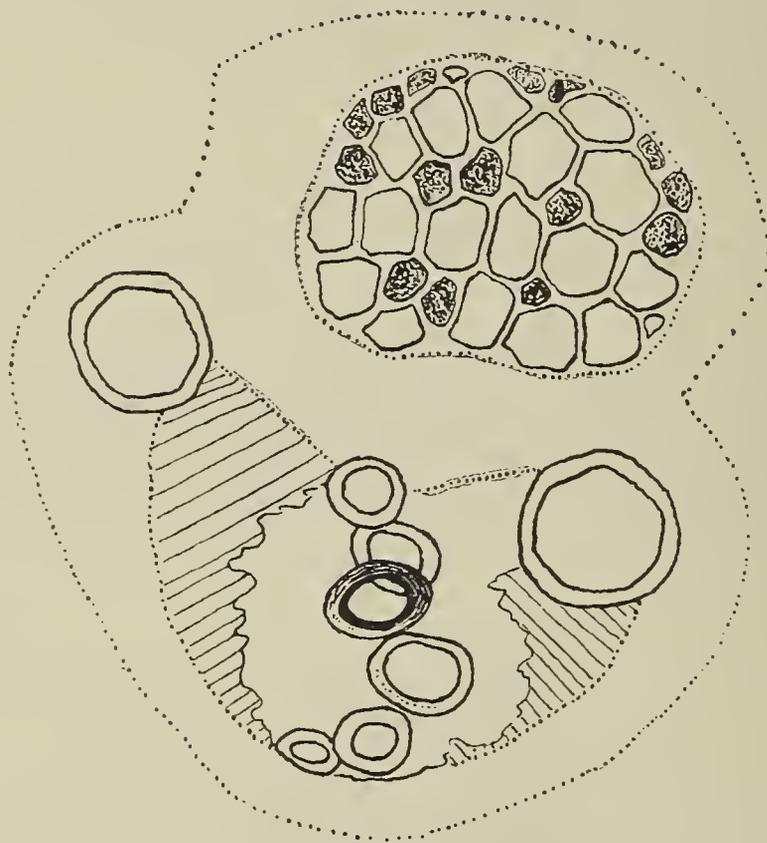


Fig. 151.

Genau dasselbe ist von der Mehrzahl der Gefäßbündel von *Avena sativa* zu sagen, bei welcher die Phloëmpartien durch Regelmäßigkeit ihrer Lagerung und die Größe der Siebröhren in die Augen fallen (Fig. 151, das Phloëm ist detailliert gezeichnet, die übrigen Teile schematisch), welche in dieser letzteren Beziehung nur den Siebelementen von *Zizania aquatica* (cf. Fig. 146) nachstehen und keinerlei irgendwie charakteristische Unterschiede im Bau der Bündel ihrer Gelenke im Vergleich zu den Internodien erkennen lassen.

Diese angeführten Beispiele, deren Anzahl ich nicht für nötig halte, durch die Aufzählung aller von mir in dieser Beziehung untersuchten Objekte zu vergrößern, scheinen mir hinreichend zur Bestätigung des oben gesagten zu sein.

Das, was z. B. Br. Dembski als Regel in den Gelenken der *Marantaceae*¹⁾ beobachtete, nämlich die außergewöhnlich kräftige

¹⁾ cf. Dembski, Br., l. c. p. 150.

Entwicklung der engen Gefäße (welche, da sie keinen Platz mehr innerhalb der Sclerenchymischeide haben, im Grundparenchyme eingebettet sind), oder eine Verkürzung aller Hauptelemente der Bündel, konnte ich bei den Gramineen nicht wahrnehmen.¹⁾

* * *

Allgemeine Ergebnisse und Schlußfolgerungen.

Wie also aus dem oben gesagten ersichtlich ist, verfügen die Gramineen über außerordentlich verschiedenartige Bewegungseinrichtungen. Einerseits sind „die wulstförmig verdickten Basen der Blattscheiden“²⁾ unter dem Einflusse eines äußeren Reizes zu einem ungleichmäßigen Wachstume befähigt, demzufolge der ganze Halm wieder in seine ursprüngliche Lage zurückkehrt; andererseits sind die Blütchen derselben mit autonom tätigen Organen in Form von Lodiculae³⁾ versehen, welche zur Öffnung ihrer Hüllen dienen, und schließlich erfolgt die seitliche Abspreizung der anfänglich zusammengefalteten, oft sehr zahlreichen und stark verzweigten Blütenstände wiederum durch in ihrer Tätigkeit von Schwerkraft und Licht unabhängige, spezielle Gewebepolster, welche sich entweder an beiden, oder auch nur an der einen Seite des Spreizungswinkels befinden.

Alle meine vergleichenden anatomischen Untersuchungsergebnisse sprechen direkt dafür, daß die Gebilde letztgenannter Kategorie topographisch und genetisch nichts anderes sind als differenzierte Rindenteile, welche örtlichen speziellen Funktionen angepaßt worden sind. Diese Differenzierung äußert sich in verschiedener Weise. Äußerlich erscheint dieselbe in den meisten Fällen genau in derselben Weise, wie bei denjenigen „Polstern“, welche M. Moebius untersuchte; wie dort, so auch hier bilden diese Organe „Anschwellungen, welche sofort durch Gestalt und Färbung auffallen“. Diese Polster sind mit einer mitunter stark mit Härchen besetzten Epidermis umgeben (*Zea*, *Brachypodium*, *Zizania*); manchmal ist diese Behaarung hier schwächer, als an den übrigen Teilen des Stengels (*Holcus*, *Phragmites* u. a.), oder endlich diese Behaarung ist hier überhaupt nicht vorhanden, wie z. B. bei *Hierochloa*, *Stipa*, *Festuca* u. a. m.

Der Charakter und Bau der Elemente der Epidermis ist, wie solches auch von Dembski bei den *Marantaceae* beobachtet wurde,

¹⁾ Rudolph, K., macht auf noch eine Eigentümlichkeit im Bau der Gelenkpartien der Gefäßteile der Bündel aufmerksam, welche wiederum den Gelenken und Internodien der Gramineen allgemein eigen ist: nach seinen Beobachtungen ist das vasale Parenchym „im Gelenke vollständig unverholzt und dünnwandig“. (l. c. p. 414.)

²⁾ Haberlandt, l. c. p. 500.

³⁾ Vergl. die Untersuchungen von Hackel, E., Über das Aufblühen der Gräser. (Bot. Zeitg. 1880); und „Untersuchungen über die Lodiculae der Gräser (Bot. Jahrb. für Syst. Pflanzengeschichte u. Pflanzengeographie. 1881.) und von Zuderall, Heinz, Über das Aufblühen der Gräser (Sitzber. d. K. Ak. d. Wiss. in Wien. Oktober 1909.) u. v. Jul. Schuster, Über die Morphologie der Grasblüte. (Flora. B. 100. H. 2.)

bei den Entfaltungspolstern der Gramineen stark verschieden von der höher hinauf an der Achse befindlichen Rinde. Bei dieser letzteren sind die Zellen (bei allen von mir überhaupt untersuchten Gramineen) langgestreckt, ihre äußeren wellenförmigen Wände sind unterbrochen, stark verdickt; in den Polstern wird in den meisten Fällen keine solche Regelmäßigkeit der Lagerung beobachtet, und wenn eine solche vorhanden ist, so haben die Zellen hier eine andere Gestalt und bilden gar keine Spaltöffnungen, welche sich so zahlreich reihenweise im Internodium erstrecken.

In dieser Beziehung sind die Polster der Gramineen analog den Bewegungsgelenken aufgebaut, wie solche die Vertreter der von Heald, Preuß und Moebius untersuchten Gattungen aufweisen; sie unterscheiden sich aber von den Marantaceen, bei denen gerade die Epidermis der Bewegungsgelenke besonders reich an Spaltöffnungen sind.¹⁾

Histologisch bestehen die Polster 1) entweder ausschließlich aus dickwandigem (*Phragmites*, *Bromus secalinus*), oder aus dünnwandigem Parenchym (*Hierochloa*, *Stipa*, *Agrostis*, *Graphephorum*, *Bromus arvensis*, *Festuca rubra*, *Dactylis*, *Avena*, *Secale* u. a. m.), welches mehr oder weniger reich mit Poren und in den meisten Fällen mit deutlichen Intercellularräumen versehen ist; 2) oder aber das diese Entfaltungspolster bildende Gewebe verändert sich in dem Sinne, daß es einen collenchymatischen Charakter annimmt (*Poa annua*, *Brixa*, *Anthoxanthum*, *Zea Mays*, *Festuca glauca* u. a. m.)

Hierbei wird häufig der dorsale Teil des Polsters derartig differenziert, daß die äußersten Schichten desselben, die aus ihrem Umfange nach großen, parenchymatischen oder collenchymatosen, wie eben gezeigt, Elementen bestehen, auf einem feinzelligen, dickwandigen Gewebe lagern, welches an das die Gefäßbündel umschließende Sclerenchym anstößt (*Brixa*, *Zizania*, *Milium* u. a. m.). Dieses feinzellige Collenchym ist in den meisten Fällen nichts anderes, als ein zum Zwecke der Biegungsfähigkeit formveränderter Teil des Sclerenchymringes, wie solcher in den Internodien der Blütenäste entwickelt ist.

Die Gruppierung der Sclerenchymelemente und der Gefäßbündel zeigt deutlich, daß außer den durch die Untersuchungen von Schwendener²⁾, Moebius³⁾, Preuß, Dembski⁴⁾, Heald⁵⁾, u. A. festgestellten Typen für „biegungsfähige Organe“ auch noch anderweitige Konstruktionen als möglicherweise vorhanden anerkannt werden müssen, welche dieselbe Aufgabe haben.

¹⁾ Dembski, l. c. p. 161.

²⁾ Schwendener, S., Die Gelenkpolster von *Phaseolus* und *Oxalis*. (Sitzber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. XII. 1898.) und die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*. (Ibidem. XIV. 1897.)

³⁾ l. c.

⁴⁾ Dembski, B., O budowie i mechanizmie ruchow lisci u Marantowatych. (Rozpr. Ak. Um. w Krakowie 1897. cf. Fig. 13 u. 14 t. III.)

⁵⁾ Heald, Contribution to the compar. histol. of pulvini (zitiert nach Dembski).

In der größten Mehrzahl der von mir beobachteten Fälle erscheint als Bedingung der „Biegungsfähigkeit“ das Verschwinden des vollen Sclerenchymringes¹⁾ und die Lagerung der Sclerenchym- und Leitelemente auf die eine Seite des Astes in Form einer Platte oder Hufeisens, auf welchen das von unten durch Collenchym unterstützte Bewegungsgewebe aufliegt. (*Glyceria aquatica*, *Brixa media*, *Milium effusum*, *Stipa pennata*, *Panicum sanguinale*, *Zizania aquatica*, *Zea*, *Mays* u. a.)

In anderen Fällen (*Festuca*, *Bromus secalinus*, *Bromus arvensis*, *Grapphephorum* etc.) unterscheidet sich die Gruppierung der Gewebe von der vorerwähnten dadurch, daß die sclerenchymatischen Elemente entweder selbst, oder in Verbindung mit den sclerotischen, einen Cylinder oder aber ein geschlossenes dreikantiges Prisma bilden, auf zwei von dessen Seiten sich das Bewegungsgewebe stützt.

Es versteht sich von selbst, daß, vom Prinzipie der Biegungsfähigkeit ausgehend, der erstere Typus als der zweckentsprechendere anerkannt werden muß, wegen des Aufbaues der „höheren Ordnung“, umsomehr, als gerade er uns ein Beispiel gibt (*Glyceria aquatica*), wo nicht nur im Gelenke die Hälfte, und sogar mehr, des internodialen Sclerenchymringes verschwindet, sondern wo auch die Gefäßbündel ihre „faserigen“ Scheiden auf der Seite des Bewegungspolsters verlieren.

Bei Berücksichtigung des eben Gesagten muß bemerkt werden, daß *Glyceria aquatica* als ein Vertreter der Gramineen anerkannt werden muß, der seine Gelenke im höchsten Grade den Forderungen der Biegungsfähigkeit angepaßt hat.

Die Funktionsfähigkeit der Polster (resp. Gewebe) beruht entweder ausschließlich auf dem Turgor der Zellen, welcher immer mehr und mehr zunimmt zur Zeit der Entfaltung der Achsen, die genau mit der Blütezeit derselben zusammenfällt und deren Lage dann Schritt für Schritt durch den Wachstumsprozeß der Zellen gefertigt wird (wobei mitunter eine vollständige Verholzung ihrer Membrane eintritt); oder aber die Pflanze bringt außer den durch den Turgor hervorgerufenen Kräften auch noch die Schwellungsfähigkeit der Zellmembrane zur Anwendung; — oder endlich, auf ihnen ruht fast ausschließlich die ganze Arbeit dieser oder jener Lagerung der Äste des Blütenstandes im Raume.

In den ersten beiden Fällen findet folglich anfangs unter dem Einflusse der wachsenden Zunahme des Turgors eine ungleichmäßige Ausdehnung der Zellmembrane statt, die natürlich bedingt wird durch die verschiedenartigen Eigenschaften derselben in zwei perpendikular zueinander liegenden Ebenen. Darauf folgt in demselben Sinne Schritt für Schritt auch das Wachstum der Zellen des Bewegungsgewebes, welches sehr häufig auf einer mechanischen Collenchymunterlage ruht. Mit anderen Worten: die Zellen des Bewegungsgewebes vergrößern sich nach allen Richtungen, vorzugsweise aber in der Radialrichtung des Querschnittes des Gelenkes,

¹⁾ Was übrigens vollständig den allgemeinen Bedingungen der Biegungsfähigkeit entspricht. —

d. h. auf demselben Wege, wie dies bei den *Menispermaceae* geschieht.¹⁾ Eine Ausnahme stellt *Bromus lanuginosus* dar, wo eine besonders starke Vergrößerung in tangentialer Richtung beobachtet wird.

Daß dieses „Streckungswachstum“ nur in Ausnahmefällen (*Bromus lanuginosus*) von Zellteilung und Zellvermehrung begleitet zu werden pflegt, wird durch die Abwesenheit von Teilungsfiguren oder von jungen Zellmembranen bewiesen.²⁾

Wenn die Wachstumsperiode der Zellen abgeschlossen ist, kann die Funktion des Polsters noch weiter fort dauern, und zwar wiederum infolge des intracellularen Turgors, vorausgesetzt, daß die Elemente des Bewegungsgewebes nicht definitiv die Fähigkeit verloren haben, ihre Membranen ausdehnen zu können.

Die wachsende Zunahme des Turgors, welcher sich um mehrere Atmosphären auch in denjenigen Fällen erhöht, wenn die Hauptrolle an der Spreizungstätigkeit der Achsen der Schwellfähigkeit der Membrane zufällt (*Anthoxantum odoratum*), verdanken die Polster dem Zutritte der Nitrite und Nitrate in dieselben, welche anfänglich fast ausschließlich im zentralen Markparenchym konzentriert sind. Nur in Ausnahmefällen gelang es mir nicht, diese Turgorogene im Innern der Schwellgewebe zu konstatieren.

Die Bewegungspolster sind entweder nur den Seitenästen $n + 1$ Ordnung eigen (*Poa annua*, *Bromus*, *Brachypodium*, *Phragmites*, *Elymus*, *Aegilops*, *Milium*, *Cinna*, *Panicum*, *Zizania* u. a. m.), oder es sind auch die Achsen n -Ordnung mit ihnen versehen (*Poa sudetica*, *Dactylis*, *Grapphephorum*, *Brixa*, *Holcus* u. a. m.).

Im Laufe der Zeit, nach Beendigung der Blüteperiode, werden die Polster, falls sie nicht verholzen, runzelig und fallen zusammen, wobei ihr Gewebe stellenweise sogar zerreißt und infolgedessen eine Rückbewegung des Astes erfolgt.³⁾ Wenn alsdann an der entgegengesetzten Seite des Gelenkes Parenchym vorhanden ist, so kann dasselbe gleichfalls lebhaften Anteil an der Rückwärtsbewegung der Achse nehmen (*Dactylis*). Bei der Verholzung der Wände der Zellen des Gewebes des Polsters behalten natürlich die Äste des Blütenstandes ihre Lage bei.

In einigen wenigen Fällen besitzen die verzweigten Blütenstände nicht nur überhaupt keine Bewegungsorgane (*Oryza*, *Setaria*, *Melica*, *Alopecurus*), sondern es verwachsen sogar auf eine gewisse Strecke die Seitenachsen derselben mit der Hauptachse, wie zum Beispiel bei *Alopecurus*.

München-Warschau, 1904—1909.

¹⁾ Rudolph, Karl, l. c. p. 417.

²⁾ Dieselbe Erscheinung beobachtete K. Rudolph bei den *Menispermaceae*; er sagt: „Es ist also das Streckungswachstum der Gelenkzellen auch hier und da von Zellteilungen begleitet; eine ausgiebige Zellvermehrung findet aber bei der Nutation nicht statt.“ l. c. p. 417.

³⁾ Daraus geht deutlich hervor, daß die untersuchten Gebilde unbedingt zur Kategorie der Haberlandtschen „lebenden Bewegungsgewebe“ gerechnet werden müssen. Sie müssen der III. der von ihm aufgestellten Gruppen zugeteilt werden, welche diejenigen Bewegungen umfaßt, die durch ungleichmäßiges Wachstum oder durch Turgorschwankungen der spezialisierten lebenden Bewegungsgewebe hervorgebracht werden.

Druckfehler-Berichtigung

zu „Woycicki, Z.: Über die Bewegungseinrichtungen an den Blütenständen der Gramineen“.

(Bd. XXVI, Abt. I, Heft 2.)

Seite 190; Zeile 11 von unten: lies „schon lange“ statt „mir“.

Seite 190; Zeile 12 von unten: lies „oekologisch und physiologisch“ statt „sehr flüchtig“.

Seite 190; Zeile 2 von unten: lies „gamo“ statt „gammo“.

Seite 192; Zeile 10 von unten: lies „Variation“ statt „Variationsfähigkeit“.

Seite 198 (Fußnote): lies „Pozaryski“ statt „Pozryski“.

Seite 245; Zeile 7 von oben: lies „Wänden“ statt „Elementen“.

Seite 251; Zeile 9 von oben: lies „Valesiaca“ statt „Vallesiaca“.

Seite 280; Abbildung 93: lies „A“ statt „V“.

Seite 281; Zeile 10 von oben: lies „in den Grenzpartien“ statt „im oberen Teile“.

Seite 293: Unter der Gruppenbezeichnung Avenaceae fehlt der Speziesname „Avena sativa L.“.

Seite 293: Unter der Fig. 108 fehlt die Bemerkung: „fünffache Vergrößerung“.

Seite 297; Zeile 9 von unten: lies „im völlig tätigen Bewegungspolster“ statt „im Bewegungspolster“.

Seite 311; Zeile 5 von unten: lies „Fig. 123, III“ statt „Fig. 123, I“.

Seite 326: Fig. 141 ist ohne Buchstabenbezeichnung; die linke Fig. = A; die rechte = B.

Seite 340; Zeile 22 von oben: lies „n+1“ statt „n+1 n“.
