

# Beiträge zur Kenntnis der mechanischen Gewebesysteme in Stengel und Blatt der Umbelliferen.

Von

Georg Funk, Gießen.

Mit Tafel I—V.

## Einleitung.

Vorliegende Arbeit ist das Ergebnis einer Reihe von Untersuchungen, die von Winter 1906/07 bis Sommer 1908 zum größten Teil im botanischen Institut zu Gießen ausgeführt wurden. Es lag denselben zuerst die Absicht zugrunde, die Beziehungen der anatomischen Merkmale der Umbelliferen unter genauester Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse zum natürlichen System näher kennen zu lernen. Die Fragen der systematischen Anatomie, mit denen sich Trécul<sup>1)</sup>, Gêneau de Lamarlière<sup>2)</sup>, van Noenen<sup>3)</sup>, Drude<sup>4)</sup>, Nestel<sup>5)</sup> u. a. beschäftigt hatten, wollte ich nach allgemeineren Gesichtspunkten behandeln. Ich begann meine Arbeit damit, das zur Verfügung stehende Alkohol- und lebende Material nach allen Richtungen hin anatomisch zu untersuchen. Sehr bald kam ich zur Erkenntnis — auch durch das Studium der einschlägigen Literatur —, daß für die anatomisch-systematische Scheidung der Umbelliferen-Untergruppen das mechanische Gewebe nächst den Sekretbehältern die wichtigsten Gesichtspunkte abgeben könne. Deshalb beschränkte ich mich darauf, das mechanische Gewebesystem

<sup>1)</sup> Trécul, Des vaisseaux propres dans les Umbellifères. (Compt. rend. T. 63. 1866.)

<sup>2)</sup> Recherches morphologiques sur la famille des Umbellifères. Th., Paris 1893.)

<sup>3)</sup> Noenen, F. v., Die Anatomie der Umbelliferen-Achse in ihrer Beziehung zum System.

<sup>4)</sup> Umbelliferen. (Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. III. 8. 1898.)

<sup>5)</sup> Beiträge zur Kenntnis der Stengel- und Blattanatomie der Umbelliferen. [Diss.] Zürich 1905.

allein zu studieren. Dabei ergaben sich aber bald ungeahnte Schwierigkeiten. Es war unmöglich, den ganzen Formenkreis der Umbelliferen seiner Struktur nach in der mir zur Verfügung stehenden Zeit und an dem mir vorliegenden Material kennen zu lernen. Da bekanntlich in den feineren Merkmalen innerhalb kleiner Gruppen und auf den ersten Blick auch in den wichtigeren Merkmalen eine so starke Verschiedenheit der Typen, eine fast regel- und gesetzlose Modifikation herrscht, bin ich der Ansicht geworden, daß eine nahezu vollständige Kenntnis der Formen zur Abgabe eines systematisch wertvollen Urteils unbedingt nötig ist. Oft tritt der Fall ein, daß an einer bisher noch nicht untersuchten Spezies Verhältnisse aufgedeckt werden, die plötzlich Licht in die Systematik der betreffenden Gruppe werfen, oder die bereits aufgestellten systematischen Urteile wieder als irrig erscheinen lassen. Die Autoren, die sich bis jetzt mit diesem Stoffe, der systematischen Deutung der Umbelliferenanatomie, befaßt haben, sind zu keinen bedeutenden Resultaten gekommen. Das Bestreben, ein auf anatomische Verhältnisse der Vegetationsorgane aufgebautes System für die Umbelliferen zu schaffen, hat schon mehrmals zur Aufstellung von Gruppen geführt, unter die sich alle Umbelliferen nach ihren anatomischen Merkmalen einordnen lassen sollen. Besonders berücksichtigt wurde hierbei die Lage der Sekretkanäle, worauf Trécul seine Gruppen begründet, dann aber auch besonders das Fehlen oder Vorhandensein markständiger Gefäßbündel in Verbindung mit den Lageverhältnissen der Sekretkanäle. Schon G. de Lamarlière hatte einen besonderen Weg eingeschlagen. Er spricht der Reihe nach die natürlichen Gruppen der Umbelliferen durch und sucht das natürliche System, das sich auf morphologische Merkmale der Blüten und Früchte aufbaut, auch durch Befunde in der Struktur der Vegetationsorgane zu ergänzen. Auch van Noenen hat uns in der Zusammenstellung seiner Resultate für die einzelnen natürlichen Gruppen charakteristische anatomische Merkmale angegeben. Letzterer Arbeit ist das Verdienst nicht abzuspochen, daß sie uns den Weg zeigt, die Hauptunterschiede zu erkennen, die zwischen dem anatomischen Verhalten der drei Unterfamilien bestehen, den Hydrocotyloideen und Saniculoideen<sup>1)</sup> auf der einen, den Apioideen auf der anderen Seite. Dennoch hat van Noenen wohl zu einseitig die Stengel-anatomie berücksichtigt und wäre sicher zu wertvolleren Ergebnissen gelangt, wenn er auch die Blatt-anatomie vergleichsweise herangezogen hätte. (Ich hoffe, unter Berücksichtigung entwicklungsgeschichtlicher Tatsachen, in die uns Haberlandt und Ambronn<sup>2)</sup> eingeführt haben, an anderer Stelle auf die anatomisch-systematische Charakterisierung der Umbelliferen zurückzukommen.)

Die umfassendste Übersicht über die Familie hat uns in dieser Hinsicht Drude gegeben. Wie die Arbeit von Nestel zeigt, lassen sich die einzelnen Arten aus den verschiedensten natürlichen

<sup>1)</sup> Systematische Gliederung der Umbelliferen nach Drude (l. c. p. 114. 115).

<sup>2)</sup> Vergl. Literaturverzeichnis am Schluß der Arbeit.

Gruppen sehr gut in das Drudesche System einordnen und danach bestimmen. Es ist ein künstliches System, das die Frage nach den natürlichen verwandtschaftlichen Gruppen ganz außer acht läßt und in dem oft genug ganz heterogenes nebeneinander gestellt werden muß. Mir war es vorerst darum zu tun, den systematischen Wert der einzelnen Gewebemodifikationen festzustellen, um die Beziehungen der Anatomie zum natürlichen System daran anknüpfend sicherer verfolgen zu können. Das konnte unter Umständen schon an einer kleineren Anzahl frisch untersuchter Objekte geschehen.

Die Werke der erwähnten Autoren waren für mein Thema in erster Linie zu benutzen. Auf die ältere Literatur hier einzugehen, halte ich für erläßlich, weil dieselbe von Lamarlière und Drude vollauf verwertet ist.<sup>1)</sup> Die Literatur, die ich in biologischen und physiologischen Fragen herangezogen habe, ist in den betreffenden Abschnitten meiner Arbeit zitiert.

Ich ließ mich bei meinen Untersuchungen von der Frage leiten, ob diese Mannigfaltigkeit der Anatomie im Stamm sowohl wie im Blatt, die in der Hauptsache auf die Qualität und Konstellation der einzelnen Stereome zurückzuführen ist, überhaupt für die Systematik verwertet werden kann. Wir sehen, daß das Ziel der Pflanze, ihren Gliedern die nötige Festigkeit zu gewähren, innerhalb ganz kleiner Gruppen auf die verschiedenste Art erreicht wird; es fragt sich nun, sind diese verschiedenen Modifikationen, die „Typen“ Schwendeners, reine Anpassungserscheinungen an äußere Verhältnisse oder nicht, so daß sich die Systematik in letzterem Falle ihrer mit Recht als Charaktere dieser und jener Gruppe bedienen kann. Um sich aber überhaupt ein Urteil über die Brauchbarkeit der Merkmale des mechanischen Systems für die Systematik zu verschaffen, war es unerläßlich, durch Untersuchungen biologischer Natur diese auf ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen hin zu prüfen. Ich habe deshalb versucht, durch eine Reihe anatomisch-biologischer Beobachtungen, stete Beachtung der Standortsverhältnisse, sowohl der Art wie des Individuums, diese Seite näher zu beleuchten. Weiterhin bin ich auf Verhältnisse in dorsoventralen Organen gestoßen, die bisher völlig unbeachtet geblieben sind. Sie entbehren jeglichen Zusammenhangs mit systematischen Fragen, dürften jedoch, da sich die Verholzung des subepidermalen Kollenchyms offenkundig abhängig erweist von dessen Lage auf Ober- oder Unterseite eines plagiotropen Organs, als Beitrag zur Kenntnis der Verholzungserscheinungen überhaupt von allgemeinerem physiologischen Wert sein.

Ich hatte in der Literatur vielfach mit Unklarheiten der Terminologie zu kämpfen; vor allem sind es die Bezeichnungen Bast, Sklerenchym, sogar auch Kollenchym, die durchaus nicht einheitlich gebraucht werden.

Erwähnt sei beispielsweise nur, daß Pick<sup>2)</sup> die subepidermalen

<sup>1)</sup> Eine übersichtliche Zusammenstellung der Literatur über Umbelliferen-Anatomie findet man bei G. Lamarlière. p. 18 ff.

<sup>2)</sup> Beiträge zur Kenntnis des assimilierenden Gewebes armlaubiger Pflanzen. [Dissert.] Bonn 1887. p. 15.

Stränge von *Foeniculum officinale*, *Anethum graveolens* und *Seseli annuum* für Sklerenchym erklärt, die doch zweifellos typisches Kollenchym darstellen, und van Noenen die Bündel gleicher Lage bei verschiedenen *Peucedanum* für Kollenchym ansieht, obwohl hier infolge der Verholzung die Bezeichnung sklerotische Faser<sup>1)</sup> vorteilhafter gewesen wäre.

Gerade die Erscheinung, daß die Kollenchymzellen oft verholzen und dadurch in sklerotische Fasern übergehen, ist, obwohl für Umbelliferen längst bekannt, viel zu oberflächlich untersucht worden. Wohl erwähnt G. de Lamarlière dieselbe für verschiedene Gattungen, z. B. *Peucedanum*, aber bei anderen Gruppen, wie den *Oenanthe*, übersieht er sie ebenso wie die früheren Autoren und auch Nestel vollständig.

Auch van Noenen findet keinen Unterschied zwischen dem Kollenchym von *Siler trilobum* und den subepidermalen verholzten Bündeln von *Peucedanum officinale*<sup>2)</sup>, wie aus seinen Abbildungen hervorgeht. Vielleicht bieten sich gerade in der Fähigkeit einzelner Gruppen, ihr Kollenchym zu verholzen, manche Anknüpfungspunkte für die Systematik, wenn dieselben auch nicht gerade in erster Linie zu verwenden sind.

Auch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen habe ich vorgenommen, aus zwei Gründen. Die grundlegenden Untersuchungen Haberlandts und Ambrons scheinen mir ganz besonders dazu angetan, Licht in das anatomische Verhalten der drei großen Unterfamilien zu bringen. Ich glaube nachweisen zu können, daß die von van Noenen aufgestellte anatomische Charakteristik der drei Unterfamilien gegeneinander mit kleinen Änderungen sich sicherer und natürlicher aus der Entwicklungsgeschichte der hypodermalen Stereome ergibt. Die betreffenden Untersuchungen konnten leider noch nicht zum Abschluß gebracht werden und seien einer späteren Veröffentlichung vorbehalten. Der zweite Grund, der mich zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen veranlaßte, ist der, daß eine genaue Berücksichtigung des Alters der Pflanzenteile und damit auch ihrer Gewebe für systematisch-anatomische Studien dringend geboten erscheint. Auf eine ungenaue Berücksichtigung des Alters des betreffenden Gewebes sind, glaube ich, manche Irrtümer in der Literatur zurückzuführen.

Diesen orientierenden Erörterungen gemäß gliedert sich meine Arbeit in sechs Hauptabschnitte. Im ersten habe ich es unternommen, eine scharfe Sonderung zu treffen zwischen den einzelnen Arten mechanischer Zellen, unter steter Betonung ihres Verholzungsgrades. Daran anschließend bringt der zweite eine kurze Zusammenstellung der Gestalts- und Lageverhältnisse der verschiedenen Stereome unter ausgiebiger Verwertung der Ergebnisse früherer Autoren. Im folgenden komme ich auf die Ver-

<sup>1)</sup> cf. De Bary. Vergl. Anat. p. 127 sowie 140, 141.

<sup>2)</sup> Der von van Noenen gegebene schematische Querschnitt durch den Stengel von *Peucedanum officinale* ist unrichtig. Die betreffende Abbildung stellt wohl einen solchen durch den Blattstiel dar; daher rührt auch die Angabe in Solereters „Systematischer Anatomie“, *Peucedanum officinale* besitze markständige Gefäßbündel (p. 478).

teilung der einzelnen Stereomsysteme auf den ganzen Pflanzenkörper zu sprechen. Ich erörtere darin den Unterschied zwischen dem mechanischen Bau unterer und oberer Internodien sowie die Frage, in welchem Umfang und welcher Gestalt sich das mechanische System aus dem Blattstiel in den Stengel fortsetzt — biologisch interessante Verhältnisse, über die ich in der Literatur kaum Angaben gefunden habe. Der vierte Abschnitt behandelt nur die physiologische Frage, wie sich das mechanische System in plagiotropen Organen verhält, in denen ein mechanischer Unterschied zwischen Ober- und Unterseite besteht. Der fünfte handelt von dem Einfluß des Standortes auf die Ausbildung der Stereome, sucht in erster Linie die Frage zu beantworten, ob die Verholzung des peripheren Systems etwa von der Natur des Standortes abhängig ist. Der letzte Abschnitt enthält die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen.

Ich habe etwa 30 einheimische Umbelliferenarten von natürlichen Standorten gesammelt und bei ihrer Untersuchung sorgfältig bei jedem Individuum die Standortsverhältnisse in Betracht gezogen. Einige weitere 40 Arten standen mir lebend im Gießener botanischen Garten zur Verfügung. Im übrigen habe ich an Herbarmaterial aus dem Herbarium des Gießener botanischen Instituts an einer größeren Anzahl von Arten die Beobachtungen am lebenden Material zu ergänzen gesucht. Einzelbeobachtungen bringe ich in meiner Arbeit nur da, wo sie von allgemeinerer Bedeutung sind. Somit enthält die Arbeit nur die allgemeinen Ergebnisse meiner Untersuchungen, die ich als Richtlinien für spätere spezielle systematische Studien angesehen haben möchte.

Meinem verehrten Lehrer und Chef, Herrn Geheimen Hofrat Prof. Dr. Hansen, der mich zur vorliegenden Arbeit anregte, deren Fortschritte stets mit größtem Interesse verfolgte und mich mit wertvollem Rat förderte, spreche ich auch hier meinen herzlichsten Dank aus.

## I. Zellformen.

Bei der übersichtlichen Darstellung der Zellformen beginne ich mit dem Kollenchym, was sich aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen rechtfertigen dürfte. Eigentliche typische Kollenchymzellen, also solche, die bei langgestreckter Gestalt eine Verdickung ihrer Wände nur in den Kanten aufweisen, sind im fertigen Stadium der Umbelliferenstruktur verhältnismäßig selten. Formen, wie sie das bekannte Beispiel *Impatiens* darbietet, findet man im Stengel von *Selinum Carvifolia*, *Heracleum Sphondylium*, sehr hübsch auch im Blattstiel von *Angelica silvestris* (Taf. I, Fig. 1 und 2), hier allerdings nur in den direkt unter der Epidermis der Oberseite liegenden Schichten. Auch der Blattgrund von *Eryngium agavifolium* sei hier erwähnt. Durch die Wandverdickung nur in den Kanten bleibt das mehr oder weniger eckige Zellumen erhalten.<sup>1)</sup> Auch

<sup>1)</sup> cf. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 1898. p. 139 ff.

ist hervorzuheben, daß bei diesen Kollenchymzellen — sie leiten sich meist von Zellen des Grundmeristems her, gehen also nicht unmittelbar aus einem Prokambium hervor — die Querwände meist senkrecht zur Achse des Organs stehen, die ganze Zelle dadurch also prismatische Gestalt behält. Lebendiges Protoplasma, hier und da auch das Vorhandensein von Chlorophyllkörnern, sind weitere Eigenschaften dieser Zellform, die ich nur beiläufig anführe. Hier wären auch die von Ambronn<sup>1)</sup> beschriebenen Kollenchymzellen im Stengel von *Melanoselium decipiens* zu erwähnen, die aus Phelloderm entstehen und kurze prismatische Gestalt besitzen.

Denkt man sich nun die Wandverdickung in den Kanten innen breiter werdend, so daß sie sich mit der Verdickung in der benachbarten Kante berührt unter Verschwinden des unverdickten Streifens in der Längswandung, so erhält man die Form der Kollenchymzelle, die sich bei der großen Masse der Umbelliferen in den oberflächlichen Schichten ihrer Organe findet. Diese Form von Kollenchymzellen besitzt im Querschnitt meist abgerundetes Zellumen. Die Zellen sind bedeutend länger gestreckt und erreichen gewöhnlich eine Länge von 1—2 mm. An den Enden sind sie scharf zugespitzt und können, was den Querdurchmesser ihres Lumens anlangt, in bedeutenden Grenzen schwanken. So sind beispielsweise die Kollenchymzellen in Stengel, Blattstiel und Blattrippe von *Ammi maius*, *Petroselinum sativum*, vielen Seseli- und Bupleurumarten (Taf. I, Fig. 3 und 4) sehr englumig, während sie bei manchen Wasserpflanzen, wie *Cicuta virosa* (Taf. I, Fig. 5) *Oenanthe Phellandrium* und *Sium latifolium* mitunter, besonders am Grunde des Stengels und der Blattstiele grundständiger Blätter, recht ansehnliches Lumen erreichen. Das Verschwinden des oben-erwähnten unverdickten Streifens in der Mitte der Längswände macht bei dieser Form des Kollenchyms die Anlage von Tüpfeln notwendig. Es ist jedoch zu bemerken, daß dieselben meist nur in geringer Größe und Anzahl ausgebildet werden. Einigermäßen gut und in verhältnismäßig größerer Anzahl sind sie bei *Ferula Ferulago* zu beobachten. Es ist hervorzuheben, daß diese Kollenchymzellen, deren Gestalt also die lang zugespitzte Spindel ist, eine sekundäre Kammerung durch dünne horizontale Querwände aufweisen. Sie schließen so bei vielen Apioideen, *Seseli*, *Anthriscus* u. s. w. meist dicht aneinander. Aber auch sogenanntes Lückenkollenchym<sup>2)</sup> findet sich, so besonders im Stengel der Eryngien mit unverholztem subepidermen Kollenchym, z. B. *Eryngium planum*. Carl Müller<sup>3)</sup> bezeichnet das ebenfalls in diese Gruppe gehörige subepidermale Kollenchym von *Astrantia maior* als Plattenkollenchym, weil die Kollenchymverdickungen nur auf den tangentialen Längswänden vorhanden sind, die, aneinanderschließend, größere unter der Epidermis ausgebreitete Platten darstellen.

Diesen echten Kollenchymzellen stehen Zellformen sehr nahe, die als kollenchymähnliche zu bezeichnen wären. Als Beispiel,

<sup>1)</sup> l. c. p. 485.

<sup>2)</sup> Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. p. 140.

<sup>3)</sup> Nach Haberlandt, l. c. p. 140.

welches einen gewissen Übergang bildet, möge das Hypoderm im Stengel von *Sanicula europaea* dienen. Es ist dies ein äußerst dünnwandiges Stereomgewebe, das bei deutlicher Kantenverdickung an einigen Stellen sich von echten Kollenchymzellen nur durch die außerordentlich geringen Wandverdickungen unterscheidet. Die Zellen sind bei etwas schrägen Querwänden langgestreckt. Fast ebenso sehen auch die Zellen aus, die im Blattstiel derselben Art die Siebteile der Gefäßbündel nach außen abschließen und bisweilen als geschlossene Scheide ein ganzes Gefäßbündel einhüllen. Von den besprochenen Zellen im Stengel unterscheiden sich diese durch ihr bedeutend engeres Zellumen, das im Durchschnitt höchstens etwa halb so weit ist als dasjenige echter Kollenchymzellen. Gestalt und genau längsgestellte Tüpfel hat es mit den spindelförmigen Kollenchymzellen gemein. Diese Zellform bildet gewöhnlich nur Leptombelege in Stengeln oder wie außer bei *Sanicula europaea* auch bei *Ligusticum scoticum* (Taf. I, Fig. 8) u. a. ganze Gefäßbündelscheiden in den Blattstielen und Spreiten.

Werden dann die Wände dieser Zellform dicker, wobei unter Verschwinden eigentlicher Kantenverdickung die Auflagerung von Zellulose nach Art der Sklerenchymzellen auf der Zellwand gleichmäßig erfolgt, dann kommt eine Form heraus, wie sie die Leptombelege ganz am Grunde des Stengels von *Heracleum Sphondylium* (Taf. I, Fig. 9 und 10) darbieten. Spindelform und deutliche Tüpfelung charakterisieren diese Zellform. Ebenso sind die Gefäßbündel an derselben Stelle dieser Pflanze nach dem Marke hin von Gewebe aus solchen Zellen abgeschlossen. Auch *Anthriscus silvestris* und *Eryngium campestre* zeigen an den gleichen Stellen ihres Stengels dieselben Zellen. Der Grund, weshalb ich diese Zellform zu den kollenchymähnlichen stelle, ist der, daß sie, mit den entsprechenden Reagenzien behandelt, dieselben Erscheinungen zeigt wie alle anderen kollenchymatischen Formen.

Die Wände aller bis jetzt angeführten Zellenarten zeigen die Eigentümlichkeit, daß sie keine Safraninfärbung annehmen. Weiterhin werden sie auch bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure und mit schwefelsaurem Anilin in keiner Weise gefärbt, ein Beweis dafür, daß sie nicht verholzt sind. Demgemäß färben sie sich mit Chlorzinkjodlösung stets violett bis blau.

Die im folgenden zu besprechenden Zellformen zeigen stets die charakteristischen Holzstoffreaktionen. Alle nehmen sie lebhaft Safraninfärbung an, werden bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure violettrot, mit schwefelsaurem Anilin hellgelb und mit Chlorzinkjodlösung dunkelgelb. Im allgemeinen werden diese Zellformen die Bezeichnung sklerotische Fasern bei schwacher, Sklerenchymzellen und -fasern bei stärkerer Verholzung verdienen.

Den Übergang von typischen Kollenchymzellen zu diesen verholzten Formen bilden z. B. die äußersten Schichten der subepidermalen Stränge von *Eryngium campestre*<sup>1)</sup> (Taf. II, Fig. 4) oder

<sup>1)</sup> Die von Ambronn l. c. p. 487 gemachte Angabe, daß im Blattstiel von *Eryngium campestre* nur der eine Teil der peripherischen Bündel später verholze, stellt nicht das definitive Stadium dar.

in gleicher Weise die Zellen der Bündel auf der Unterseite der Blattstiele von *Angelica silvestris*<sup>1)</sup> (Taf. I, Fig. 6 und 7). Man erkennt an diesen ganz deutlich die typische ursprüngliche Kollenchymverdickung.<sup>2)</sup> Diese ist infolge der Spannungen durch das Wachstum abgerundet, damit natürlich auch das Zellumen. Zugleich aber bemerkt man einen im Innern der Zelle aufgelagerten dünnen Beleg, der sich optisch durch sein anderes Lichtbrechungsvermögen von der primären Verdickung abhebt. Diese im Querschnitt wie ein dünner Ring sich darbietende sekundäre Verdickungsschicht oder tertiäre Wandschicht besteht aus verholzter Zellulose, wie sich aus der Reaktion mit schwefelsaurem Anilin und den anderen hierfür in Betracht kommenden Reagentien ergibt.

Daß diese Zellform tatsächlich verholztes Kollenchym darstellt, ist leicht aus ihrer Entwicklungsgeschichte zu ersehen, doch soll hierüber erst später genauer berichtet werden. Man sieht sehr oft inmitten eines Kollenchymbündels nur vereinzelte Zellen in dieser Weise verändert. So bestehen z. B. die Stränge der Oberseite im Blattstiel von *Angelica silvestris* zum größten Teil aus Kollenchymzellen, zwischen denen nur einzelne solch sklerotisierte Fasern eingeflochten sind. Ähnliche Fälle finden sich bei vielen anderen Arten, wie in oberen Internodien von *Oenanthe Phellandrium* und *Peucedanum alsaticum*. Von der tertiären verholzten Wandschicht geht dann gewöhnlich die Verholzung auch auf die ursprüngliche Kollenchymverdickung über, was sich in diesem Falle durch allerdings schwache Rötung bei Phloroglucin- und Salzsäurebehandlung kundgibt. Im übrigen unterscheiden sich so veränderte Zellformen von echten Kollenchymzellen besonders durch den Besitz schräg aufsteigender spaltenförmiger Tüpfel.

Andere Formen kommen nun so zustande, daß die kollenchymatische Verdickungsweise auf einem früheren Stadium als bei der eben besprochenen Zellform unterbrochen wird, während die verholzende innerste Schicht der Zellwand dafür um so mehr an Mächtigkeit gewinnt. Beispiele hierfür finden sich im Stengel von *Oenanthe fistulosa* (Taf. II, Fig. 3), *Oe. pimpinelloides* und vieler anderer

<sup>1)</sup> Dippel (Das Mikroskop. 2. Teil. Braunschweig 1869. p. 155) gibt an, daß das Kollenchym mancher Umbelliferen (*Angelica silvestris* u. a.) schwach verholze. (Ebenso 2. Aufl. 1898. p. 313.)

Burgerstein (Vorkommen und Entstehen des Holzstoffes. Wiener Akademie, math.-naturw. Klasse. 70. 1874. I. p. 345) bestreitet dies, da er seine Untersuchungen nur an solchen Umbelliferen ausführte, die tatsächlich nur unverholztes Kollenchym besitzen. Hätte ihm jedoch *Angelica silvestris* vorgelegen, dann hätte er sich von der Richtigkeit der Dippelschen Ansicht überzeugen können.

Ebenso bestreitet Behrens (Hilfsbuch zur Ausführung mikroskopischer Untersuchungen. Braunschweig 1883. p. 283) die Möglichkeit einer Verholzung des Kollenchyms, ohne diesbezügliche Untersuchungen angestellt zu haben.

<sup>2)</sup> Ähnlich umgewandelte Kollenchymzellen finden sich auch in anderen Familien. So nach Haberlandt (Entwicklungsgeschichte. p. 55) bei *Tecoma radicans*, nach Ambronn (l. c. p. 496) bei *Enkea speciosa* und anderen Piperaceen, sowie p. 507 bei *Volkameria inermis*. Ebenso gibt Solereder (Systemat. Anatomie. p. 965) sklerotisiertes Kollenchym an für verschiedene Labiaten (*Salvia interrupta*, *Monarda rugosa*, *Prasium maius*) und Piperaceen.

Oenanthearten, des kultivierten *Daucus Carota* und in der Blattscheide grundständiger Blätter von *Heracleum Sphondylium* (Taf. II, Fig. 1, *Skl. C.*). Bei letzterem ist dann oft das Zellumen auf einen äußerst engen Kanal reduziert (Taf. II, Fig. 2). Tritt dann die Auflagerung der verholzenden Schicht im Innern der Zelle in einem noch früheren Stadium der Kollenchymzelle ein, dann entsteht eine Zellform, die sich von der echten Sklerenchymfaser nur ganz wenig unterscheidet. Hierher gehören die Zellformen, aus denen sich die peripherischen Bündel im Stengel vieler Peucedanum-Arten, wie *P. Oreoselinum*, *P. officinale*, *P. Chabraei* usw. zusammensetzen.

Auch die Blattstiele derselben Arten, zum Teil auch die Rippen und Ränder der Blattspreiten (Taf. II, Fig. 5), sind mit Strängen aus dieser Zellform ausgerüstet. Die Tüpfel werden bei diesen Formen, da die sklerenchymartige Verdickung schon sehr frühe eintritt, bedeutend zahlreicher. Ein Längsschnitt aus solchem Gewebe sieht dann genau so aus wie ein solcher aus echtem sklerenchymatischen Gewebe. Die Bündel im Blatte von *Eryngium Lasseauxii*<sup>1)</sup> gleichen den Zellen des inneren Sklerenchymringes im Stengel vollständig. Letztere Zellform leitet dann unmittelbar zu den echten Sklerenchymfasern über.

Diese stellen in mechanischer Hinsicht entschieden die wichtigste Zellform dar. Außerhalb des Verdickungsringes findet sie sich weniger häufig. Meist bildet sie hier die sogenannten verholzten Leptombelege. Das Charakteristische für sie ist, daß die Verdickung nach nur angedeuteter kollenchymatischer Kantenverdickung<sup>2)</sup> sofort überall gleichmäßig erfolgt, im Querschnitt also stets die einfache Ringform sich findet, wobei die Mittellamelle dann die stärkste Holzstoffreaktion zeigt<sup>3)</sup>. Die Gestalt ist immer die Spindel, die Tüpfel sind spaltenförmig und schräg gestellt. *Silaus pratensis* mag hier als Beispiel dienen, bei welcher Art, ebenso wie bei vielen andern, die Gefäßbündelbelege sich nur aus Zellformen dieser Gruppe zusammensetzen. Das Zellumen und der Querdurchmesser dieser Zellen schwankt gewöhnlich in nicht so großen Grenzen, als dies bei den Kollenchymzellen der Fall ist, doch beobachtete ich im Stengel von *Chaerophyllum temulum* eine sehr englumige Form. In größerer Masse finden sich diese Fasern sodann im Sklerenchymzylinder des Stengels fast aller Umbelliferen.

Hier sind die Elemente, welche den primären Sklerenchymfaserring, der die Gefäßbündel miteinander verbindet (Taf. II, Fig. 3, *Skl.*; Taf. III, Fig. 1, 2, 3, *Skl.*) mit denjenigen in den verholzten Leptombelegen wohl durchweg übereinstimmend; dagegen besitzen die Zellen, welche sich von sekundärer Kambiumtätigkeit herleiten, mitunter nur schwach schräggestellte Querwände, so im Stengel von *Conium maculatum*.

<sup>1)</sup> cf. Möbius, Morphologie und Anatomie der monokotylenähnlichen *Eryngien*. Jahrbücher für wissensch. Botanik. XIV. 1883. p. 394 und Taf. XXIII, Fig. 1.

<sup>2)</sup> cf. Haberlandt, Entwicklungsgeschichte. p. 50 ff.

<sup>3)</sup> cf. Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie. p. 43.

An den Stellen nun, an denen das parenchymatische Grundgewebe sich mit den Sklerenchymfasergeweben berührt, so vor allem an der Grenze zwischen Mark und primärem Sklerenchymring im Stengel, beobachtet man regelmäßig Zwischenformen, die man als sklerotische Zellen bezeichnen muß (Taf. III, Fig. 3, *SkLZ.*). Die inneren Enden der Gefäßbündel, die wie z. B. bei *Conium maculatum*, weit ins Mark hineinragen, bilden an diesen Berührungsstellen Zellgestalten, die nach dem Mark hin stets weitlumiger und dünnwandiger werden, und ganz allmählich in Parenchymzellen übergehen. Dabei kommen immer mehr prismatische Formen mit senkrecht zur Längsachse gestellten Querwänden heraus, während die Tüpfel, die bei den sklerenchymatischen Fasern noch schräg gestellt sind, sich mehr abrunden und ebenso wie die Querwände sich nach und nach mit ihrem längeren Durchmesser in die Horizontale legen. Markständige Gefäßbündel sind meistens von solchen sklerotischen Zellformen umhüllt.

Häufig tritt der Fall ein, daß die Parenchymzellen der primären Rinde ihre Zellwand verdicken und verholzen. *Pimpinella magna* (Taf. III, Fig. 6 und 7), *Falcaria Rivini* und andere sind bekannte Beispiele hierfür. Dabei wird, wie man an *Pimpinella magna* sehr deutlich beobachtet, die Gestalt dieser Parenchymzellen sehr wesentlich verändert. Vor allem strecken sie sich ganz außerordentlich in die Länge, während gleichzeitig die Tüpfel sich schräg stellen und enge Spaltenform erhalten. Die Querwände können dabei horizontal bleiben oder auch eine schräge Lage annehmen. Dadurch kommen diese Zellformen dünnwandigen Sklerenchymfasern ziemlich nahe. Kurze, gedrungene Gestalten dieser verholzten Parenchymzellen der primären Rinde finden sich im Stengel und Blattstiel von *Ferula Ferulago*<sup>1)</sup> und vielen anderen Ferulaarten, wo überhaupt eine große Mannigfaltigkeit der Zellformen zu finden ist.

Endlich wären dann noch die etwas an Steinzellen erinnernden Elemente zu erwähnen, die im Vegetationskörper der krautigen Umbelliferen wahrscheinlich selten auftreten. Sehr typische Formen bieten die Blattscheiden grundständiger Blätter, zum Teil auch die untersten Internodien von *Heracleum Sphondylium* und anderen *Heracleum*-Arten. Hier lagert gerade unter der Epidermis (Taf. II, Fig. 1, *hyp.*) eine Schicht von Zellen, die äußerst stark verdickt sind und im Querschnitt verästelte Tüpfelkanäle zeigen. Sonst konnte ich diese Zellform bei keiner anderen Art mehr finden. Damit wäre die Reihe der Zellformen, die in mechanischer Hinsicht in Betracht kommen, erschöpft.

Ich gehe nun dazu über, die einzelnen Gewebekomplexe als solche zu besprechen.

<sup>1)</sup> cf. van Noenen. p. 12. Das hier erwähnte aus kolossal verdickten kreisrunden Zellen bestehende zweite Hypoderm ist nichts anderes als die farblose Rinde, deren Zellen zu sklerotischen Fasern umgewandelt sind.

## II. Gewebearten und deren Lageverhältnisse.

### 1. Die peripherischen Stereome (Hypoderme).

Wenn wir uns auch bereits aus der schematischen Zusammenstellung Drudes<sup>1)</sup> ein Bild von den verschiedenen Konstellationen der Stereome im Umbelliferen-Stengel bilden können, so möchte ich mich dennoch noch einmal hiermit befassen. Wiederum will ich den Unterschied zwischen verholztem und unverholztem Gewebe deutlicher zu Tage treten lassen. Während dann Drude aber auch lediglich die Verhältnisse im Stengel berücksichtigt, möchte ich zugleich diejenigen der Blattstiele und Blattspreiten zur Darstellung bringen und die Stereomsysteme dieser drei Glieder möglichst unter gleiche Gesichtspunkte ordnen. Wenn ich dabei unterscheide zwischen mechanischen Geweben der Peripherie (Hypoderme) und solchen des Zentralzylinders (Mestomscheiden, Sklerenchym- und Libriformzylinder), so geschieht dies aus dem Grunde, daß beide — abgesehen davon, daß sie morphologisch scharf zu trennen sind — physiologisch meist ganz verschiedene Aufgaben zu erfüllen haben. Während im Stengel die subepidermalen Stereome teils dazu dienen, das elastische Gerüst der Achse zu bilden, teils lokalmechanische Aufgaben erfüllen, indem sie die Sekretkanäle und das weiche Leptom gegen gewaltsame Zerstörung schützen, so zeigt das mechanische Gewebe des Zentralzylinders, also in erster Linie der Sklerenchymring durch seine stetige Verholzung an, daß er ausnahmslos zur Schaffung eines starren Skeletts dient. Es sind dies natürlich nur die Verhältnisse, die sich im Großen und Ganzen darbieten. Viele Besonderheiten und interessante Fälle von Funktionswechsel innerhalb der einzelnen Stereome liegen vor, dieselben geben aber keinen Grund, von obiger Einteilung Abstand zu nehmen. Ich werde zunächst die durch konstante Lage ausgezeichneten typischen Stereome schildern, sodann die Gewebeformen erwähnen, die ursprünglich nicht als Festigungsgewebe, sondern in mechanischer Hinsicht als „Füllmaterial“ aufgefaßt werden müssen. In einzelnen Fällen können solche parenchymatischen Gewebe durch die oben erwähnte Verdickung und Verholzung ihrer Zellwände gewissermaßen in das System der „Gurtungen“ eintreten.

Bei der Schilderung der Gewebeformen sollen die feinere Modifikation der Zellgestalt außer acht gelassen und nur die Gewebe in ihrer Gesamtheit berücksichtigt werden.

Unmittelbar unter der Epidermis tritt das Kollenchym häufig in der Gestalt geschlossener Zylinder<sup>2)</sup> oder, auf alle Organe übertragen, als gleichmäßig die Epidermis begleitendes Hypoderm auf. Dieses kann einschichtig sein wie in den Rhizomen von *Hydrocotyle vulgaris* oder anderen ähnlichen Hydrocotylearten. Natürlich ist diese Gewebeform am typischsten am Grunde der betreffenden Pflanzen ausgebildet, d. h. an solchen Stellen, wo die

<sup>1)</sup> l. c. p. 77 ff.

<sup>2)</sup> cf. de Bary, Vergl. Anatomie. p. 420.

Einwirkung des Lichtes nicht mehr zur Ausbildung eines starken Assimilationsapparates reicht, wodurch auch die Zahl der Spaltöffnungen bedeutend zurücktritt. Dementsprechend kommt es in solchen Pflanzenteilen, die ein mehr oder weniger gut entwickeltes Assimilationssystem besitzen, im allgemeinen nicht zur Ausbildung eines absolut geschlossenen Hypoderms, sondern dasselbe erfährt durch die Spaltöffnungen eine Unterbrechung, besonders wenn dieselben zu Gruppen oder Reihen vereinigt stehen.

Mehrschichtig tritt ein solches Kollenchym auf z. B. in den Rhizomen von *Hydrocotyle bonariensis*. Auch der Blattstiel zeigt das Gewebe in ähnlicher Ausbildung. Einen sehr schönen Fall bietet auch die Basis grundständiger Blätter von *Eryngium agavifolium*, wo diese Gewebeform in etwa acht bis zehn Zell-tiefen direkt unter der Epidermis der Blattunterseite sich erstreckt. Auch *Astrantia maior*, *Eryngium amethystinum* u. a. zeigen ähnliches Verhalten. Zu erwähnen sind auch mehrere Fälle, die einen etwas abweichenden Charakter tragen und weniger diese typische Gestaltung zeigen.

Ich stelle hierher zunächst *Foeniculum officinale*. Dasselbe besitzt in seinem Stengel und Blattstiel unter der Epidermis eine Lage kollenchymähnlich verdickter Zellen, die gleichmäßig die einzelnen Hauptstränge verbindet und bei oberflächlicher Betrachtung wie die innere Schicht einer zweischichtigen Epidermis im Querschnitt aussieht; aus Ambronn's<sup>1)</sup> Untersuchung indessen geht hervor, daß sie nicht protodermalen Ursprungs ist. Auch im Stengel von *Peucedanum Matthioli* beobachtete ich ein ähnliches einschichtiges Hypoderm. Sodann sind hier die Fälle anzuführen, bei denen durch Verschmelzen ursprünglich einzelner Bündel<sup>2)</sup> im Stengel nahezu geschlossene Ringe zustande kommen können. Diese schließen sich wohl manchmal ebenfalls direkt an die Epidermis an, wie bei *Pimpinella Saxifraga* und *Seseli Pallasii*, oder liegen auch tiefer im Grundparenchym eingebettet wie im Blattstiel von *Laserpitium gallicum*, wo die einzelnen Kollenchymbündel mitunter zu breiten Streifen verschmelzen können. Bei ersteren tritt die beschriebene Gewebeform ebenso wie bei einigen anderen Umbelliferen nur am Grunde des Stengels auf, während sich dieselbe in höheren Internodien, wo das Assimilationssystem an Stärke gewinnt, in die einzelnen Stränge wieder auflöst.

Durch mancherlei Übergänge werden wir nun zu dem Fall geführt, daß das vorhandene geschlossene subepidermale Hypoderm nicht aus unverholzten Kollenchymzellen, sondern aus sklerotisierten, verholzten Elementen besteht. Häufig begegnen wir der Erscheinung, daß ein solches Hypoderm sich aus unverholzten und verholzten Elementen zusammensetzt, die in gleichmäßiger Weise mit einander gemischt sind, so bei manchen Eryngien.

<sup>1)</sup> l. c. p. 481.

<sup>2)</sup> cf. Ambronn, Taf. XXIX, Fig. 35. Die betreffende Abbildung von *Chaerophyllum bulbosum* stellt das Entstehen solcher Stereome, die sich der Ringform nähern, gut dar.

Mittlere Internodien von *Eryngium campestre* mögen als Beispiel hierfür genannt sein. Auch die von van Noenen<sup>1)</sup> beschriebenen und abgebildeten Hypoderme in der Achse von *Xanthosia rotundifolia* und *Xanthosia pilosa* wären hierher zu stellen. Viel häufiger kommen jedoch hypodermale Stereomringe vor, die ganz aus gleichen mehr oder weniger verholzten Elementen bestehen. So zeigt uns der Stengel von *Eryngium maritimum* ein solches Gewebe aus nur schwach verholzten Fasern in mehreren Schichten, während die oben erwähnten steinzellenartigen Elemente in der Basis grundständiger Blätter von *Heracleum*-arten (Taf. II, Fig. 1, *hyp.*) oder auch in den untersten Internodien der genannten Pflanzen zu einem einschichtigen Hypoderm vereint vorkommen.

Schon oben habe ich die gelegentliche Auflösung des geschlossenen peripherischen Stereomzylinders in einzelne Stränge erwähnt. Ohne weiteres sollen hier diejenigen peripherischen Stereome ihre Besprechung finden, die durch isolierte mechanische Stränge repräsentiert werden. Hierbei will ich aus der Menge der zu beobachtenden Fälle nur einzelne herausgreifen, da ich ja nur eine allgemeine Übersicht über die vorkommenden Gewebeformen zu geben habe.

Bestehen diese einzelnen peripherischen Stränge aus Kollenchym, dann haben wir das Bild, wie es sehr viele Umbelliferen darbieten. *Bupleurum falcatum* (Taf. III, Fig. I:c.), *Sium Sisarum*, *Seseli montanum*, *Anthriscus silvestris*, *Heracleum Sphondylium* sind in mittleren Internodien des Stengels und im mittleren Teil des Blattstiels Vertreter hierfür. Meist lehnen sich diese Stränge unmittelbar an die Epidermis an, hauptsächlich in mittleren und oberen Internodien, während sie am Grunde der Stengel vielfach durch mehrere Schichten Parenchym von der Epidermis getrennt werden. Ein gutes Beispiel hierfür ist *Peucedanum alsaticum*.<sup>2)</sup> Hier sind im unteren Teile des Stengels die Kollenchymstränge sehr schwach entwickelt, liegen mitten in der primären Rinde weit ab von der durch Kork verstärkten Epidermis. In höheren Internodien dagegen legen sich diese Stränge, wenigstens die mit den Hauptgefäßbündeln korrespondierenden, immer mehr der Epidermis an. Bei *Tommasinia verticillaris* schließen sich die Kollenchymstränge nicht direkt an die Epidermis an, sondern werden von dieser durch eine Schicht chlorophyllführender Zellen getrennt. Genau auf die Querschnittsform dieser Stränge einzugehen, dürfte sich wohl nicht lohnen, einmal, da frühere Autoren, besonders G. de Lamarlière, sich eingehend damit befaßt haben, dann aber auch, weil gerade diese Verhältnisse sehr mannigfaltig sind, durch die Ausbildung des Chlorophyllgewebes sich zum Teil sehr veränderlich erweisen und dadurch systematisch höchstens für die Artcharakteristik Wert haben können. Folgende deutliche scharf umgrenzte Fälle seien nur genannt. *Foeniculum officinale*

<sup>1)</sup> l. c. p. 8. Ich konnte leider die Angabe van Noenens nicht nachprüfen, da mir geeignetes Material nicht zur Verfügung stand.

<sup>2)</sup> Die gelegentliche schwache Verholzung (vergl. später) der Kollenchymstränge von *P. alsaticum* sei hier außer acht gelassen.

zeigt in seinem Stengel peripherische Stränge von annähernd dreieckigem Querschnitt, dabei ist die eine Spitze des Dreiecks der Epidermis zugekehrt. Andere Arten wieder, z. B. *Laserpitium gallicum*, zeigen in den mittleren und oberen Internodien ihres Stengels Kollenchymbündel von ungefähr nierenförmigem Querschnitt, dessen Ausbuchtung, nach innen gerichtet, den Harzgang umschließt; ebenso *Levisticum officinale*. Übrigens kommt es auch vor, daß der Harzgang ganz ins Innere des Kollenchymbündels eingebettet ist, so im Stengel von *Anthriscus silvestris*. Auch einfacher rechteckiger Querschnitt der Bündel ist oft zu beobachten, namentlich bei solchen Formen, die keine stark gerieften Stengel und Blattstiele besitzen und bei denen die Stränge direkt unter der Epidermis mit ihrer ganzen Breite anliegen. *Oenanthe Phellandrium* und *Falcaria Rivini* seien hier genannt. Bekanntlich liegen die Kollenchymbündel meist so, daß sie als Riefen oder Kanten nach außen vortreten. Das kann auf ganz verschiedene Arten geschehen. Einmal wird die betreffende Kante vollständig von dem Kollenchymbündel ausgefüllt, so gewöhnlich bei den Arten, bei denen die Pflanzenglieder feine Riefen aufweisen, z. B. *Sium Sisarum* und vielen anderen. Auch *Selinum Carrifolia*, dessen scharfe Flügel des Stengels von Kollenchym und kollenchymähnlichem Gewebe ausgefüllt sind, mag als extremes Beispiel gelten. Der andere Fall ist der, daß bei tiefer und starker Furchung der Organe die weniger zahlreichen Kanten nur von einer mehr oder weniger starken Lage vom Kollenchymgewebe ausgekleidet werden, sodaß noch Teile des primären Rindenparenchyms, ja sogar bisweilen des Gefäßbündelringes in die Kante hineinragen. So ist es bei *Pastinaca sativa*, *Heracleum Sphondylium* etc. Meist ist dann der Gefäßbündelring im Querschnitt eigentümlich sternartig ausgebuchtet. Die Internodien in verschiedenen Regionen derselben Pflanze können sich hierbei auch ganz verschieden verhalten. So liegen am Grunde des Stengels von *Pimpinella magna* die Kollenchymbündel in flügelartigen starken Kanten, während obere Internodien eine viel schwächere Riefung zeigen.

Bündel aus verholztem Kollenchym oder sklerotischen Fasern sind in gleicher Lage wie die oben beschriebenen Kollenchymstränge ebenfalls recht häufig. Viele Oenanthearten (Taf. II, Fig. 3, *Sk. C.*), z. B. *Oe. pimpinelloides*, *Oe. fistulosa*, zeigen im Stengel und Blattstiel solche peripherischen Stränge aus schwach verholzten Elementen. Auch diejenigen im Blattstiel von *Angelica silvestris* gehören hierher. Weiter können viele Peucedanumarten als Beispiel dienen. Sehr typisch sind auch diese peripherischen Stränge im Blatte von *Eryngium Lasseauxii* und *E. agarifolium* und anderen diesen nahestehenden Arten. Es gilt auch hier das von den hypodermalen Ringen gesagte, daß sich die einzelnen Teile des Systems, die einzelnen Stränge, aus ganz verschiedenartigen Elementen zusammensetzen können, daß wir also von Strängen aus typischem Kollenchym zu solchen aus typischen Sklerenchymfasern allen Übergängen begegnen. Meist ist der äußere Teil der Stränge ganz unverholzt, d. h. die eine oder zwei Schichten der-

selben, die an die Epidermis grenzen, bestehen aus Kollenchym, die übrigen aus sklerotischen Fasern, so bei *Oenanthe pimpinelloides*. Es kann indessen auch das umgekehrte der Fall sein, wie in der Blattstielbasis von *Heracleum Sphondylium* (Taf. II, Fig. 1, Skl. C.), wo die innere Hälfte des Bündels von der Verholzung verschont bleibt. In starken Stengeln von angebautem *Daucus Carota* bestehen die im Querschnitt rechteckigen Stränge aus Kollenchym, jedoch die inneren Ecken dieses Rechteckes lassen die Zusammensetzung aus verholzten Fasern erkennen. Zahlreich sind natürlich die Fälle, wo kollenchymatische und sklerenchymatische Zellen bunt durcheinander gemischt sind in ein und demselben Stränge, so bei *Oenanthe capensis* oder in Seitenzweigen von *Peucedanum alsaticum* (vergl. unten p. 265) und in allen den Fällen, wo wir nur eine rudimentäre Verholzung der peripherischen Kollenchymbündel haben. Auf die Gestalt und die Lageverhältnisse dieser verholzten Stränge will ich hier nicht näher eingehen, da sich das in dieser Beziehung von den Kollenchymsträngen oben gesagte hier im allgemeinen wiederholt. Dagegen mögen nun die Lageverhältnisse der isolierten Stränge, einerlei ob aus Kollenchym oder sklerotischen Fasern bestehend, in Beziehung zu den Gefäßbündeln ihre Besprechung finden.

In den weitaus meisten Fällen entsprechen die peripherischen Stränge genau den Gefäßbündeln, d. h. je ein peripherischer Strang steht mit einem Fibrovasalbündel im selben Radius des Querschnittskreises. *Daucus Carota* oder jede andere Apioidee wird das zeigen. Es erklärt sich dies zum Teil aus der gemeinsamen Entstehung der beiden Gewebekomplexe, nach den Untersuchungen Ambronn's. Die verschiedene Größe der Stränge ist dabei durch ihr verschiedenes Alter bedingt, indem die großen Gefäßbündel mit ihren größeren Strängen früher angelegt werden. Häufig ist zu sehen, daß den kleinen Gefäßbündeln gar keine peripherischen Stränge mehr entsprechen, auch Fälle von einem Überschuß an peripherischen Strängen gegenüber den Gefäßbündeln liegen vor. So besitzen die Blattstiele von *Oenanthe silaifolia*, *Cicuta virosa*, *Berula angustifolia*, *Sium latifolium*, *Oenanthe fistulosa* in ihrer Peripherie Stereomstränge, die keinen Gefäßbündeln entsprechen. Daß sich hier aus einem Teil der Prokambiumbündel nur peripherische Stränge, nicht auch zugleich Gefäßbündel entwickelt haben, läßt sich wohl biologisch so erklären, daß bei diesen Wasserpflanzen, deren Mestom und Mestomscheiden ja fast immer schwach entwickelt sind, das peripherische mechanische System die Festigung des betreffenden Organs gewährleisten muß. Bisweilen ist zu beachten, daß bei *Sium latifolium* die peripherischen Stränge von ganz geringen Mestomrudimenten begleitet sind, woraus sich ergibt, daß die „überzähligen“ Stränge aus den gleichen Prokambiumbündeln entstanden sein müssen, wie die mit Mestom versehenen Kollenchymstränge.

Unter den Hydrocotyloideen mit peripherischen isolierten Strängen zeigt *Bowlesia tenera*, soweit ich an Herbarmaterial erkennen konnte, keine Lagebeziehungen der peripherischen Stränge

zu den Mestombündeln. Auch die Abbildung Drudes<sup>1)</sup> von *Pectophytum* H. B. K. dürfte ein solches Verhalten zur Darstellung bringen. Wie man sieht, liegt das peripherische Sklerenchymbündel völlig abseits von den Radialen, die durch die benachbarten Gefäßbündel gehen.

In der Blattlamina liegen, abgesehen von den Verhältnissen bei monokotylenähnlichen Eryngien, meist zu beiden Seiten der Gefäßbündel in den Hauptrippen Stereomstränge, die stets unverkennbare Lagebeziehungen zum Mestom aufweisen. Im Blattrand dagegen verlaufen die denselben schützenden Stränge (*Peucedanum officinale*, Taf. II, Fig. 5) vielfach ganz für sich ohne irgend welche Begleitung von Mestom. Dasselbe gilt auch vielfach von den hypodermalen Strängen, die im Blattstiel auf der Oberseite die beiden Leisten bilden, wenn auch hier fast stets Mestomrudimente sich finden lassen. Bei manchen Arten, so *Peucedanum austriacum* und *Oenanthe capensis*, begegnet man noch in der Mitte zwischen den beiden Leisten im Blattstiel einem hypodermalen Strang, der gänzlich frei von Mestom verläuft, während derselbe gleicher Lage bei *Daucus Carota* mit dem einen markständigen Gefäßbündel sich von demselben Prokambiumstrang herleiten dürfte.

## 2. Die Mestomscheide.

Dem im vorhergehenden geschilderten peripherischen Systeme entspricht als zweiter Hauptfaktor der mechanischen Festigung das innere System, das sich mehr oder weniger stets den Mestomsträngen anschließt. Einesteils erfüllt dasselbe eine lokal-mechanische Aufgabe, indem es dem zumteil sehr weichen Mestomgewebe — besonders in Blattstielen entbehrt das Hadrom fast völlig der mechanischen „Holzfasern“ — eine feste Stütze gibt, andernteils aber wirkt es energisch an der Festigung des ganzen Organes mit und bildet wohl nur mit wenigen Ausnahmen, im Stengel fast stets, den mechanisch wichtigsten Teil des Skelettes. Es dürfte als das eigentliche Organ der Biegefestigkeit im Stengel anzusehen sein. Morphologisch zerfällt es in zwei Abteilungen; erstens die sogenannte mechanische Mestomscheide, bestehend aus dem Leptombeleg und den das Hadrom umschließenden und stützenden Fasern, welche beide in den Gliedern des Blattes allein das innere Skelett zusammensetzen; zweitens den für Umbelliferen charakteristischen Sklerenchymring, der im Stengel zu den Mestomscheiden hinzutritt, die einzelnen Gefäßbündel miteinander fest verbindet und meist je nach Bedürfnis durch die Tätigkeit des Kambiums an seinem äußeren Rande mit sekundärem Libriformgewebe verstärkt wird.

Die Mestomscheide gliedert sich im allgemeinen in zwei Teile, einen auf der Leptomseite, den Leptombeleg, und einen inneren auf der Hadromseite, den Hadrombeleg. Beide können aus verholzten und unverholzten Elementen zusammengesetzt sein. Sie

<sup>1)</sup> l. c. p. 79.

können sich zu geschlossenen Ringen vereinen und so jedes Gefäßbündel gleichmäßig umgeben, wie z. B. in der Blattscheide von *Peucedanum longifolium*. Sind dagegen die beiden Teile der Mestomscheide durch sogenannte Durchlaßstreifen voneinander getrennt, so haben wir Verhältnisse, wie sie uns bei Umbelliferen entschieden am häufigsten begegnen.<sup>1)</sup> Der Leptombeleg, der sog. „Hartbast“, liegt dann als freies Bündel an der Außenseite des Leptoms. Dabei kann die Querschnittsform einer Sichel gleichen — Blattstiel höherer Ordnung von *Peucedanum alsaticum* — oder auch mehr gedrungene Gestalt, etwa die eines kurzen Rechteckes, haben, wie im Stengel von *Seseli montanum*.

Die Gestalt der inneren Teile ist sehr verschieden. In den Blattorganen herrscht hier fast durchweg die Sichelform. Sonst kommt es aber auch oft vor, daß dieser Stereomteil sich tief in das Mark hinein erstreckt, zumeist am Grunde der Stengel. *Conium maculatum* und besonders *Peucedanum alsaticum* zeigen dies sehr gut. Es liegt nahe, hierin besondere Organe der Säulenfestigkeit zu erblicken.

Betrachten wir die Leptombelege noch etwas genauer. Auch hier können die einzelnen Bündel wieder jedes für sich verlaufen, oder mit denen der Nachbarmestomstränge in fester Berührung stehen, so daß man von einem geschlossenen Ringe der Leptombelege reden kann. Indessen ist der letztere Fall bedeutend seltener. Kollenchymatische Leptombelege in Form einzelner Stränge begegnen uns sehr oft. Meist sind sie qualitativ wie quantitativ recht schwach entwickelt, wie z. B. in mittleren Internodien von *Daucus Carota*, können aber auch mitunter recht ansehnliche Stereome darstellen, wie besonders am Grunde der Stengel von *Heracleum Sphondylium*, *Angelica silvestris*, *Berula angustifolia* oder in den Blattscheiden von *Sanicula europaea*, *Daucus Carota*, sowie in dem Blattstiel von *Levisticum officinale* und anderen mehr. Kollenchymatische Leptombelege, die sich zu einem Ring vereinigt haben, zeigen manche Hydrocotylearten in ihren Achsen, so *Hydrocotyle moschata* und *H. triloba*.

Wohl ebenso zahlreich sind die sklerotischen und sklerenchymatischen Leptombelege bei den Umbelliferen vertreten. Seseli- und Oenanthearten zeigen die letzteren in charakteristischer Weise, ebenso viele *Peucedanum*, wie *P. officinale* und *P. ruthenicum*, in fast allen Teilen der oberirdischen Organe. Auch Ferula- und Laserpitiumarten, *Silaus pratensis* u. s. w. zeigen eine starke Ausbildung dieser Gewebeform. Das von Schwendener<sup>2)</sup> angeführte Beispiel nachträglicher Umwandlung von Kollenchym in

<sup>1)</sup> Wenigstens im Stengel. In den Blattorganen dagegen gilt die Regel, daß, je höher das Gefäßbündel liegt, d. h. je näher dem assimilierenden Gewebe der Blattlamina, sich Hadrom- und Leptombeleg um so weiter voneinander entfernen, d. h. der Transportweg zwischen Mestom und Grundgewebe um so breiter wird. Demgemäß wird man die am vollkommensten geschlossenen Mestomscheiden in stengelständigen Blattscheiden und -stielen antreffen. Vergl. *Peucedanum alsaticum*, *P. officinale*, *Silaus pratensis* u. a. mehr.

<sup>2)</sup> Mechanisches Prinzip. p. 5.

Sklerenchym im Leptombeleg von *Eryngium planum* hat in der Familie der Umbelliferen viele seinesgleichen, so in *Eryngium campestre*<sup>1)</sup> und *Pimpinella Saxifraga* im Blattstiel, *Peucedanum Petteri* im Stengel. In den markständigen Gefäßbündeln treten die Mestomscheiden meist stark zurück; ich werde später genauer darauf zurückkommen. Die Leptombelege liegen hier vielfach inmitten des Weichbastes oder ragen doch weit in diesen hinein. Van Noenen<sup>2)</sup> erwähnt diese Erscheinung für die markständigen Gefäßbündel von *Peucedanum officinale*, auch *Peucedanum steno-carpum* und Oenanthearten, wie *Oe. pimpinelloides*, verhalten sich genau so.

Eine Vereinigung sämtlicher verholzter Leptombelege zu einem geschlossenen Ring dürfte im Stengel von *Sanicula europaea* und *Astrantia*arten<sup>3)</sup> vorliegen. Auch *Laserpitium gallicum* und *Ferula Ferulago*<sup>4)</sup>, sowie eine Reihe diesen nahestehenden Arten, zeigen einen solchen „Hartbastring“ in ihrem Stengel. Wenn auch die Verhältnisse bei *Sanicula* und *Astrantia* so zu deuten sind, daß hier der innere Sklerenchymring einfach mehr nach außen gelagert ist, so daß er die Siebteile noch in sich einschließt, so sind die Hartbastringe von *Ferula* und *Laserpitium* doch zweifellos als Verschmelzungen der einzelnen Leptombelegstränge aufzufassen. Das Vorhandensein eines solchen Ringes auch im Blattstiel von *Ferula Ferulago*, der doch des Sklerenchymringes entbehrt, dürfte diese Ansicht rechtfertigen.

Der innere Teil der Mestomscheide, also derjenige, der das Hadrom nach dem Marke hin abschließt (vergl. Taf. III, Fig. 1), besteht meist aus verholzten Faserelementen. Verhältnismäßig wenig Fälle liegen vor, in denen derselbe aus kollenchymatischen Elementen besteht, am seltensten im Stengel. Ich beobachtete ihn so nur am Grunde des Stengels von *Pimpinella magna*, *Heracleum Sphondylium* (Taf. I, Fig. 9 und 10.) Indessen gehen sie hier auch mit höheren Internodien sehr rasch in verholzte über. Häufiger sind solche kollenchymatische Hadrombelege in den Blattstielen und Blattscheiden; *Eryngium campestre*, *E. planum*, *Berula angustifolia*, *Peucedanum austriacum*, *Daucus Carota* usw. mögen als Beispiele dienen. Die markständigen Gefäßbündel, wo solche vorhanden, sind dabei ebenfalls mit solchem Gewebe versehen.

Im allgemeinen sei über die Mestomscheiden noch gesagt, daß sie im Stengel und Blattstiel nur selten ganz fehlen. So haben *Bupleurum falcatum* (Taf. III, Fig. 1), *Aethusa Cynapium* und *Peucedanum Oreoselinum* in der gesamten Achse keine Leptombelege. Andererseits werden im Blatte nur selten die Gefäßbündel

<sup>1)</sup> Die Angaben Ambronns (l. c. p. 487), daß bei *Eryngium campestre* in den Gefäßbündeln des Blattstiels sich keine einzige Bastzelle im Leptomteile fände, ist irrtümlich. Wohl gilt dies für die markständigen, diese zeigen ein dem von *Eryngium planum* ganz ähnliches Verhalten.

<sup>2)</sup> l. c. p. 14.

<sup>3)</sup> cf. Haberlandt, Phys. Anat. p. 157 u. Abb. 58.

<sup>4)</sup> cf. van Noenen, Abb. 5.

bis in die letzten Ausläufer hinein von Leptombelegen begleitet. Solche Fälle liegen vor bei *Peucedanum officinale* und in schwächerem Maße auch bei den monokotylenähnlichen Eryngien *Eryngium Lasseauxii* und *E. agavifolium*, wo sich die verholzten Fasern sehr lange verfolgen lassen.

Die Hadrombelege fehlen im Stengel noch weniger. Nur *Berula angustifolia* zeigt sich in seiner ganzen Achse völlig frei von einer solchen „Markscheide“, während im Blattstiel dieser Spezies wie auch bei *Bupleurum falcatum* und *Oenanthe fistulosa* das genannte Gewebe vollständig verschwindet. In den Blattrippen natürlich schwinden die Hadrombelege auch bald, nur bei *Peucedanum officinale* und *P. longifolium* lassen sie sich noch sehr lange in der Blattlamina beobachten.

Es kann auch der Fall vorkommen, daß ein regelrechtes Mestomscheidengewebe zur Ausbildung gelangt, das Mestom selbst jedoch nur noch in Resten vorhanden ist oder dessen Ausbildung überhaupt ganz unterbleibt. Wir begegnen dann vereinzelt Sklerenchymfasersträngen im Grundparenchym, die sich habituell kaum von Strängen des peripherischen Stereomsystems unterscheiden. Die Blattscheiden von *Laserpitium gallicum* zeigen dies in charakteristischer Weise. Hier sind nur die kleinsten äußersten Gefäßbündel auf diese Art rückgebildet. Oft haben diese nur noch mechanischen Stränge einen Rest Leptom, bei zunehmender Größe auch Hadrom in ihrer Mitte, in ebenso vielen Fällen sind sie aber auch völlig von Leitungsgewebe befreit. Auch im Blattstiel finden sie sich noch unter stetigem Zunehmen des Mestoms oder lehnen sich hier an die größeren Gefäßbündel an.

### 3. Sklerenchym- und Libriformzylinder.

In dem Sklerenchymzylinder der Umbelliferenachse haben wir ein dem peripherischen mechanischen Gewebe gleichwertiges System, das lediglich der Festigung des gesamten Organs dient, nicht etwa lokalmechanische Aufgaben erfüllt. Durch die Art und Weise, wie hier durch den Sklerenchymzylinder die einzelnen Gefäßbündel miteinander verbunden werden, wäre man leicht versucht, letzteren als eine besondere Form der Mestomscheiden aufzufassen, die auf den Flanken der Gefäßbündel besonders stark ausgeprägt sind, und durch Verschmelzen miteinander dieses einheitliche Gebilde zustande kommen lassen. Bei einigen *Oenanthe*-arten ist dies auch tatsächlich so der Fall. Hier begegnen wir häufig der Erscheinung, daß die Gefäßbündel völlig isoliert im regulären Ringe des Stengels verlaufen. Bei *Oenanthe silaifolia* berühren sich die auf den Seiten der Gefäßbündel besonders stark ausgebildeten Hadromscheiden nur selten, während sie bei *Oenanthe Lachenalii* sich hier und da bereits zusammenlegen. Auch am Grunde des Stengels von *Oenanthe Phellandrium* und *Oe. fistulosa* laufen die Gefäßbündel isoliert, ohne durch Sklerenchymfasern miteinander verbunden zu sein. Bei *Peucedanum Oreoselinum* kommt es in höheren Internodien vor, daß einzelne Gefäßbündel des

regulären Ringes isoliert sind, infolgedessen das Mark durch breite primäre Markstrahlen mit der Rinde in Verbindung steht. Immerhin sind die Fälle doch sehr spärlich, in denen das Fehlen eines selbständigen Sklerenchymringes im Stengel als sicher angenommen werden kann. Die überwiegende Mehrzahl der Umbelliferen ist durch einen Sklerenchymzylinder charakterisiert, der im Stengel intrakambial die Gefäßbündel fest miteinander zusammenschließt. Die Ausbildung dieses speziell biegungsfesten Gewebes kann sich naturgemäß in den weitesten Grenzen bewegen; es spielen hier besonders Standortsverhältnisse als bestimmende Faktoren eine Rolle, auf die ich weiter unten näher eingehen werde. Im allgemeinen schwankt sowohl in verschiedener Stammhöhe derselben Pflanze wie auch bei verschiedenen Arten die räumliche Ausdehnung des Sklerenchymzylinders nur in engen Grenzen. Von dem extremen Verhalten typischer Wasserpflanzen wie der obenerwähnten Oenanthearten usw. abgesehen, erstreckt sich derselbe bei der großen Masse der Umbelliferen etwa ein Drittel bis halb so weit wie der Hadromteil der großen Gefäßbündel von der Libriformgrenze nach innen.

Verstärkt wird dieses Gewebe dann durch die Tätigkeit des Kambiums, das besonders am Grunde der Stengel oft ganz außerordentlich starke Anlagerungen von sekundärem Libriform ausführt (Taf. III, Fig. 2. 3). *Conium maculatum* und *Angelica silvestris* zeigen da eine bedeutende Ausdehnung dieses Gewebes. Nur bei wenigen Arten, so *Aethusa Cynapium*, *Oenanthe inebrians* und *Coriandrum sativum*<sup>1)</sup> kommt dieses sekundäre Libriform auch in höheren Internodien vor.

#### 4. Aussergewöhnliche Stereome.

Es handelt sich hier hauptsächlich um Teile des Grundparenchyms, die durch die oben geschilderte Metamorphose ihrer Elemente einen gewissen Anteil an der Festigung des Pflanzenkörpers haben. Schon die Tatsache, daß es in fast allen Fällen nur das peripherische Grundgewebe bzw. die primäre Rinde ist, die diese Umwandlung erfährt, beweist einen Zusammenhang mit der Festigung des auf Biegungsfestigkeit beanspruchten Organs. Bei *Pimpinella magna* (Taf. II, Fig. 6 und 7), *Falcaria Rivini* und *Ferula*arten treffen wir im Stengel und im Blattstiel eine Rinde an, deren farbloser Teil durch die Sklerotisierung und Verholzung ihrer Elemente einen geschlossenen Stereomzylinder bildet, der entfernt an den subkortikalen Sklerenchymzylinder bei *Aristolochia* erinnern dürfte. Bei *Pimpinella* und *Falcaria* ist es nur der äußere Teil der farblosen Rinde, der diese Veränderung erfährt, bei *Ferula* dagegen diese fast ganz. Nur eine von van Noenen bereits genau beschriebene Gewebeform bleibt als Rest übrig, die sich in einer

<sup>1)</sup> cf. van Noenen. p. 11.

oder zwei Schichten den Leptombelegen nach außen anschließt. Außer bei den genannten Arten begegnen wir noch bei vielen anderen einer Sklerotisierung des Grundparenchyms, doch sind es meist nur einzelne Zellen, die sich lang strecken und ihre verdickte Wand verholzen. So zeigen verschiedene *Peucedanum*, wie *P. alsaticum*, *P. oreoselinum*, *P. officinale*, *P. longifolium* meist nur in mittleren Internodien des Stengels vereinzelte Zellgruppen oder auch nur einzelne Zellen ein solches Verhalten. Einer Verdickung der Zellwände ohne gleichzeitige Verholzung begegnete ich bei *Oenanthe inebrians*, aber auch hier kann man nicht von einem selbständigen gut ausgebildeten Stereome reden, da nur einzelne Zellen sich auf diese Weise zu mechanischen Zwecken umwandeln.

Das Mark dagegen, dessen Zellwände wohl meistens im Stengel und im Blattstiel verholzt sind, geht nur äußerst selten dazu über, seine Zellen zu sklerotisieren. Kommt dies vor, dann liegt lokalmechanische Bedeutung vor. Ich beobachtete nur einen einzigen deutlichen Fall. Bei *Peucedanum alpestre* ist das Mark in mittleren Internodien des Stengels ganz schwach sklerotisiert. Indessen fällt auf, daß in der Umgebung der Sekretkanäle die Zellen englumiger sind und ihre Wände bei stärkerer Verdickung deutlichere Ligninreaktion geben. Wir haben es also hier mit ziemlich primitiven mechanischen Schutzscheiden<sup>1)</sup> der Sekretkanäle zu tun. Eine wirkliche Anteilnahme des Markes an der Festigung in solchen Organen, die Biegungen ausgesetzt sind, ist eben von vornherein ausgeschlossen. Durchgehende starke Verdickung ihrer Markzellen zeigen wohl einige holzige Arten, wie *Bupleurum fruticosum* und *Heteromorpha arborescens*, aber die mechanische Wirkung dieser Erscheinung tritt gegenüber der starken Ausbildung des Holzes ganz in den Hintergrund.

Beiläufig sei noch des Kuriosums halber die Andeutung eines ganz außergewöhnlichen Gewebes erwähnt. Im Blattstiele von *Eryngium amethystinum* beobachtet man die Eigentümlichkeit, daß das Leptoparenchym seine Zellwände zu verdicken beginnt und deutliche Ligninreaktion gibt. Bisweilen kann der gesamte Siebteil mit Phloroglucin und Salzsäure behandelt lebhaftere Rotfärbung annehmen. Ein kollenchymatischer Leptombeleg ist nur spurenweise angedeutet. Ob diesem sklerotisierten Leptom auch nur eine schwache Mitwirkung an der Festigung des Blattstiels zuzuschreiben ist, dürfte sehr fraglich sein, zumal hier das peripherische System ganz kräftige Ausbildung erlangt.

Damit glaube ich die Haupttypen der Stereomformen besprochen zu haben. Selbstredend sind sie lange nicht bei allen Arten in gleicher Weise ausgebildet, oft kann das eine System zu Gunsten des anderen in seiner Ausbildung zurücktreten, ja auch ganz verschwinden, doch sollen solche „Funktionswechsel“ usw. im folgenden erörtert werden.

<sup>1)</sup> cf. Möbius, die mechanischen Scheiden der Sekretbehälter. (Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. XVI. 1885.)

### III. Die Verteilung der Stereomsysteme in den einzelnen Organe.

Da ich in erster Linie die oberirdischen Organe untersuchte, weniger auf Rhizome und Wurzeln eingehen konnte, haben wir es also hauptsächlich mit Pflanzenteilen zu tun, die biegungsfest gebaut sein müssen. Man kann im unteren Teil aufrechter Stengel vielleicht von Säulenfestigkeit reden, wenn man die Ausbildung sekundären Libriforms oder die p. 235 erwähnten Verhältnisse von *Peucedanum alsaticum* etc. hier so deuten will. In der Blattlamina kommt zur Biegungsfestigkeit der Hauptrippen noch die Schubfestigkeit der übrigen Blattfläche, vor allem des Blattrandes. Dementsprechend zeigen die verschiedenen Organe auch ganz verschiedene Stereomgruppierungen. Im Stengel, der doch in erster Linie auf Biegungsfestigkeit beansprucht wird, dürfte der Sklerenchymzylinder als besonderes Organ der Biegungsfestigkeit anzusehen sein. Da er stets verholzt, infolgedessen Zugwirkungen nicht viel mehr nachzugeben imstande ist, erklärt sich seine Lagerung mehr nach dem Zentrum, der neutralen Achse zu, aber immerhin noch genügend peripherisch, sehr wohl. Andererseits besitzt der Umbelliferenstengel in seinem hypodermal-peripherischen Stereomsystem ein Organ, das infolge geringer oder mangelnder Verholzung als das elastische Skelett anzusehen ist. Bekanntlich bildet es im jugendlichen Alter des Stengels als einziges Stereomgewebe<sup>1)</sup> das Hauptorgan der Biegungsfestigkeit, da es allein in einem gewissen Wachstumsstadium in der Form von Kollenchym vorhanden ist. Es liegt hier bereits eine Art „Funktionswechsel“ vor.

Im Blatte dagegen sind es das peripherische System und die Mestomscheiden allein, die seine Teile festigen sollen. Je nachdem das eine stärker ausgebildet ist, das andere dadurch zurückgedrängt wird, ergeben sich typische Verschiedenheiten. Von Interesse dürfte es sein, zu untersuchen, in welcher Weise die Systeme im Stengel sich nach ihrem Austritt in den Blattstiel verhalten, und wie sie sich dann noch bei der Festigung der Blattlamina beteiligen. Es sind dies Fragen, die wohl weniger systematischen als ökologischen Wert haben, da bei ganz nahe verwandten Formen oft die wahrsten Extreme zu beobachten sind. Ich habe zur besseren Orientierung tabellarische Übersichten für einige Arten zusammengestellt, die die Art der Verteilung und Ausbildung der einzelnen Stereomsysteme in den verschiedenen Organen besser veranschaulichen sollen.<sup>2)</sup> Es werden daraus die Beziehungen, die oft zwischen den einzelnen Stereomsystemen bestehen, deutlich erkannt werden können.

Für das peripherische System ergibt sich da folgendes: Im Stengel und im Blattstiel unterbleibt seine Ausbildung

<sup>1)</sup> cf. Schwendener, Mechanisches Prinzip. p. 157 ff.

<sup>2)</sup> Bedeutung der Abkürzungen siehe p. 294.

nur äußerst selten, man kann sagen nie, wenigstens in den von mir untersuchten Fällen. Nur bei einigen Wasserpflanzen, wie *Berula angustifolia*, *Oenanthe fistulosa*, Hydrocotylearten u. a. ist seine Entwicklung in den submersen Teilen des Stengels sehr schwach, hier und da auch verschwindend; wir haben hier eben Standortseinflüsse vor uns. In der Blattlamina dagegen finden wir das peripherische System nicht überall die Gefäßbündel begleitend. Während in allen Fällen das peripherische System in der Mittelrippe noch weit zu verfolgen ist, tritt es in den Rippen höherer Ordnung schon bedeutend zurück, um hier allmählich ganz zu verschwinden. Nur bei den Eryngien sehen wir das peripherische System sowohl auf der Blattober- wie -unterseite lange die Leitbündel begleiten, selbst bis in Auszweigungen sehr hoher Ordnung hinein. Wenn dies auch zum Teil damit zusammenhängt, daß die untersuchten Spezies ungefederte oder schwach gefiederte Blätter besitzen, so übertreffen sie in dieser Beziehung doch ganz gewaltig die ebenfalls ungefederten Blätter von *Sanicula europaea*. Auch *Heracleum* und *Angelica* reichen, was die Ausbildung dieser peripherischen Stereomstränge in der Blattlamina anlangt, nicht an die Eryngien heran. Während bei letzteren dieselben gerade eben ausreichen, um ein turgeszentes Blatt mit der nötigen Biegungsfestigkeit auszustatten, haben die Eryngien mit distelartigem Habitus viel mehr Material aufgewandt, so daß selbst ein welkes Blatt vollständig in seiner natürlichen Lage gehalten wird. *Bupleurum falcatum* und nach den Untersuchungen Klauschs<sup>1)</sup> viele andere Bupleurumarten und *Falcaria Rivini* zeigen ebenfalls eine gute Ausbildung des peripherischen Systems in den Blattrippen höherer Ordnung auf beiden Blattseiten. Die gleichmäßige Ausbildung dieses Stereoms auf beiden Seiten<sup>2)</sup> rührt ebenso wie bei den Eryngien daher, daß bei dieser Spezies ein mehr oder weniger isolateraler Blattbau herrscht, hervorgerufen durch die aufrechte Stellung und damit allseitigere Beleuchtung der Blätter.

Im wesentlichen andre Verhältnisse bietet der Blattrand. In vielen Fällen geht auch hier das peripherische System vollständig verloren — *Pimpinella magna* und *P. Saxifraga*, *Seseli annuum*, *Anthriscus silvestris*, *Daucus Carota*, *Oenanthe* usw. —, wo dann ein dem Rande parallel laufendes Leitbündel allein die Festigung besorgt. In ebensovielen anderen Fällen aber besitzt der Blattrand sein eigenes Stereom in der Gestalt hypodermaler Bündel. Auch hier sind es in erster Linie wieder die Eryngien, welche die extremsten Verhältnisse zeigen. Sämtliche Arten, die ich davon untersuchen konnte, besitzen vorzüglich ausgebildete subepidermale Stereomstränge im Blattrand aus äußerst starken Sklerenchymfasern, die sich stets in die zu Stacheln umgebildeten Blättzähne hinein fortsetzen, wenn solche

<sup>1)</sup> Klausch, Morphologie und Anatomie der Blätter von *Bupleurum*. Dissert. Leipzig 1887. p. 17.

<sup>2)</sup> cf. Heinricher, Über isolateralen Blattbau. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. XV. 1884. p. 540.)

## Uebersicht I: Verteilung der peripherischen Stereome.

	Stengel			Blattstiel			Blattspreite				
	Untere Internodien	Mittlere Internodien	Obere Internodien	Blattstielgrund (Blattscheide)	Blattstiel bis zum Beginn der Fiederung	Blattstiele höherer Ordnung	Mittelrippe		Nebenrippen		Blattrand
							Unterseite	Oberseite	Unterseite	Oberseite	
<i>Sanicula europaea</i>	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	—	Coll.	Coll. (stark)	o	o	o
<i>Erygium campestre</i>	Coll. (rud. skl.)	Skl. ;	Skl.	Coll. (grndst. Bl.)	Skl.	Skl. grndst. u. stngst. Bl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl. (sehr stark)
<i>E. amethystinum</i>	Coll.	Coll.	Coll. (rudim. Skl.)	Skl. (schwach)	Skl. u. Coll.	—	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.
<i>E. maritimum</i>	Skl.	Skl.	Skl.	Coll. (schw. grndst. Bl.)	Coll.	—	Coll.	Coll.	Coll. imm. schw. werdend	Coll.	Skl. (stark)
<i>E. agavifolium</i>	Skl. (stark)	Skl.	Skl.	Coll. (grndst. Bl.)	Coll.	—	Skl.	Skl. (stark)	Skl.	Skl.	Skl.
<i>E. Lasseauxii</i>							Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.
<i>Anthriscus sibiricus</i>	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	—	Coll.	Coll. (schwach)	o	o	o	o
<i>Bupleurum falcatum</i>	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	—	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.
<i>Cicuta virosa</i>	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o
<i>Falcaria Rivini</i>	Skl. nur ganza. Grd.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.
<i>Pimpinella magna</i>	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o	o
<i>P. Saxifraga</i>	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o	o
<i>Sium latifolium</i>	Coll. (Elem. sehr schw.)	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o
<i>Berula angustifolia</i>	Coll. (Elem. sehr schw.)	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o



## Uebersicht 2: Verteilung der Leptombelege.

	Stengel				Blattstiel			Blattspreite					
	Untere Internod.		Mittlere Internod.		Ober. Internod.		Blattstiel- grund (Blatt- scheide)	Blattstiele bis zum Beginn der Fiederung		Blatt- stiele höherer Ord- nung	Mittel- rippe	Neben- rippen	Blatt- rand
	Reguläre Bündel	Markt- Bündel	Reguläre Bündel	Markt- Bündel	Reguläre Bündel	Markt- Bündel		Reguläre Bündel	Markt- Bündel				
<i>Sanicula europaea</i>	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll.(stark)	Coll.	—	—	Coll.	o	o
<i>Eryngium campestre</i>	Coll. (stark)	—	Coll. (rud. Skl.)	—	Coll. (rud. Skl.)	—	Coll	Coll. (rud. Skl.)	Coll. o	—	Coll.	o	o
<i>E. amethystinum</i>	Coll.	—	Coll.	—	Coll. (rud. Skl.)	—	Coll.	Coll.	—	—	o	o	o
<i>E. maritimum</i>	Coll. (rud. Skl.)	—	Skl. (schwach)	—	Skl.	—	Coll.	Coll.	—	—	o	o	o
<i>E. agavifolium</i>	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	—	—	Skl.	Skl.(schw.)	o
<i>E. Lasseauxii</i>													
<i>Anthriscus silvestris</i>	Coll. (sehr stark)	—	Coll. (rud. Skl.)	—	Skl. (schwach)	—	Coll.	Coll.	—	—	Coll.	o	o
<i>Bupleurum falcatum</i>	o	—	o	—	—	—	Coll.	Coll. (schwach)	—	—	Coll.	o	o
<i>Cicuta virosa</i>	Coll. (in all. Internod. zieml.stark)	—	Coll.	—	Coll.	—	Coll.	Coll.	—	—	Coll.	o	o
<i>Falcaria Rivini</i>	Coll.	—	Coll.	—	Coll. (schwach)	—	Coll.	Coll.	—	—	o	o	o
<i>Pimpinella magna</i>	Coll.	—	Coll.	—	Coll. (schwach)	—	Coll.	Coll.	—	—	Coll.	o	o
<i>P. Saxifraga</i>	Skl.	—	o	—	o	—	Coll. (rud. Skl.)	Skl.	—	—	o	o	o
<i>Sium latifolium</i>	Coll. (schwach)	—	Coll.(nur i. d. höh. Int. sehr schw.)	—	Coll.	—	Coll. o	Coll. o	—	—	o	o	o
<i>Berula angustifolia</i>	Coll. (strk.)	—	Coll.	—	Coll.(schw.)	—	Coll.	Coll.	—	—	Coll.	o	o







vorhanden sind. Auch sehr viele *Peucedanum* besitzen einen so gefestigten Blattrand, wie *P. Oreoselinum*, *P. officinale* (vergl. p. 234) und *P. longifolium*., wenngleich hier die subepidermalen Stränge verholzten Kollenchyms bei weitem nicht denjenigen der Eryngien an Stärke gleichkommen. *Laserpitium gallicum*, *Peucedanum austriacum*, *Falcaria Rivini*, Bupleurumarten usw. besitzen einen durch unverholztes Kollenchym gefestigten Blattrand.

Damit hängt überhaupt die Frage zusammen, wie weit sich die Verholzung des peripherischen Systems auf die Organe erstreckt. Die peripherischen Kollenchymstränge, die hauptsächlich in Stengel und Blattstiel während des Wachstums dieser Organe das einzige wirksame Festigungsgewebe darstellen, bleiben vielfach nicht als einfaches Kollenchym erhalten, sondern erfahren eine sekundäre Umwandlung in sklerotisches Gewebe durch die oben geschilderte Verholzung ihrer Elemente. Daß dies nicht in einem Alter des betreffenden Organs eintritt, wo dasselbe den Höhepunkt seiner Entwicklung längst überschritten und sozusagen seine Aufgabe erfüllt hat, sich also zum Absterben anschickt, das soll weiter unten gezeigt werden. In welchen Regionen des Pflanzenkörpers sehen wir nun die ursprünglichen peripherischen Gewebe sich metamorphosieren in solche aus sklerotisierten und verholzten Zellen? Bei den Eryngien und Oenanthearten, ebenso *Daucus* ist es im Stengel die Regel, daß die Verholzung des peripherischen Systems am Grunde, in unteren Internodien, stark zurückbleibt, bisweilen auch ganz ausfällt, wie bei *Eryngium planum* und *Oenanthe Phellandrium*. Bei einer Reihe anderer Arten dagegen sehen wir die Verholzung des peripherischen Systems nur am Grunde des Stengels auftreten, so bei *Falcaria Rivini*, *Angelica silvestris* und auch *Heracleum Sphondylium*, während bei den *Peucedanum* das peripherische System, was seine Verholzung anlangt, in oberen und unteren Internodien sich kaum verschieden erweist. Dabei läßt in dieser Beziehung das peripherische System durchaus keine Abhängigkeit von den Stereomen des inneren Systems erkennen.

Im Blattstiel sind diese Verhältnisse oft merkwürdig verschieden von denen im Stengel. Es tritt hier bei einigen Arten die Verholzung des peripherischen Systems viel deutlicher zu Tage als im Stengel, so bei *Eryngium planum*, *Angelica silvestris* und *Daucus Carota*. Sehr verschieden verhält sich dabei oft die „Blattscheide“ grundständiger Blätter von derjenigen stengelständiger. Während bei *Eryngium agavifolium* das peripherische System hier bei grundständigen Blättern reines Kollenchym ist, bei stengelständigen dagegen verholzt, ist es bei *Heracleum Sphondylium* und *Anthriscus silvestris* gerade umgekehrt.

Die Sklerotisierung des peripherischen Systems in der Blattlamina ist, soweit ich dies nicht schon oben erwähnte, aus der Übersicht leicht zu ersehen.

Es macht sich im Stengel in anderer Weise oft eine enge Beziehung geltend zwischen dem zentralen Sklerenchym-

ring und dem peripherischen System so, daß bei starker Ausbildung des ersteren die subepidermalen Stereome bedeutend abnehmen. Van Noenen<sup>1)</sup> hat das für *Coriandrum sativum* etc. schon hervorgehoben. Auch bei einer Reihe anderer Arten ist das mehr oder weniger deutlich zu beobachten. *Petroselinum sativum*, *Bupleurum rotundifolium*, *Aethusa Cynapium*, *Chaerophyllum temulum*, *Anmi maius*, *Palimbia salsa*, *Laserpitium gallicum* seien hierfür genannt. Umgekehrt sind bei *Imperatoria Ostuthium* die kollenchymatischen subepidermalen Stränge von bedeutend räumlicher Ausdehnung, wogegen das Libriform keine starke, sogar eine mäßige Ausbildung zeigt, so daß hier ein Fall vorliegt, daß das peripherische System im Stengel auch nach der Beendigung des Wachstums den größeren Teil der Festigungsaufgabe übernimmt. In unteren Internodien von *Silene pratensis* ist der aus sklerotischen Elementen bestehende Leptombeleg ganz außerordentlich entwickelt, dafür das kollenchymatische System der Peripherie nur angedeutet. In Blattstielen konnte ich ein stärkeres Zurückweichen des peripherischen Systems zu Gunsten der Mestomscheide nicht beobachten. Nur die Blattscheiden bilden öfters die Mestomscheide stärker aus, wobei die subepidermalen Stereome etwas zurücktreten. *Eryngium planum*, *E. maritimum* und besonders *Peucedanum alsaticum* (vergl. die Anmerkung p. 235) lassen das einigermaßen erkennen.

Von Interesse in dieser Beziehung ist ferner ein Vergleich zwischen den habituell so ähnlichen Echinophoren und Eryngien. Letztere besitzen stets, erstere in den weitaus meisten Spezies, Blätter, deren Zipfel in sehr scharfspitzige Dornen ausgezogen sind. Während nun bei den Eryngien das Skelett dieser Dornen lediglich von dem verholzten peripherischen System gebildet wird, wobei die mit den Gefäßbündeln verbundenen Stereome ganz verschwinden, liegen die Verhältnisse bei *Echinophora* ganz anders. Hier treten — ich untersuchte *Echinophora spinosa* und *E. Sibtorpiana* — in den Blattzipfeldornen die kollenchymatischen Stränge der Peripherie immer mehr zurück und nehmen auch sehr an Stärke der Elemente ab. Gleichzeitig vereinigen sich die Mestomscheiden und zwar ausschließlich die holzigen Hadrombelege zu einem geschlossenen Ring, der das starre Gewebe des Dornes darstellt. Dabei ist auch das „Mark“ ziemlich verholzt, während jedoch die „Rinde“ unsklerotisiert bleibt.

Vergleichen wir die Ausbildung der Mestomscheiden in verschiedenen Organen derselben Art, so ergeben sich auch hier oft sehr wesentliche Unterschiede zwischen unteren und oberen Internodien, dem Stengel und den Blatteilen. Hier fehlt der innere Teil desselben im Stengel, der Hadrombeleg, fast nie. Wir vermissen ihn vollständig bei *Berula angustifolia* (vergl. p. 237). Auch *Oenanthe Phellandrium* zeigt ihn in unteren Teilen seines Stengels äußerst schwach, doch besitzen die Gefäß-

<sup>1)</sup> l. c. p. 11.

bündel bereits im Gefäßteil selbst genügendes Mestomgewebe. In höheren Internodien tritt hier dann allmählich ein wohlausgebildeter Hadrombeleg zutage. Völliges Ausbleiben eines Leptombeleges im gesamten Stengel ist oben p. 236 schon erwähnt. Dagegen wird der starke kollenchymatische Leptombeleg in unteren Internodien von *Angelica silvestris* nach oben hin immer schwächer und verschwindet bald ganz. Bei *Heracleum Sphondylium* wandelt sich der ebenfalls sehr starke kollenchymatische Leptombeleg (Taf. I, Fig. 9) ganz am Grunde des Stengels mit der Höhe der Internodien immer mehr in einen sklerenchymatischen um, während wir bei *Pimpinella Saxifraga* nur am Grunde des Stengels einen sklerenchymatischen Leptombeleg beobachten, der weiter oben bald verschwindet. Im Blattstiel fehlt der Leptombeleg in den regulären Gefäßbündeln niemals, wohl mit dem Fehlen eines Sklerenchymringes in Zusammenhang zu bringen; dagegen unterbleibt hier die Ausbildung eines starken Hadrombeleges häufig, so bei *Eryngium maritimum*, *Bupleurum falcatum*, sowie *Oenanthe Phellandrium* und *Oe. fistulosa*. Da ist dann zu sehen, daß, wenigstens bei ersteren, ein starkes peripherisches System allein die Biegungsfestigkeit gewährleistet.

In der Blattlamina treten wieder die Mestomscheiden bedeutend an Stärke zurück. Die Fälle, in denen sie vollständig auf beiden Seiten die Gefäßbündel bis in deren hohe Verzweigung hinein begleiten, sind spärlich; außer bei den monokotylenähnlichen Eryngien *E. agavifolium* und *E. Lasseauxii*, wo beide Teile der Mestomscheide noch hoch im Blatte sehr gut entwickelt sind, beobachten wir dies auch in weniger starkem Maße bei *Peucedanum officinale*, *P. austriacum* und *P. longifolium*, bei denen auch die Gefäßbündel längs des Blattrandes zum Teil noch eine vollständige Mestomscheide besitzen.

Was die Qualität dieser Mestomscheiden in den verschiedenen Teilen des Blattes anlangt, so walten hier sehr wechselnde Verhältnisse ob. *Heracleum Sphondylium* besitzt z. B. im Blattstiel nur kollenchymatische Mestomscheiden, ebenso *Anthriscus silvestris*, *Peucedanum austriacum* und andere; *P. officinale* und *Laserpitium gallicum* haben dagegen nur sklerenchymatische. Jedoch ändern sich bei anderen, wie *Pimpinella Saxifraga*, die Stereome der Mestomscheiden sehr stark. Hier sind dieselben in den Blattscheiden sklerenchymatisch und werden im Blattstiel, wenigstens in der Region der Fiederung, kollenchymatisch. Viele weitere ähnliche Fälle sind aus der Zusammenstellung zu ersehen.

Im Anschluß daran möchte ich auf einige Fälle aufmerksam machen, bei denen ein Wechsel der Bedeutung oder Funktion des betreffenden Stereomsystems in den verschiedenen Regionen des Pflanzenkörpers stattfindet. Wir haben eben gesehen, daß *Peucedanum Oreoselinum* im Stengel einen gut ausgebildeten Libriformzylinder besitzt, dem gegenüber das peripherische System von untergeordneter Bedeutung ist, sodaß der Sklerenchymzylinder allein als das Organ der Biegungsfestigkeit angesehen werden

muß; anders im Blattstiel. Hier können nur die subepidermalen, verholzten Bündel mechanisch wirksam sein, da das Mestom völlig seiner mechanischen Scheiden entbehrt. Dazwischen zeigt die Blattscheide wieder ein etwas abweichendes Verhalten, indem hier der Leptombeleg außerordentlich stark und total verholzt ist.

In anderer Weise zeigt *Peucedanum alsaticum* folgende Verhältnisse. Die Leptombelege sind im ganzen Stengel sehr stark entwickelt, insbesondere am Grunde und bestehen aus starken Elementen verholzter Sklerenchymfasern. Dabei ist der innere Teil der Gefäßbündel, also der Hadrombeleg, am Grunde (vgl. p. 235) ganz enorm ausgedehnt, weit ins Mark hineinreichend, sodaß auf der Hand liegt, daß am Grunde die Aufgabe der mechanischen Festigung hauptsächlich von den ursprünglichen Mestomscheiden geleistet wird. Dazu ist am Grunde der Sklerenchymzylinder nur angedeutet, und die Anlage eines sekundären Libriformgewebes durch das Kambium ist hier ganz minimal, fast verschwindend. In oberen Teilen dagegen tritt die Mestomscheide, vor allem der Hadrombeleg, ganz gewaltig zugunsten der Libriformscheide zurück, welche hier, wie bei den meisten anderen Arten, den Hauptanteil an der Festigung wieder übernehmen dürfte.

Man sieht, daß innerhalb ganz enger Verwandtschaftsgrenzen die mannigfaltigsten Variationen ohne irgendwelche erkennbare Regel auftreten. Es dürften diese Verhältnisse, so interessant sie an und für sich wohl sind, bei der systematischen Beurteilung für die Charakterisierung größerer Gruppen gar nicht in Betracht kommen, jedoch für die Artcharakteristik willkommene Anhaltspunkte bieten.

Nur im Hinblick auf die Standortsverhältnisse ist in dem Unterschied zwischen oberen und unteren Internodien eine Regelmäßigkeit zu erkennen. Alle echten Landpflanzen haben am Grunde ihres Stengels ein oft enorm entwickeltes Stereomsystem. Als Beispiel kann außer den bereits oben angeführten schließlich jede beliebige Art dienen. Die Wasserpflanzen dagegen, von denen wir in *Cicuta virosa*, *Oenanthe Phellandrium*, *Oenanthe fistulosa*, *Berula angustifolia* etc. typische Vertreter besitzen, zeigen am Grunde ihres Stengels, also da, wo derselbe meist submers ist, eine nur minimale Anlage der mechanischen Systeme. Innerhalb derselben Gattung ist dieser Unterschied zwischen Land- und Wasserpflanzen sehr klar bei *Oenanthe Phellandrium* und *Oenanthe inebrians*. Ersteres hat in seinem bekannten kolossal angeschwollenen unteren Stengelabschnitt nur sehr wenig mechanisches Gewebe, *Oenanthe inebrians* dagegen am Grunde seines Stengels einen Sklerenchymring von bedeutender Ausdehnung und außerordentlich starker nachträglicher Vermehrung durch Kambiumtätigkeit, wie man ihn nur selten beobachten kann. Daß hier oft nur geringe Standortsvorschiedenheiten maßgebend sein können, zeigen *Oenanthe fistulosa* und *Oenanthe Lachenalii*. Ersteres, eine echte Wasserpflanze, hat am Grunde seines Stengels schwaches mechanisches

Gewebe, letzteres dagegen, das sich auf feuchten Wiesen findet, besitzt am Grunde einen sehr stark ausgebildeten Sklerenchymring.

Ich habe im Vorhergehenden nur die Verhältnisse berücksichtigt, welche die Gefäßbündel der regulären Ringe bieten, dabei die der markständigen, die sich bei Umbelliferen bekanntlich bei einer großen Artenzahl vorfinden, ganz vernachlässigt. Daß die Stereomgruppen, welche im Anschluß an markständige Gefäßbündel, sei es im Stengel oder im Blattstiel, auftreten, nicht zur Erhöhung der Biegefestigkeit, sondern nur lokalmechanischen Zwecken dienen, ist nach ihrer Lage in der neutralen Achse der Organe selbstverständlich. Schon die Tatsache, daß die markständigen Gefäßbündel bedeutend weniger mechanisches Gewebe besitzen als diejenigen des regulären Ringes, läßt uns über die mechanische Bedeutung der markständigen Gefäßbündel nicht im Zweifel. Wie im einzelnen die markständigen<sup>1)</sup> Gefäßbündel gefestigt sind, ist außerordentlich verschieden. Diejenigen im Stengel von *Silaus pratensis*<sup>2)</sup> werden einfach so gestützt, daß das Grundgewebe in ihrer Umgebung sklerotisiert und eine schwache Umhüllung bildet, die in akropetaler Richtung stets an Bedeutung abnimmt. Im Blattstiele dagegen sind die markständigen Gefäßbündel hier kaum mit Festigungseinrichtungen versehen. Andererseits ist häufig zu beobachten, wie auch van Noenen<sup>3)</sup> hervorhebt, daß ein regelrechter Leptombeleg entwickelt wird, derselbe aber infolge der zentrischen Umformung der Gefäßbündel in das Innere des Siebteiles wandert und hier einen zentralen Kollenchym- oder Baststrang darstellt; so außer im Blattstiel von *Peucedanum officinale* auch im Stengel von *Oenanthe pimpinelloides* in Form von verholzten Bastfasern, im Blattstiel von *Eryngium campestre*, *Angelica silvestris*, *Daucus Carota* und *Heracleum Sphondylium* von Kollenchym.

Es liegt demgegenüber der Gedanke nahe, daß die markständigen Gefäßbündel dafür im Vergleich zu den regulären mehr Leitungselemente führen, d. h. besser der Stoffleitung angepaßt sind. Im allgemeinen läßt sich das nicht ohne weiteres beweisen. Einzelne Fälle dürften vielleicht aufklärend in dieser Beziehung sein. So fällt uns auf, daß im Blattstiel von *Imperatoria Ostruthium* ein markständiges Gefäßbündel bedeutend mehr Leitungselemente besitzt als ein peripherisches, ohne daß eine Verschmelzung mehrerer markständiger Gefäßbündel anzunehmen wäre. Ich konnte sogar einmal beobachten, daß bei dieser Art die markständigen Gefäßbündel fast doppelt so groß waren als die regulären. Auch bei *Peucedanum ruthenicum* läßt sich ganz deutlich wahrnehmen, daß die im regulären Ringe zum größten Teil aus Stereom, besonders Leptombelegen, bestehen, im Gegensatz zu den markständigen, die dafür viel mehr Mestom aufweisen.

<sup>1)</sup> cf. Schwendener, Mech. Prinzip. p. 135 ff.

<sup>2)</sup> cf. Weis, Beitrag zur Kenntnis der markständigen Gefäßbündel. (Bot. Ztg. 1872.)

<sup>3)</sup> l. c. p. 14.

## IV. Modifikationen des mechanischen Systems in dorsoventralen Organen.

### A. Plagiotrope Blattorgane.

Ich habe im Vorhergehenden das mechanische System zu schildern versucht ganz ohne Rücksicht auf die Symmetrie der Organe, in denen es zur Ausbildung gelangt. Daß die Konstruktion konstant plagiotroper Organe, wie sie die Blätter in erster Linie darstellen, infolge der einseitigen mechanischen Inanspruchnahme — sie repräsentieren einseitig eingespannte horizontale Träger — sich von der allseitig in gleicher Weise biegungsfesten senkrecht stehenden Hauptachse deutlich unterscheidet, ist seit Schwendeners<sup>1)</sup> Untersuchungen bekannt. In neuerer Zeit hat uns besonders Ursprung<sup>2)</sup> mit den mechanischen Eigenschaften der Blattstiele und Blattscheiden bekannt gemacht und dabei einiges über ihre dorsoventrale anatomische Struktur mitgeteilt. Daß neben der mechanischen Beanspruchung durch den einseitig wirkenden Zug und Druck, auch andere Faktoren, besonders die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen, für die Ausbildung mit maßgebend sind, ist nicht zu leugnen; indessen soll auf diese Verhältnisse hier nicht eingegangen werden. Diese sogenannten „Zug- und Druckseiten“ entstehen bei Umbelliferen dadurch, daß auf der Unterseite eine stärkere Anlage der subepidermalen Stereome oder der aus starren Elementen zusammengesetzten Mestomscheiden, meist der Leptomblege, stattfindet, wodurch die für die Erreichung einer guten Biegungsfestigkeit des ganzen Organs wichtigste Unterseite am besten den angreifenden Druckkräften Widerstand zu leisten vermag. Schwendener hat uns nur Angaben über die anatomischen Verhältnisse der Blattspreiten gemacht, über die im Blattstiel liegen außer von Ursprung wenig Beobachtungen vor.

Die Blattspreiten, die ja in den weitaus meisten Fällen eine total horizontale Lage einnehmen, sind durch die Stereome in ihren Rippen biegungsfest gebaut. Wie wir bereits oben gesehen haben, können die hypodermalen Stränge, welche die Gefäßbündel begleiten, auf der Ober- wie Unterseite gleichmäßig entwickelt sein, aber auch hier und da ist schon eine Bevorzugung der Unterseite zu erkennen. So bei *Pimpinella magna* und *Peucedanum officinale*, wo dies naturgemäß in der Mittelrippe am deutlichsten zu sehen ist. Auch Klausch<sup>3)</sup>, der den mechanischen Einrichtungen der Bupleurum-Blätter ziemlich eingehende Beachtung schenkte, teilt uns mit, daß bei den Arten mit grasartigen Blättern „auf der Unterseite der Blätter die subepidermalen Kollenchymstränge diejenigen an der

<sup>1)</sup> Mechan. Prinzip. p. 77 ff. p. 156 f.

<sup>2)</sup> Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter. (Biblioth. Bot., Heft 60 1903, p. 42 ff.)

<sup>3)</sup> c. l. p. 14.

Oberseite meist weit übertreffen“. Weitere zwölf Arten besitzen „außerordentlich geringe mechanische Elemente und diese dann immer nur auf der Unterseite“. Ähnlich verhalten sich auch manche Bupleurum-Arten mit netzadrigen Blättern.<sup>1)</sup> Daraus schließt Klausch, „daß sich das Kollenchym vorzugsweise auf der Blattunterseite vorfindet, während die festeren, aber abgestorbenen Bastzellen (Klausch meint den Hadrombeleg, der bis nahe an die obere Epidermis heranreicht) fast ausschließlich auf der Oberseite auftreten. Trotzdem könne man nicht behaupten, daß deshalb die Oberseite im ganzen besser situiert sei als die Unterseite, da in der Regel die auf der Blattunterseite gelegenen Kollenchymstränge weit mächtiger entwickelt sind als die der Oberseite“. Diesen Erörterungen Klausch's kann ich mich nur anschließen. Wie dann aus der Übersicht I im vorigen Abschnitt zu ersehen ist, wird seine Beobachtung auch bei Vertretern anderer Gattungen bestätigt. Allerdings fehlt es auch nicht an Fällen, die gerade das Gegenteil zeigen. So besitzt die Mittelrippe des Blattes von *Sanicula europaea* auf der Oberseite ein weit über das Niveau der Epidermis sich erhebendes starkes Kollenchymbündel, wogegen dasjenige der Unterseite wohl nicht gerade mäßig, aber immerhin im Vergleich bedeutend schwächer entwickelt ist.

Was nun den Blattstiel anlangt, so muß ich bemerken, daß sich bei Umbelliferen alle Übergänge von rein radiärem Bau, z. B. bei *Hydrocotyle bonariensis* und anderen H.-Arten, deren Blätter sich senkrecht von dem horizontalen Rhizom erheben, zu typisch dorsoventralem, z. B. bei *Daucus-Carota*, *Heracleum Sphondylium* usw. vorfinden. Die Dorsoventralität der letzteren ist anatomisch dadurch charakterisiert, daß die Gefäßbündel in einem nach oben offenen  $\checkmark$ - oder  $\square$ -förmigen Bogen angeordnet sind.<sup>2)</sup> Dementsprechend zeigt die Oberseite des Blattstieles in den meisten Fällen eine mehr oder weniger tiefe Rinne, deren biologische Funktion hier nicht berührt werden soll. Häufig auftretende marktständige Gefäßbündel also solche, die innerhalb dieses Bogens verlaufen, haben in mechanischer Hinsicht kaum eine Bedeutung. Regelmäßig ist nun die Erscheinung zu beobachten, die auch schon Courchet<sup>3)</sup> aufgefallen ist, daß die größeren Gefäßbündel mit ihren auch größeren mechanischen Scheiden auf der Unterseite liegen, während die Gefäßbündel nach der Oberseite zu stets an Größe abnehmen. Hierbei kann die Ausbildung der wirksamen Stereome in den allerweitesten Grenzen schwanken. So zeigt, um nur ein Beispiel aus vielen ähnlichen anzuführen, *Oenanthe peucedanifolia* den inneren Teil der Mestomscheide nur auf der Unterseite aus verholzten Elementen bestehend, und auch *Peucedanum longifolium* weist dasselbe Gewebe ebenfalls nur auf

<sup>1)</sup> l. c. p. 20, 21.

<sup>2)</sup> Vergl. die zuverlässigen Abbildungen bei G. de Lamarlière, l. p. p. 32, 49, 106, 107, 113 usw.

<sup>3)</sup> Les Ombellifères en général et les etc. Montpellier 1882. Nach Drude l. c. p. 81.

der Unterseite in typischer Ausbildung auf. Sehr einfache und lehrreiche Verhältnisse bietet in dieser Beziehung *Palimbia salsa* (Taf. IV, Fig. 1). Die im Blattstiele eines grundständigen Blattes bei der untersuchten Pflanze vorgefundenen fünf Gefäßbündel verteilen sich im Querschnitt so, daß das weitaus größte derselben auf die Unterseite zu liegen kommt, die beiden mittleren in die Gegend der neutralen Zone, die beiden kleinsten dagegen unter die beiden Kanten der Oberseite. Aber nicht nur in der Größe, sondern auch in ihrer Gestalt zeigen die fünf Gefäßbündel im Blattstiel von *Palimbia salsa* sehr auffallende Unterschiede. Der größte Teil des unteren Bündels besteht, wie man sofort erkennt, aus verholzten Sklerenchymfasern, die ganz entschieden hier auf der „Druckseite“ das Organ der Biegefestigkeit darstellen. Die Mestomscheiden der kleinen nach oben zu gelegenen Gefäßbündel sind relativ und auch quantitativ bedeutend geringer ausgebildet, ja in den beiden kleinsten Bündeln verschwinden die mechanischen Elemente auf der inneren Seite sogar vollständig.

Die subepidermalen mechanischen Stränge können bei den verschiedenen Arten annähernd gleich ausgebildet sein; dann ist in dieser Beziehung der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite weniger deutlich. Aber diese Fälle sind im allgemeinen nicht so häufig, ich erwähne sie beispielsweise für *Eryngium maritimum*, *Peucedanum officinale* und *Anthriscus silvestris*. In vielen anderen Fällen heben sich die Bündel, welche die beiden auf der Oberseite liegenden Leisten ausfüllen, durch bedeutendere Größe von den übrigen ab. Dies ist der häufigste Fall. Ohne näher auf mehrere Beispiele einzugehen, möchte ich auch hier wieder auf *Palimbia salsa* hinweisen. Den oben erwähnten fünf ungleich großen Gefäßbündeln entsprechen fünf ungleich große subepidermale Kollenchymstränge; jedoch liegen die größten derselben hier auf der Oberseite, d. h. der auf Zug beanspruchten Partie des Organs. Die mechanische Bedeutung und Leistungsfähigkeit des Kollenchyms, die von Ambronn<sup>1)</sup> bekanntlich eingehend untersucht wurde, besteht darin, daß das Kollenchym genau so gut mechanischen Zugkräften zu widerstehen vermag, als verholzte Sklerenchymfasern, jedoch mit dem Unterschiede, daß das Kollenchym eine stärker bleibende Dehnung erfahren kann. Für unser Beispiel scheint es, sofern man überhaupt die Einwirkung der mechanischen Kräfte in so bedeutendem Maße als formbildend ansehen will, als ob das Kollenchym dem auf der Oberseite herrschenden Zug besser zu widerstehen geeignet sei als die verholzten Sklerenchymfasern der Mestomscheide, die ihrer Hauptmasse nach nur auf der dem Druck ausgesetzten Unterseite zur Ausbildung gelangen. Wir sehen also, daß im Blattstiel von *Palimbia salsa* — eine Menge Arten aus anderen Gattungen verhalten

<sup>1)</sup> Entwicklungsgeschichte und mechanische Eigenschaften des Kollenchyms. p. 518 ff.

sich ähnlich — dasjenige mechanische Gewebesystem, welches dem Druck zu widerstehen hat, aus verholzten Sklerenchymfaserbündeln besteht, die sich den Mestombündeln anschließen, während auf der Oberseite das dem Zug ausgesetzte Gewebe von subepidermalen Kollenchymsträngen gebildet wird, die hier auf der „Zugseite“ auch stärkere Ausbildung erfahren.

Der soeben besprochene Fall zeigt also eine quantitativ verschiedene Anlage der einzelnen mechanischen Systeme auf Ober- und Unterseite, in der verschiedenen Größenausdehnung der betreffenden Bündel. Die Elemente, welche die Bündel hierbei zusammensetzen, sind innerhalb desselben Systems völlig die gleichen. Daß aber auch als ein weitergehendes Charakteristikum der Dorsoventralität die Elemente desselben mechanischen Gewebesystems vielleicht durch die Verschiedenheit der einwirkenden mechanischen Kräfte eine Veränderung erfahren können, also der Unterschied zwischen „Druck- und Zugseiten“ auch in den Elementen desselben Systems zum Ausdruck kommt, sollen uns andere Beispiele lehren. Besonders abhängig in dieser Beziehung erwies sich der Grad der Verholzung der Zellwände. Nicht allein bei den rein mechanischen Zellen, sondern auch bei denen des Grundparenchyms scheint durch die wirkenden Druckkräfte der Grad der Verholzung sich zu bestimmen. So beobachtete ich im Blattstiel von *Peucedanum Petteri* das Grundparenchym außerhalb des Gefäßbündelbogens nur auf der „Druckseite“ verholzt (Taf. IV, Fig. 2), auch *Peucedanum longifolium* weist ähnliche Verhältnisse auf.

Klarer noch ist die Abhängigkeit der Verholzung des subepidermalen Kollenchyms von dessen Lage auf Ober- oder Unterseite. Wie oben besprochen ist bei vielen Arten, besonders der Gattungen *Peucedanum* und *Eryngium* die Verholzung der subepidermalen Bündel so durchgehend, daß ein Unterschied der Elemente auf der Ober- und Unterseite nicht feststellbar ist. Es zeigen andererseits, wie wir gesehen haben, viele Umbelliferen ihre subepidermalen Bündel aus reinem Kollenchym bestehend, das nirgends auch nur eine Spur von Sklerosierung und Verholzung aufweist. Dagegen ist bei den Arten, die beginnende, oder wenn man will, rudimentäre Verholzung (vergl. p. 18) ihrer subepidermalen Stränge aufweisen, die Erscheinung deutlich zu beobachten, daß die Sklerotisierung und Verholzung am stärksten ist in den Bündeln der Unterseite, denjenigen also, welche Druckkräften ausgesetzt sind. Als typisches Beispiel führe ich *Angelica silvestris* an (Taf. IV, Fig. 3). Wir sehen, daß die subepidermalen Kollenchymstränge, die in den beiden Leisten auf der Oberseite verlaufen, nur eine geringe bis verschwindende Verholzung zeigen. Dagegen sind die Bündel auf den Flanken und besonders auf der Unterseite des Blattstieles durchweg verholzt. Da bei *Angelica silvestris* Mestomscheiden nicht zur Ausbildung kommen, so ist die mechanische Funktion, d. h. die Gewährleistung von Biegungsfestigkeit hier allein auf

die subepidermalen Bündel übertragen. Das Charakteristische aber in diesem Fall, auf das ich hingewiesen haben möchte, ist der Unterschied zwischen den Elementen auf der „Zugseite“, die reine Kollenchymfasern darstellen, und denen der „Druckseite“, welche infolge ihrer Verholzung mehr den Charakter echter sklerotischer Fasern besitzen. Der Blattstiel von *Peucedanum alsaticum* zeigt ebenfalls die geschilderte Erscheinung, unverholzte oder nur wenig verholzte Kollenchymbündel auf der Oberseite und verholzte aus Kollenchym hervorgegangene Bündel auf der Unterseite, allerdings erst in oberen Teilen des Blattstieles, bereits im Bereiche der Fiederung. Im eigentlichen Blattstiel ist ein Unterschied zwischen den subepidermalen Bündeln infolge durchgehender Verholzung und wohl auch infolge der kolossalen Entwicklung der Mestomscheiden, denen gegenüber hier das peripherische System etwas in seiner mechanischen Leistung zurücktritt, weniger klar. Auch *Oenanthe peucedanifolia* fand ich mit ganz ähnlichem Verhalten.

Jedoch ist auch ein Fall zu erwähnen, der total eine Ausnahme von der Regel macht. Wir sehen, daß im Blattstiel von *Daucus Carota* (Taf. III, Fig. 4), im Bereiche der Fiederung auf der Oberseite in der Mitte der Rinne sich ein subepidermales Bündel findet, dessen Elemente sehr stark verholzte Fasern sind. Die beiden Kollenchymstränge, welche in den die Rinne bildenden Leisten liegen, zeigen an ihrem unteren Ende nur wenige Zellen sklerotisiert. Dagegen sind die peripherischen Bündel der Unterseite völlig frei von verholzten Zellen und bestehen aus typischem Kollenchym. Der Blattstielgrund ganz horizontal gewachsener Blätter zeigt aber dasselbe Verhalten wie *Angelica silvestris*. Bedenken wir jedoch, daß die Druck- und Zuglinien am Grunde ganz anders verlaufen, als in weiter nach oben gelegenen Regionen, so läßt sich die Verschiedenheit im Bau vielleicht auf die veränderten mechanischen Verhältnisse zurückführen.

### B. Dorsoventralität im Spross.

Die Verhältnisse, wie ich sie für den Blattstiel von *Angelica silvestris* schilderte, leiten dann unmittelbar über zu solchen in den Sprossen, wo bisweilen ein ähnlicher Unterschied zwischen „Zug- und Druckseiten“ auftreten kann. Die Beobachtungen im Blattstiel von *Daucus Carota*, dessen wechselnde Struktur anscheinend mit dem wechselnden Verlauf der Zug- und Drucklinien zusammenhängt, lassen uns über die wahren Ursachen der Dorsoventralität nur Vermutungen anstellen. Hierüber können nur experimentelle Untersuchungen sichern Aufschluß gewähren.

Ich erinnere sodann an die Beobachtungen, die man über die Einwirkung von Zugkräften auf noch in Entwicklung begriffene Pflanzenorgane, besonders Ranken,<sup>1)</sup> gemacht hat und wobei eine

<sup>1)</sup> cf. Haberlandt, *Physiol. Pflanzenanat.* p. 171ff.

sehr wesentliche anatomische Veränderung der dem Zug ausgesetzten Teile zu beobachten ist. Ebenso hat Hegler<sup>1)</sup> Versuche angestellt, wobei er zu dem Ergebnis kam, daß ein wachsendes Organ, welches längere Zeit der Wirkung einer Zugkraft ausgesetzt wird, dadurch bedeutend leistungsfähiger wird, was nur auf einer Verstärkung der mechanischen Elemente beruhen könne. Indessen haben sich seine Untersuchungen als irrig erwiesen, seitdem durch die Untersuchungen Balls<sup>2)</sup> und vor allem Büchers<sup>3)</sup> dargetan wurde, daß ein allseitig gleichmäßig wirkender Längszug ohne Einfluß auf die Ausbildung und Festigung der mechanischen Gewebe ist. Die genannten Autoren haben festgestellt, daß ein in wagerechter Lage befestigter wachstumsfähiger Sproß, der also an seiner geotropischen Aufwärtskrümmung verhindert ist, sehr starke dorsoventrale Struktur erhält, indem das Festigungsgewebe der Unterseite nicht zur typischen Ausbildung gelangt, dasjenige der Oberseite dagegen eine sehr bedeutende Stärke erreicht.

Nun hat Ricome<sup>4)</sup> gerade an Umbelliferen sehr interessante Untersuchungen gemacht. Er hat zwar hierfür nur die Fruchstiele, d. h. die Doldenstrahlen berücksichtigt, weniger die unteren Seitenäste. Er hat gefunden, daß bei *Heracleum Sphondylium* die peripherischen, also horizontal stehenden Doldenstrahlen, einen stark dorsoventralen Bau zeigen. Dieser äußert sich, was die mechanischen Gewebe anlangt,<sup>5)</sup> darin, daß das Kollenchym auf der Oberseite in Strängen aus kräftig verdickten Zellen sich findet, auf der Unterseite dagegen in breiten subepidermalen Platten auftritt, deren Zellen weitleumiger sind als die der Oberseite und schwächere Wandverdickungen aufweise; die Unterschiede im Gefäßbündelzylinder sind weniger auffallend, treten erst bei entsprechenden Versuchen deutlicher hervor. Was die farblose Rinde anlangt, so ist auf der Unterseite eine bedeutend stärkere Entwicklung derselben zu beobachten als auf der Oberseite, auch sind die Zellen unten bedeutend weitleumiger. Bei *Daucus Carota* liegen die Verhältnisse ähnlich. Ebenso sollen<sup>6)</sup> *Crithmum maritimum*, *Peucedanum Cervaria* und *Archangelica officinalis* dieselbe Dorsoventralität ihrer Seitenstrahlen aufweisen, während eine solche bei *Anethum Foeniculum*, *Laserpitium Gallicum*, *Scandix Pecten Veneris* und *Bupleurum fruticosum* nicht so deutlich sei. Die experimentellen Untersuchungen haben dann das Ergebnis geliefert,<sup>7)</sup> daß bei *Heracleum Sphondylium* die Gestalt der Kollenchymbündel abhängig ist von der Richtung des einfallenden

1) cf. Pfeffer, Pflanzenphysiol. 2. Aufl. Bd. II. p. 148 ff.

2) Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. 39. 1904.)

3) Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropische Induktion. (Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 43. 1906.)

4) Ricome, H., Recherches expérimentales sur la symétrie des Rameaux floraux. (Ann. d. scienc. nat. Sér. 8. Bot. T. VII. 1898. p. 293.)

5) l. c. p. 309 ff.

6) l. c. p. 314.

7) l. c. p. 344 ff.

Lichtes, die Qualität der Kollenchymzellen dagegen von der Art der Belastung, und zwar so, daß auf der jeweiligen Druckseite die Kollenchymzellen weitlumig und schwach verdickt sind, auf der Zugseite dagegen eine starke Verdickung ihrer Wände erfahren. Zu demselben Ergebnis kommt Ricome dann bei Belastungs- und Beleuchtungsversuchen mit *Daucus Carota* und *Archangelica officinalis*. Außer den Veränderungen des peripherischen Kollenchyms haben sich auch solche des Gefäßbündelzylinders ergeben, die hauptsächlich darin bestehen, daß bei stärkerer Belastung eines peripherischen Doldenstrahles eine starke Ausbildung des Holzes auf der Unterseite zu beobachten war.<sup>1)</sup> Jedoch tritt diese Erscheinung im Vergleich zu der, welche das peripherische Kollenchym bietet, in den Hintergrund.

Es lag ursprünglich nicht in meiner Absicht, die Verhältnisse in den Doldenstrahlen in meine Betrachtungen hereinzuziehen, da sie doch bereits der Region der Fortpflanzungsorgane angehören. Durch die Untersuchungen Ricomes jedoch, dessen Beobachtungen mir von großer Bedeutung erschienen, sah ich mich angeregt, auch in dieser Richtung einige Beobachtungen anzustellen. Ich bin dabei, was meine anatomischen Untersuchungen anlangt, in einigen Punkten zu besonderen Ergebnissen gekommen, zur Beobachtung von Verhältnissen, die Ricome offenbar übersehen hat.

Im folgenden seien meine Beobachtungen mitgeteilt:

### 1. *Heracleum Sphondylium* (Taf. V, Fig. 1).

Was die Gestalt der Gewebekomplexe anlangt, so kann ich die Angaben Ricomes vollauf bestätigen. Ich fertigte Schnitte — ebenso wie bei den anderen Arten — ziemlich nahe an dem Grunde der Doldenstrahlen, also da, wo der Spannungsunterschied zwischen Ober- und Unterseite möglichst groß sein mußte. Da ist zu beobachten, daß in den allermeisten Fällen das breite Kollenchymbündel der Unterseite entweder total sklerotisiert ist und lebhaftere Ligninreaktion gibt oder doch ein großer Teil der Zellen diese Verholzung erfahren hat. Auch die seitlichen Bündel zeigen oft verholzte Kollenchymzellen, während dagegen diejenigen der Oberseite solche nur in den allerseltensten Fällen aufweisen. Im übrigen ist die von Ricome erwähnte Erscheinung, daß die Zellen in den oberen Bündeln viel enger sind, dafür aber auch stärker verdickt, sehr gut zu sehen. Die Verholzung der unteren Kollenchymbündel geschieht ganz in der Weise, wie ich es p. 226 geschildert habe.

Auch die farblose Rinde, deren Zellen auf der Unterseite bedeutend weitlumiger sind als oben, zeigt bisweilen eine Verholzung ihrer Zellwände, und zwar in allen beobachteten Fällen nur auf der Unterseite. Die Wände sind ganz schwach

<sup>1)</sup> Vergl. Ricomes Abbildung Taf. 11. Fig. 10.

verdickt, reichlicher mit Tüpfeln versehen und zeigen mit Anilinsulfat behandelt lebhaft gelbfärbung.

Sind die Dolden nicht besonders stark entwickelt, so kann die Verholzung sowohl des Kollenchyms wie der Rinde unterbleiben, sie ist jedoch in annähernd kräftigen Doldenstrahlen der Peripherie stets deutlich zu beobachten. Ein bisweilen auftretender sklerenchymatischer Leptombeleg scheint von der Dorsoventralität nicht betroffen zu werden.

### 2. *Peucedanum Cervaria* (Taf. V, Fig. 2).

Die Dorsoventralität der peripherischen Doldenstrahlen äußert sich hier darin, daß zwei Kollenchymbündel der Oberseite sehr stark vortreten und zwei Leisten bilden, welche eine Rinne einschließen. Die Unterseite dagegen ist glatt, das Kollenchym bedeckt hier die gesamte Epidermis. Auf den Seiten liegen je ein bis zwei hypodermale Stereomstränge, ein kleinerer nach oben, ein größerer nach unten. Die engsten und am stärksten verdickten Zellen enthalten die unteren seitlichen Bündel. Die Zellen der beiden obersten vorspringenden Kollenchymbündel sind weitlumiger. Der innere Teil dieser Bündel ist sklerotisiert und zeigt Ligninreaktion, jedoch ist das immer verholzte Zellhäutchen äußerst dünn und seine Gelbfärbung mit Anilinsulfat sehr gering. Am stärksten verholzt sind die beiden unteren seitlichen Bündel, welche bis auf eine subepidermale kollenchymatisch gebliebene Schicht sehr starke Gelbfärbung geben. Die miteinander verschmolzenen unteren Kollenchymbündel, die übrigens kaum den Charakter von Festigungsgewebe zeigen, besitzen nur hier und da Gruppen allerdings stark verholzter Zellen. Der innere Sklerenchym- und Holzzylinder zeigt keine Besonderheiten.

### 3. *Peucedanum longifolium* (Taf. V, Fig. 3).

Hier tritt die Dorsoventralität wieder sehr deutlich auf. Zwei Kollenchymbündel mit entsprechenden Gefäßbündeln stehen nach oben, drei mit ebensoviel Gefäßbündeln nach unten; die oberen Kollenchymstränge überragen die unteren an Durchchnittsgröße, auch sind ihre Zellen weitlumiger und schwächer verdickt. Letztere Eigenschaft ist also genau umgekehrt wie bei den vorherigen Arten. Dazu kommt noch, daß die drei unteren peripherischen Kollenchymstränge an ihrer inneren Seite verholzt sind, während sich in den oberen Bündeln fast keine verholzte Faser findet. Die fünf Gefäßbündel sind annähernd gleich, besitzen verholzte Leptombelege, die keine dorsoventrale Ausbildung zeigen. Auch die farblose Rinde bietet nichts beachtenswertes.

### 4. *Oenanthe pimpinelloides* (Taf. V, Fig. 4).

Der Querschnitt durch einen peripherischen Doldenstrahl zeigt uns die sechs subepidermalen Kollenchymstränge gleichgroß

ausgebildet. Die drei der Oberseite stehen dichter zusammen und ragen als kleine Riefen über die Oberfläche. Im übrigen ist der Strahl in vertikaler Richtung etwas abgeplattet. Auch hier ist die Erscheinung deutlich zu beobachten, daß das unterste Kollenchymbündel seine Zellen fast sämtlich sklerotisiert und verholzt. In den seitlichen Bündeln finden sich hier und da noch einzelne verholzte Fasern, während sie in den Bündeln der Oberseite in allen von mir untersuchten Fällen fehlten. Sonst läßt sich kein Zeichen einer Dorsoventralität erkennen.

#### 5. *Archangelica officinalis*.

Das mir zur Verfügung stehende lebende Material war leider kümmerlich entwickelt, die Früchte waren nur halbreif, der Sklerenchymzylinder jedoch vollständig verholzt. In den peripherischen Bündeln trat nur der Unterschied zwischen den Kollenchymzellen in Ober- und Unterseite zutage, wo sie auf letzterer bedeutend weitlumiger waren und schwächere Wandverdickungen besaßen.

#### 6. *Angelica silvestris*.

Auch hier sind die peripherischen Doldenstrahlen dorsoventral gebaut, was sich darin äußert, daß oben mehrere Kollenchymbündel als starke mit Haaren besetzte Riefen über die Oberfläche ragen, während die Unterseite ohne solche Riefen ist. Die Kollenchymzellen der Oberseite sind enger und stärker verdickt, die Bündel füllen hier die ganzen Riefen aus. Außerdem ist bei dieser Art die merkwürdige Erscheinung zu beobachten, daß die peripherischen Kollenchymbündel in zwei Teile gespalten sind, einen äußeren hypodermalen und einen inneren mitten in der farblosen Rinde liegenden. Letzterer ist gewöhnlich der kleinere, auf der Unterseite jedoch auch öfters der größere. Auf der Oberseite liegen meist drei bis fünf solcher Doppelstränge, auf der Unterseite dagegen konstant drei. Tritt Verholzung des peripherischen Kollenchyms ein, so werden nur Zellen des inneren Teiles davon betroffen. Oft habe ich auch hierbei eine Dorsoventralität beobachtet, indem nur unten einzelne Zellen im Kollenchym sklerotisiert und verholzt waren. In vielen anderen Fällen aber waren die Bündel der Oberseite genau so gut wie unten sklerotisiert, so daß bei *Angelica silvestris* die Verholzung des peripherischen Kollenchyms nicht von der Lage abhängig zu sein scheint. Auch der Gefäßbündelring zeigt wenig auffallendes. Hier und da finden sich einzelne verholzte Fasern vor den Siebteilen, doch war eine Dorsoventralität in dieser Beziehung nicht zu erkennen.

#### 7. *Daucus Carota* (Taf. V, Fig. 5).

Das peripherische System zeigt außer den bereits von Ricome erwähnten Eigentümlichkeiten nichts besonderes. Dagegen ist im

inneren mechanischen System eine Erscheinung zu beobachten, wovon Ricome nichts erwähnt. Der Leptombeleg, der im ganzen Stengel nur schwach kollenchymatisch ist, wird hier in den Doldenstrahlen auf einmal sklerenchymatisch. Dabei kommt insofern eine Dorsoventralität zum Ausdruck, als dieser Leptombeleg nur an den Gefäßbündeln der Unterseite mehrere Schichten stark wird, während er auf der Oberseite aus ganz wenigen verholzten Sklerenchymfasern besteht, mitunter auch ganz fehlt. Sonst sind im Sklerenchym- und Holzzylinder keine Besonderheiten wahrzunehmen. Erwähnen muß ich, daß die Exemplare, die ich untersuchte, aus dem botanischen Garten waren und die Dolden möglichst stark.

Genau so verhält sich *Selinum Carvifolia*, wo die Leptombelege auch nur auf der Unterseite aus mehreren Schichten verholzter Sklerenchymfasern bestehen, während sich auf der Oberseite nur einzelne verholzte Fasern finden.

#### 8. *Orlaya grandiflora*.

Die beiden oberen Kollenchymstränge heben sich als starke Vorwölbungen über das Epidermisniveau. Sie haben größeren Querschnitt als die unteren Bündel und sind aus stärker verdickten Zellen zusammengesetzt. Der Gefäßbündelring hat im Querschnitt die Gestalt eines in vertikaler Richtung zusammengedrückten Fünfeckes. Die verholzten Leptombelege sind auf der Ober- wie Unterseite gleichstark entwickelt.

Ähnlich verhält sich *Aethusa Cynapium*, nur daß hier die Kollenchymbündel auf der Oberseite als hohe Leisten sich erheben und die Gefäßbündel keine Leptombelege besitzen.

#### 9. *Laserpitium gallicum*.

Leider hatten die Exemplare im botanischen Garten keine Früchte getragen. Die peripherischen Doldenstrahlen, die ich untersuchte, zeigten einen annähernd radiären Bau bei fast kreisrundem Querschnitt. Nur die Bündel der Unterseite waren etwas breiter und ihre Zellen weitlumiger und schwächer verdickt. In einzelnen Kollenchymbündeln sowohl der Ober- wie Unterseite zeigten sich einzelne Zellen ganz schwach verholzt.

#### 10. *Pastinaca sativa*.

Die Dorsoventralität besteht hier nur darin, daß zwei Kollenchymbündel auf der Oberseite leistenartig vorspringen. Sonst unterscheiden sich dieselben sowohl an Größe wie an Verdickung und Lumen der Elemente nicht von denen der Unterseite. Auch der Gefäßbündelring ist radiär gebaut.

#### 11. *Bupleurum sachalinense*.

Die peripherischen Doldenstrahlen sind radiär gebaut, höch-

stens unterscheidet sich das untere Gefäßbündel durch größere Zellumina und Größe des Querschnitts von den oberen.

Ebenso verhält sich *Anethum graveolens*.

## 12. *Ferula Ferulago*.

Der Bau der peripherischen Doldenstrahlen ist annähernd radiär. Nur auf der Oberseite sind die drei Kollenchymstränge in tangentialer Richtung etwas schwächer und ragen ein wenig über die Oberfläche vor. Die Zellen sind denen auf der Unterseite gleich. Sonst bietet sowohl die Rinde wie der Gefäßbündelring keine Anzeichen von Dorsoventralität.

### Zusammenfassung.

Es ergibt sich also, daß bei einer Reihe von Umbelliferen die peripherischen Doldenstrahlen nur einen schwach dorsoventralen Bau zeigen, der sich höchstens nur darin äußert, daß die Kollenchymbündel der Oberseite über die Oberfläche hervorragen und an Stärke der Elemente diejenigen der Unterseite übertreffen (*Archangelica*, *Orlaya*, *Aethusa*, *Laserpitium*, *Pastinaca*, *Bupleurum*, *Anethum graveolens*, *Ferula Ferulago*). Dieser Gruppe schließt sich *Angelica silvestris* an, wenn man die Anomalien dieser Art außer acht läßt, die auf die dorsoventrale Struktur keinen Einfluß zu haben scheinen. So weit ich es beobachten konnte, zeigt diese Art also im wesentlichen dasselbe Verhalten wie die der ersten Reihe.

Bei einer zweiten Reihe tritt zu diesen Verhältnissen noch die Erscheinung, daß der sklerenchymatische Leptombeleg in seiner Ausbildung auf der Unterseite entschieden stärker wird (*Daucus Carota*, *Selinum Carvifolia*). Etwas ähnliches erwähnt Keller für verschiedene geotropisch aufwärts gekrümmte Fruchtstiele (*Iris sibirica* und *Camassia*), wo in der unteren Hälfte des Perizykels die Verholzung viel weiter fortgeschritten war als in der oberen Hälfte.<sup>1)</sup>

In einer dritten Gruppe, gebildet von *Peucedanum Cervaria*, *Peucedanum longifolium* und *Oenanthe pimpinelloides*, sehen wir die auffallende Erscheinung, daß das peripherische Kollenchym, genau so wie im Blattstiel von *Angelica silvestris* und *Peucedanum alsaticum* (p. 256 f.) hauptsächlich auf der Unterseite sklerotisiert und verholzt, während die übrigen mechanischen Gewebe geringere Anzeichen einer Dorsoventralität aufweisen.

An diese Gruppe schließt sich *Heracleum Sphondylium* an, das ebenfalls hauptsächlich auf der Unterseite sein subepidermales Kollenchym verholzt, außerdem aber auch eine Verholzung der farblosen Rinde nur auf der Unterseite erkennen läßt.

<sup>1)</sup> Vergl. Literaturverzeichnis.

Nach Ricomes Anschauungen gehörten *Heracleum Sphondylium* und *Daucus Carota* zur ersten Reihe, da er die Verholzung des peripherischen Kollenchyms bei *Heracleum* und die Dorsoventralität des verholzten Leptombelegs bei *Daucus* übersehen hat. Nach seinen Belastungs- und Beleuchtungsversuchen sind die Dorsoventralitätsmerkmale der ersten Gruppe genug erklärt. Wir müssen annehmen, daß nur die peripherischen Bündel der Oberseite aktiv an der Festigung teilnehmen, während auf der Unterseite der Hauptwiderstand gegen den herrschenden Druck offenbar von dem inneren Sklerenchymring geleistet wird, wofür das peripherische System der Unterseite seinen Charakter als Festigungsgewebe verliert. Dennoch wird immer noch in der Rinde der Unterseite ein longitudinaler Druck herrschen. Darauf ist m. E. die Verholzung der primären Rinde in den Doldenstrahlen von *Heracleum sphondylium*, ebenso vielleicht im Blattstiel von *Pencedanum Petteri* (p. 256), zurückzuführen. Dieses wird als passive Erscheinung aufzufassen sein als Schutz der Parenchymzellen der Rinde gegen die Gefahr, zusammengedrückt zu werden.

In einem anderen Lichte sehen wir die Dorsoventralitätserscheinungen der ersten Reihe, wenn wir die Untersuchungen Büchers und die hieran anknüpfenden Betrachtungen Ursprungs berücksichtigen. Danach hat die Ausbildung weiter Kollenchym- und Rindenzellen auf der Unterseite den Zweck, nicht nur eine Steigerung der Druckfestigkeit, sondern auch eine solche der aktiven Druckkraft zu erreichen. Ob diese Theorie jedoch voll und ganz auf die plagiotropen Seitenstrahlen von Umbelliferendolden zu übertragen ist, möchte ich mindestens dahingestellt sein lassen.

Dagegen sind die Erscheinungen, welche die dritte Gruppe darbieten, bei der also auf der Unterseite die Kollenchymbündel sklerotisiert und verholzt sind, bisher nicht erklärt, sondern bedürfen noch der experimentellen Untersuchung.

Nimmt man mit Schellenberg an,<sup>1)</sup> daß der Vorteil von Verholzung der Zellmembran überhaupt darin besteht, daß die Pflanze so ein Mittel gewinnt, Membranen gewissermaßen festzulegen, sodaß sie ihre Form behalten und nicht mehr wachsen können, so werden in unserem Falle, wie ich glaube, die Erscheinungen kaum zu erklären sein, man müßte noch dazu annehmen, daß die verholzten Kollenchymfasern besser den Longitudinaldruck auszuhalten vermögen als unverholzte. Das ist experimentell natürlich sehr schwer zu prüfen. Nach der Ansicht von Sachs<sup>2)</sup> bewirkt die Verholzung in mechanischer Beziehung Steigerung der Härte der Zellhaut

<sup>1)</sup> Beiträge zur Kenntnis der verholzten Zellenmembran. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. 29. 1896. p. 265.)

<sup>2)</sup> Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. p. 21, zitiert nach Schellenberg. l. c. p. 238.

und Verminderung ihrer Dehnbarkeit, was sich mit der vorstehenden Vermutung wohl vereinbaren ließe. Was jedoch die Zugfestigkeit verholzter Fasern anlangt, so hat uns Sonntag gezeigt,<sup>1)</sup> daß unter Hinweis auf die Textilfasern verholzte Zellmembranen *ceteris paribus* von schwächerer Festigkeit sind als unverholzte. Danach wäre die Verwendung unverholzter Kollenchymzellen auf der Oberseite, der Zugseite, wohl erklärt.

Sehr lebhaft jedoch erinnern die Dorsoventralitätserscheinungen in den peripherischen Doldenstrahlen von *Peucedanum Cervaria*, *Heracleum Sphondylium* usw. an die Dorsoventralität der Seitenäste von Fichten und anderen Koniferen. Hier tritt bekanntlich die Erscheinung auf,<sup>2)</sup> daß auf der Unterseite sogenanntes Rotholz, auf der Oberseite Weißholz gebildet wird. Wie Sonntag dann festgestellt hat, enthält das Rotholz ungefähr 20 Proz. inkrustierter Ligninsubstanzen mehr als das Weißholz,<sup>3)</sup> wobei das Weißholz eine doppelt so große Zugfestigkeit besitzt wie das Rotholz.<sup>4)</sup> Dagegen dürfte es nach den Untersuchungen Sonntags nicht als festgestellt erscheinen, welche Faktoren die Ausbildung von Rot- und Weißholz veranlassen. Nach Sonntags Ansicht dürfte das mechanische Moment für die Erklärung von hervorragender Bedeutung sein, jedoch auch die Einwirkung des Lichtes und des Schwerkraftreizes in Betracht gezogen werden müssen, da auch liegende Äste der Strandkiefer Rot- und Weißholz zeigen.<sup>5)</sup>

Ich glaube, daß gerade in dieser Richtung, nämlich in der Einwirkung des Lichtes und des Schwerkraftreizes, die bestimmenden Ursachen der geschilderten Dorsoventralität in plagiotropen Doldenstrahlen zu suchen sein werden, daß also eine Art Phototropie<sup>6)</sup> beziehungsweise Geotropie oder beide zusammen die dorsoventrale Verholzung veranlassen.

Im Anschluß daran muß ich über einige Verhältnisse berichten, welche ich in unteren Seitensprossen zweimal beobachtete. Es betrifft dies erstens *Peucedanum alsaticum*. Man erkennt, daß derselbe im Querschnitt (Taf. IV, Fig. 5) umgekehrt, wie bei horizontalen Ästen der Laubbäume<sup>7)</sup> in vertikaler Richtung zu-

<sup>1)</sup> Verholzung und mechanische Eigenschaften der Zellwände. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1901. p. 146 f.)

<sup>2)</sup> cf. Hartig, das Rotholz der Fichte (Forstl.-naturw. Zeitschr. V. 1896), und derselbe, Holzuntersuchungen, Altes und Neues. Berlin 1901.

<sup>3)</sup> Sonntag, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1904. p. 81.)

<sup>4)</sup> l. c. p. 105.

<sup>5)</sup> l. c. p. 104.

<sup>6)</sup> cf. J. Wiesner, Über Trophieen, nebst Bemerkungen über Anisophyllie. (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch. 1895. p. 485.) U. Pfeffer, Physiologie. 2. Aufl. Bd. 2. p. 83.

<sup>7)</sup> Vergl. Ursprung, Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums. (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 19. 1901. p. 320 ff.)

sammengedrückt ist. Die Oberseite des ersten Internodiums, also desjenigen, welches noch am stärksten eine horizontale Lage einnimmt, ist annähernd eben, während die Querschnittslinie der Unterseite annähernd die Gestalt eines Halbkreises besitzt. In anatomischer Hinsicht besteht der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite darin, daß die subepidermalen Kollenchymbündel, die auf Ober- wie Unterseite ungefähr gleichen Querschnitt besitzen, auf der Oberseite völlig unverholzt sind. Auf der Unterseite dagegen zeigt sich die beginnende Verholzung genau wie im Blattstiel in jedem Bündel bei etwa 6 bis 12 und mehr Zellen. Es liegen also hier dieselben Anzeichen einer Dorsoventralität vor, wie im Blattstiel derselben Spezies und dem von *Angelica silvestris*, ebenso wie bei der dritten Gruppe von Doldenstrahlen. Dann beobachtete ich, daß bei *Eryngium campestre* gelegentlich eine ganz ähnliche Modifikation eintritt. Hier kann man am Grunde starker horizontaler Äste beobachten, daß bei derselben vertikal abgeplatteten Querschnittsform das subepidermale Kollenchym der Unterseite bündelweise viel stärker verholzt ist als auf der Oberseite, wo im Kollenchym gewöhnlich nur vereinzelte Zellen schwach sklerotisiert sind.

Weiterhin beobachtete ich, daß bei *Chaerophyllum aureum*,<sup>1)</sup> *Oenanthe Lachenalii* und *Daucus Carota* die Verholzung des subepidermalen Kollenchyms in der Hauptachse ganz auffallend nur auf einer Flanke des Stengels sich zeigt. Dieses Verhalten der genannten Pflanzen könnte man vielleicht der Einwirkung vorherrschender Winde zuschreiben, so daß man auch in der Hauptachse krautiger Pflanzen analog den Stämmen am Waldrand stehende Fichten<sup>2)</sup> von einer Zug- und Druckseite reden könnte.

Was im übrigen die Erklärung dieser zuletzt geschilderten Erscheinungen anlangt, so kommen nach meiner Ansicht dieselben Fragen in Betracht wie für das Rot- und Weißholz der Fichte. Indessen läßt sich vor einer experimentellen Untersuchung dieser Verhältnisse nichts mit Bestimmtheit über die Entstehungsursachen aussagen.

---

<sup>1)</sup> Wegen der Spezies *Ch. aureum* bin ich etwas im Zweifel. Die untersuchten Exemplare stammten aus dem botanischen Garten Gießen und waren als *Ch. aureum* zu bestimmen. Indessen zeigte das gesamte Material des Herbariums an *Ch. aureum* kein verholztes Kollenchym im Stengel, aus der ganzen Gattung nur *Ch. Villarsii*. Es ist also denkbar, daß entweder eine Varietät der letzteren vorliegt oder die Spezies *Ch. aureum* infolge der Kultur ihre Struktur verändert hat. Lebende Exemplare von natürlichem Standorte konnte ich nicht erlangen. Übrigens fand auch Berthold, Untersuchung zur Physiologie der pflanzlichen Organisation, I. Teil, Leipzig 1898, p. 76, *Ch. aureum* mit sklerotisiertem Kollenchym.

<sup>2)</sup> cf. Sonntag 1904. p. 104 ff.

## V. Der Einfluß des Standortes auf die Ausbildung der Festigungsgewebe.

Es ist mitunter recht schwer, bei Objekten, die direkt der Natur entnommen sind, zu sagen, welche äußeren Faktoren im einzelnen bestimmend auf die Struktur eingewirkt haben. Ich glaube gerade für das mechanische System gilt dies besonders. Wir wissen seit den Untersuchungen Stahls<sup>1)</sup> genau, daß die Ausbildung des Assimilationssystems in sehr starkem Maße direkt abhängig ist von den herrschenden Lichtverhältnissen, unter denen das betreffende Organ sich entwickelt hat. Ebenso können wir durch die Untersuchungen Tschirchs<sup>2)</sup> beobachtete Veränderungen im Transpirationssystem, besonders der Spaltöffnungen, Veränderungen in den Feuchtigkeitsverhältnissen der Luft zuschreiben. Durch denselben Faktor wird die Ausbildung des Wasserleitungssystems in sehr erheblichem Maße in seiner Ausbildung beeinflusst, was ganz experimentell durch die Kulturversuche von Vesque und Viet dargetan wurde. Bodenfeuchtigkeit ist für sich allein nur einer Beeinflussung der Wurzelstruktur fähig, ohne daß die oberirdischen Organe *ceteris paribus* davon in Mitleidenschaft gezogen würden. Die Veränderungen des mechanischen Systems durch den Einfluß des Lichts können nur indirekte sein. Wenn schon unter allen Bedingungen ein Kampf des Assimilationsgewebes mit dem mechanischen Gewebe um die möglichst peripherische Lage<sup>3)</sup> in den oberirdischen Vegetationsorganen besteht, so können wir diesen Kampf noch am deutlichsten beobachten, wenn wir Individuen verschiedener Standorte untersuchen. An Standorten, die wenig Licht darbieten, wird das Assimilationsgewebe im Stengel und Blattstiel keinen solchen verdrängenden oder einengenden Einfluß auf das mechanische ausüben können, und dementsprechend wird sich die Gestalt der peripherischen Stereome hier in ziemlich weiten Grenzen bewegen.

Anders ist es mit der Natur der mechanischen Zellen. Hier beobachten wir in allen oberirdischen Organen, daß die Pflanze bei zunehmender Lufttrockenheit sich immer mehr von dem Turgor unabhängig zu machen sucht, und deswegen ihre mechanischen Zellen verstärkt, d. h. nur, wenn sie ihre Kraut- oder Staudennatur bewahrt, und sich nicht etwa auf andere Mittel — Sukkulenz usw. — verlegt, um der Dürre widerstehen zu können. Jedoch kommt letzteres für Umbelliferen gar nicht in Betracht. Wir werden bei zunehmender Trockenheit, vor allem der Luft, eine stärkere Verdickung der mechanischen Zellen und

<sup>1)</sup> Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVI. 1883. p. 162.)

<sup>2)</sup> Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. (Sep.-Abdr. a. „*Linnaea*“. N. F. Bd. IX. H. 3 u. 4.)

<sup>3)</sup> cf. Schwendener, *Mechan. Prinzip.* p. 105 f.

auch eine relativ größere Ausdehnung der mechanischen Gewebe<sup>1)</sup> zu erwarten haben. Wir dürfen daher annehmen, daß Exemplare derselben Art, die einmal an trocken-sonnigem, andermal an feuchtschattigem Standort gewachsen sind, miteinander verglichen, uns wohl am besten Aufschluß über die Veränderlichkeit der einzelnen Stereome bieten werden. Da, wie van Noenen<sup>2)</sup> behauptet, die einzelnen Stereome in systematischer Beziehung in den verschiedenen Gruppen ganz verschiedenen Wert besitzen, so werden wir damit zu rechnen haben, daß denselben, um mit Volkens<sup>3)</sup> zu reden, eine ganz verschiedene Plastizität gegenüber Standortseinflüssen zukommt.

Unter den einzelnen Fragen wird uns am meisten die interessieren, ob die Sklerotisierung und Verholzung der peripherischen Kollenchymstränge sich von Standortsverhältnissen abhängig erweist, etwa so, daß bei zunehmender Trockenheit des Standortes auch die Zahl der verholzten Fasern und die Intensität ihrer Ligninreaktion zunimmt. Es wäre das ja denkbar, da Volkens<sup>3)</sup> die Ansicht ausspricht, daß Pflanzen trockener Standorte und Klimate in dem größeren Reichtum an verholzten Zellmembranen ein gewisses „Wasserspeichersystem“ besitzen sollen, und Pick<sup>4)</sup> zu dem Ergebnis kommt, daß bei Abnahme der Belaubung — gewöhnlich bei zunehmender Trockenheit des Standortes — „das Kollenchym durch das auf kleinerem Raume gleiche Festigkeit erzielende Sklerenchym ersetzt wird.“

Noch ein anderer Faktor durfte nicht außer acht gelassen werden. Im allgemeinen sind die Exemplare von trocken-sonnigem Standort naturgemäß viel stärker dem Winde preisgegeben als solche von feuchtschattigem Standort, gewöhnlich im Innern des Waldes. Dieser höheren mechanischen Inanspruchnahme durch den Wind an trocken-sonnigen Standorten mußte auch ein gewisses Maß formbildenden Einflusses auf die Struktur zuerkannt werden. Aber da sich die Pflanzen gewöhnlich schon durch die Reduktion ihrer Höhe genügend gegen den Wind<sup>5)</sup> zu schützen verstehen und unter gewöhnlichen Umständen eine bedeutend geringere Verzweigung aufweisen als Schattenpflanzen, so glaubte ich diesem Faktor keine genaue Beachtung schenken zu müssen, da ich der Ansicht war, daß die höhere mechanische Inanspruchnahme durch kleineren Wuchs bereits genügend kompensiert ist, und also lediglich Veränderungen durch Trockenheit und Licht in Betracht kommen können. Dennoch wurden aber, soweit es von Wichtigkeit erschien, die Größen- und Habitusverhältnisse genau berücksichtigt.

<sup>1)</sup> cf. Grevillius, Morphologisch-anatomische Studien über die xerophile Phanerogamenvegetation der Insel Oeland. (Englers bot. Jahrb. Bd. 23. 1897. p. 57 ff.)

<sup>2)</sup> Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. (Jahrb. des K. bot. Gart. Berlin. Bd. III. 1884. p. 24.)

<sup>3)</sup> l. c. p. 42.

<sup>4)</sup> l. c. p. 19.

<sup>5)</sup> cf. Hansen, Vegetation der ostfriesischen Inseln. p. 27 ff.

Der Gang meiner Untersuchungen war so, daß ich zunächst an einigen Arten, die von möglichst extremen Standorten Material lieferten, die Veränderungsfähigkeit der Stereome ihrer oberirdischen Vegetationsorgane prüfte.

Daran anschließend habe ich dann durch Vergleichen möglichst verschiedenartige Standorte bewohnender nahe verwandter Arten weitere Gesichtspunkte zu gewinnen gesucht.

Bei letzterer Untersuchungsmethode wurde auch Herbarmaterial zum Vergleich herangezogen.

## A. Veränderungen innerhalb derselben Spezies.

### 1. *Heracleum Sphondylium*.

Das peripherische System im Stengel verändert sich von feuchtschattigem zu trocken-sonnigem Standort folgendermaßen: Die subepidermalen Kollenchymstränge, die infolge der schwachen Ausbildung des Chlorophyllgewebes in ihrer räumlichen Ausdehnung nur wenig beschränkt sind, nehmen bei Schattenpflanzen eine breite bandförmige Gestalt an. Sie bestehen in radialer Richtung durchschnittlich aus etwa 8 Kollenchymschichten, in tangentialer Richtung zählt man deren fünfzig bis über hundert. Am Grunde des Stengels ist oft zu beobachten, daß die benachbarten Bänder sich soweit in tangentialer Richtung ausdehnen, daß sie sich zu einem fest geschlossenen Ringe vereinigen innerhalb des oben erwähnten verholzten Hypoderms. Bei zunehmender Besonnung und abnehmender Feuchtigkeit der Luft sehen wir die einzelnen Kollenchymstränge in ihrer räumlichen Ausdehnung immer mehr zurückweichen, so daß aus der bandförmigen Querschnittsform nach und nach eine mehr nierenförmige wird, wobei sich dann der radiale Durchmesser eines größeren Bündels verhält zum tangentialen etwa wie 1:5.

Ähnliche Verhältnisse, wenn auch nicht in derselben Stärke, ergeben sich in den Blattstielen, wo ebenfalls bei zunehmender Besonnung die Kollenchymbündel ganz bedeutend an tangentialer Ausdehnung einbüßen.

Wesentliche Veränderungen der Leptombelege im Stengel durch Standortseinflüsse sind nicht zu beobachten. Zu erwähnen ist nur, daß die verholzten Elemente derselben bei feuchtschattigem Standort ganz verschwinden können, allerdings nicht bei großen und kräftigen Individuen.

Die Veränderungen des Sklerenchymringes betreffen weniger dessen Gestalt und räumliche Ausdehnung als die Qualität seiner Elemente. Während bei Individuen feuchten Standortes die sekundäre Kambiumtätigkeit sich noch etwa bis zur halben Stengelhöhe verfolgen läßt, bleibt sie bei solchen trockenen Standortes nur auf die untersten Internodien beschränkt. Trotzdem könnte man von einer zunehmenden Ausdehnung des sekundären Sklerenchymzylinders bei zunehmender Trockenheit nicht reden. Demgegenüber ist aber die stärkere Verdickung der Sklerenchymzellen deutlich wahrnehmbar.

Starke Veränderungen in der Blattlamina sind kaum zu beobachten; analoge Verhältnisse, jedoch ganz schwach, zeigen sich, was das peripherische System anlangt, in den Rippen. Die weiteren Auszweigungen der Gefäßbündel in der Lamina scheinen nur durch Vermehrung und Verstärkung der Gefäße auf Trockenheitszunahme zu reagieren, was uns jedoch hier nicht weiter interessiert.

## 2. *Bupleurum falcatum*.

Hier sind die Gestaltsveränderungen der Kollenchymbündel bei verändertem Standort weniger auffallend als bei *Heracleum Sphondylium*. Wohl können wir eine schwache tangentielle Streckung der Bündel bei Individuen schattigen und mittelfeuchten Standortes beobachten gegenüber denjenigen von sonnigen Standorten, indes sind die Veränderungen des peripherischen Systems hier mehr qualitativer Natur; die Verdickung der Kollenchymzellwände kann nämlich bei feucht-schattigem Standort ganz erheblich hinter derjenigen in Exemplaren von trockenem Standort zurückbleiben. Ebenso ist es im Blattstiel. Auch in der Blattlamina verstärken sich die Elemente der Kollenchymstränge bei zunehmender Besonnung, während eine deutliche Lage- und Gestaltsveränderung der Bündel an sich nicht beobachtet werden konnte.

Dagegen ist die Veränderlichkeit des inneren sklerenchymatischen Systems ganz bedeutend. Nicht nur sind die Elemente bei trockenem Standort bedeutend stärker verdickt, sondern auch die Verstärkung des primären Sklerenchymzylinders durch sekundäre Kambiumtätigkeit ergreift bei trockenem Standort hier fast den ganzen Stengel.

In den Blattoorganen sind außer den qualitativen Veränderungen des Kollenchyms keine der Fibrovasalbündel von einschneidender Bedeutung zu beobachten.

Erwähnt sei noch, daß die Pflanzen von trockenem Standort im Durchschnitt eine Höhe von 50 bis 60 Zentimetern, die Schattenpflanzen eine solche von 1 bis 1,20 Metern erreichten. Die in Betracht zu ziehende Höhe der Individuen also bei dieser Spezies weder bei der Veränderung des peripherischen noch des inneren Systems irgend wie von Belang war.

## 3. *Daucus Carota*.

Was die Standortsfeuchtigkeit anlangt, so konnte ich hier bei unveränderter Besonnung keine wesentliche Veränderung der Stereome beobachten. Pflanzen, die auf mittelfeuchten Wiesen gesammelt waren, unterschieden sich in allen oberirdischen Organen kaum von solchen, die an sterilen, felsigen, der Sonnen- glut ausgesetzten Abhängen gewachsen waren. Ein Übergreifen der Verholzung des peripherischen Kollenchyms der Blattstiele auf den Stengel war an den wilden Exemplaren nicht zu erkennen. Wohl konnte man ein schwaches Zurückweichen der sklerosierten Zellen im Kollenchym der Blattstiele feststellen, wenn die betreffende Pflanze schattig und feucht

gestanden hatte, sowohl an den wilden, wie kultivierten Exemplaren.

Ganz anders verhielten sich in dieser Beziehung die angebauten Pflanzen, unsere Mohrrüben. Da dieselben meist auf solchen Äckern am besten gedeihen, die einen mittleren Grad von Bodenfeuchtigkeit aufweisen, vielfach auch Bäume eine erhebliche Verminderung der Sonnenstrahlung zur Folge haben, ist der Standort der angebauten Pflanzen meist konstant mittelfeucht gegenüber denjenigen der wilden. Es fällt sofort auf, daß der Stengel der angebauten Mohrrüben eine fast doppelt so große Höhe und Dicke erreicht, als die wilde Stammform. Wir beobachten bei ersterer eine deutliche starke Verholzung des peripherischen Kollenchyms im Stengel, die sich oft über den größten Teil der Bündel erstreckt. Auch ist hervorzuheben, daß der Siebteil häufig einen Beleg aus einer großen Anzahl sklerotisierter und verholzter Fasern erhält. Beide Erscheinungen erstrecken sich auf die ganze Länge des Stengels und auch der Seitenäste. Ich war erstaunt, zu sehen, daß auch Exemplare der angebauten Varietät, die etwas kleiner geblieben waren und nur etwa dieselbe Größe und Dicke erreichten als die wilden, ebenfalls Kollenchym in ihrer Rinde besaßen, wenn auch nicht gerade in allen Internodien.

Im übrigen zeigten die wilden Exemplare eine stärkere Verdickung der Zellen im Sklerenchymzylinder, auch besaß letzterer eine relativ stärkere Ausdehnung als bei den angebauten.

Man sieht also hieraus, daß bei *Daucus Carota* die Verholzung des peripherischen Kollenchyms im Stengel unabhängig ist von bloßen Änderungen des Standortes und zwar der Feuchtigkeit desselben, daß dieselbe vielleicht der Einwirkung veränderter mechanischer Inanspruchnahme unterliegt. Denn bei der bedeutend größeren und stärkeren Ausbildung, die die angebauten Pflanzen infolge besserer Ernährung erlangen, wird die mechanische Beanspruchung des Stengels eine viel größere, zumal auch die Dolden bedeutend schwerer werden. Dasselbe scheint für die Ausbildung eines Leptombeleges im Stengel maßgebend zu sein.

#### 4. *Pimpinella Saxifraga*.

Genauere Beobachtungen über diese Art finden sich bei Grevillius<sup>1)</sup>; da ich jedoch in einigen Punkten, besonders was den Blattstiel anlangt, zu etwas abweichenden Ergebnissen gekommen bin, seien auch meine Beobachtungen hier mitgeteilt. Es war mir nicht leicht möglich, Pflanzen dieser Spezies von grundsätzlich verschiedenen Standorten zu erlangen — *Pimpinella Saxifraga* verläßt trocken-sterile Abhänge nur sehr ungern. Ich fand dennoch einige Exemplare an einem Flußufer, die infolge irgendwelcher Verschleppung hier im Halbschatten gediehen. Die mechanischen Ge-

<sup>1)</sup> l. c. p. 90 f.

webe des Stengels zeigten sich, was ihre Gestalt und Lagerung anlangt, im großen ganzen unveränderlich. Die Pflanze scheint bei zunehmender Trockenheit nur durch stärkere Zellwandverdickungen in ihren Stereomen zu reagieren. Indes konnte ich auch feststellen, daß bei den Pflanzen von etwas feucht-schattigem Standort eine Verholzung der Leptombelege nur am Grunde des Stengels stattfand. Oft war derselbe nur auf wenige verholzte Bastfasern reduziert, die an einzelnen Gefäßbündeln sogar auch ganz verschwinden konnten. Dies zeigte sich noch deutlicher im Blattstiel. Hier konnte ein Zurückweichen des verholzten Leptombelegs bei zunehmender Feuchtigkeit des Standortes sehr gut beobachtet werden. Während an Pflanzen von trocken-sonnigem Standort dieses Gewebe von der Blattscheide bis hoch im Blattstiel hinauf zu verfolgen ist, unterbleibt seine Ausbildung an solchen von etwas feucht-schattigen Orten oft vollständig. Das Gleiche gilt hier von den Hadrombelegen, allerdings nicht mit derselben Deutlichkeit. Auch die Sklerotisierung des peripherischen Grundgewebes, der „Rinde“ im Blattstiel zeigte sich ganz außerordentlich abhängig von dem Standort. Bei zunehmender Trockenheit nahmen auch die Wandverdickungen der verholzten Parenchymzellen ganz erheblich zu, während sie bei Exemplaren von etwas feuchtem Standort ihre Wände bisweilen gar nicht sklerotisierten.

Es ist auffallend, daß diese Spezies, von der doch Individuen von nur mäßig verschiedenen Standorten untersucht wurden, eine starke Veränderlichkeit ihres Leptombelegs zeigte, ganz im Gegensatz zu anderen Arten.

Meine Beobachtungen hierin unterscheiden sich sehr wesentlich von denen, die Grevillius an dieser Pflanze gemacht hat. Er beobachtete, daß bei trockenem Standort (Alvarform) im Stengel nur zwei Festigungsgewebe ausgebildet werden, nämlich Kollenchym, sowie Sklerenchym- und Libriformzylinder, während die Normalform (von weniger trockenem Standort) außerdem noch einen verholzten Leptombeleg und verholzte Rinde aufweist. Im Blattstiel konnte Grevillius bei keiner der Formen um die Gefäßbündel Stereome ausgebildet sehen, solches komme nur andeutungsweise vor. Keinesfalls konnte Grevillius eine so deutliche Verstärkung des Leptombelegs bei zunehmender Trockenheit feststellen, wie aus meinen Beobachtungen hervorgeht. Es ist denkbar, daß die Pflanzen, die Grevillius von weniger trockenem Standort zur Verfügung standen, infolge größerer Anlage des ganzen Krautes ihr mechanisches Gewebe mehr beanspruchten, als die Pflanzen vom Alvar. Letztere neigen vielleicht durch ihren bedeutend kleineren Wuchs dazu, ähnlich wie die wilde Form von *Daucus Carota*, ihre verholzten Stereome rückzubilden.

Die oben geschilderte Veränderlichkeit der verholzten Stereome bei *Pimpinella Saxifraga* konnte ich ganz deutlich bei Pflanzen beobachten, die bei verschiedenartigem Standort ungefähr gleiche Größe hatten.

5. *Silaus pratensis*.

Der natürliche Standort dieser Spezies ist die mittelfeuchte Wiese. Dieselbe wird auch nur wenig verlassen. Es gelang mir, Exemplare von trocken-sonnigen Grasabhängen zu erlangen und sie mit solchen zu vergleichen, die auf mehr oder weniger sumpfigen Wiesen gewachsen waren. Letztere waren in allen Teilen stets doppelt so groß, als die ersteren. Es ergab sich, daß sämtliche typische Stereome in Stengel und Blatt kaum eine Änderung zeigten. Die Verholzung des Rindenparenchyms ließ bei steigender Feuchtigkeit nach. Wohl waren die Pflanzen von trockenem Standort durch eine bedeutend stärkere Ausbildung ihrer Stereomelemente gekennzeichnet, sonst glichen sich die Exemplare von verschiedenartigen Standorten vollkommen. Das etwaige Fehlen des verholzten Leptombelegs in Stengel oder Blatt oder überhaupt seine geringere räumliche Ausbildung bei feuchtem Standort konnte niemals festgestellt werden. Hier zeigt sich also keine Veränderlichkeit des Leptombelegs im Gegensatz zur vorigen Art.

6. *Angelica silvestris*.

Das Vorkommen dieser Pflanze bald im tiefen Schatten der Wälder auf feuchtem, ja sogar nassem Substrat, bald auf trockenen sonnigen Grasplätzen ließ eine gute Vergleichung von Exemplaren extremer Standorte zu. Die im feuchten Walde gewachsenen Individuen zeigten stets eine kräftige Entwicklung ihres Krautes in allen Teilen, erreichten nicht selten eine Höhe von 2 Metern und darüber, während die Pflanzen von sonnigem Standort kaum halb so hoch waren. Was nun das peripherische System des Stengels anlangt, so war deutlich zu sehen, daß die kräftig entwickelten Pflanzen aus dem Walde fast in allen Internodien bei der Fruchtreife der Terminaldolde Kollenchymstränge besitzen, in denen die Verholzung einer großen Anzahl von Zellen weit vorgeschritten ist. Demgegenüber zeigten Pflanzen von trockenem Standort meist unverholztes Kollenchym. Bei Pflanzen, die keine starke Größe erreichten und deren Seitenäste auch gering waren, unterblieb auch die Verholzung der peripherischen Kollenchymstränge im Stengel vollständig. In den Blättern dagegen war die Verholzung des peripherischen Strangsystems in der bereits oben geschilderten dorsoventralen Weise ausgeprägt, mochten die untersuchten Pflanzen nun im feuchten Walde oder an trockenem Standort gewachsen sein. Eine Verholzung der Leptombelege konnte ich in keinem Falle feststellen. Stets bestanden dieselben aus schwach verdickten Kollenchymzellen, deren Wände eine nur mäßige Verstärkung bei zunehmender Trockenheit des Standortes erkennen ließen. Die Ausbildung der Hadrombelege, ob aus verholzten oder kollenchymatischen Elementen bestehend, ließ im Blattstiel keine bestimmte Abhängigkeit von der Natur des Standortes wahrnehmen.

Diese Spezies lehrt wieder, daß die Verholzung des peripherischen Systems sich nicht von Standortverhältnissen abhängig zeigt, denn das stärkere Auftreten verholzten Kollenchyms in Exemplaren von feuchtschattigem Standort, und dadurch bedingter kräftiger Ausbildung ihrer Organe und reichlicher Verzweigung spricht dafür, daß hier lediglich die stärkere mechanische Inanspruchnahme für die Verholzung des peripherischen Kollenchyms maßgebend ist.

#### 7. *Seseli annuum*.

Diese Spezies verrät in ihrem gesamten morphologischen und anatomischen Aufbau die enge Anpassung an trockenen Standort. Auch verläßt sie kaum jemals ihren ererbten trockenen Wohnsitz, um ihn mit ausgesprochen feuchten Plätzen zu vertauschen. Ich fand sie demgemäß außer an sonnigen, felsigen Bergabhängen in der Ebene nur in mehr oder weniger trockenen Kiefernwaldungen, wo sie an halbschattigen Plätzen noch gut entwickelt war. Ein Vergleich der Pflanzen von diesen verschiedenen Standorten ergab, daß die Veränderlichkeit der Stereome nur ganz gering ist. Nie waren tief einschneidende Unterschiede in der Ausbildung der Gewebeformen festzustellen. Die starke Entwicklung des Sklerenchymringes im Stengel war überall dieselbe, ebenso diejenige der verholzten Leptom- und Hadrombelege im Stengel und Blattstiel. Die stets typisch entwickelten Kollenchymstränge des peripherischen Systems zeigten ebenfalls keine wesentlichen Gestalts- oder Lageunterschiede. Die Spezies scheint nur durch elementare Verstärkung ihrer Stereome bei zunehmender Trockenheit und Besonnung die mechanische Leistungsfähigkeit zu erhöhen. Wir haben also hier den Fall, daß sämtliche Stereome eine gleiche Konstanz gegenüber Standortseinflüssen zeigen. Damit im Zusammenhang steht die Beobachtung, daß andere *Seseli*-arten, die fast alle gleiche Standorte bewohnen, in anatomischer Beziehung kaum von dieser Spezies abweichen.

### B. Speziesunterschiede zwischen nahe verwandten Formen verschiedenen Standortes.

#### 1. *Oenanthe Phellandrium*, *Oenanthe fistulosa* und *Oenanthe Lachenalii*.

Ein Vergleich zwischen diesen drei Arten, von denen die erste stets im Wasser zu finden ist, letztere dagegen stets auf Wiesen mittleren Feuchtigkeitsgrades oft neben *Peucedanum officinale* gedeiht, mag dazu dienen, neue Gesichtspunkte über die Veränderungsfähigkeit der Stereome zu gewinnen. Von *Oenanthe Phellandrium* läßt sich behaupten, daß die äußerst schwache Ausbildung seiner mechanischen Gewebe als eine Anpassung an sein

Leben im Wasser, seine z. T. submerse Lebensweise zu deuten ist. Das Kollenchym des peripherischen Systems ist nur wenig, man kann sagen, nur ganz rudimentär verholzt, da nur in mittleren und oberen Internodien, äußerst selten auch im Blattstiel stengelständiger Blätter, die Verholzung einzelner Kollenchymzellen zu beobachten ist, und auch dann nur schwach. *Oenanthe fistulosa* dagegen zeigt in seinem ganzen Stengel und im Blattstiel das System der peripherischen Bündel recht beträchtlich verholzt (Taf. II, 3) mit bedeutend stärker vorgeschrittenem Umwandlungsstadium als bei *Oenanthe Phellandrium*. Ob diese stärkere Verholzung des peripherischen Systems bei *Oenanthe fistulosa* bereits auf den nur wenig geringeren Feuchtigkeitsgrad seines gewöhnlichen Standortes zurückzuführen ist, dürfte mindestens zweifelhaft sein. Betrachten wir erst gar *Oenanthe Lachenalii*, so ergibt sich, daß eine direkte Einwirkung der Feuchtigkeitsverhältnisse des Standortes auf die Verholzung des peripherischen Kollenchyms keinesfalls angenommen werden kann. Diese letztere Spezies zeigt nämlich nur einen äußerst schwachen Rest sklerotisierter Kollenchymzellen in den Strängen ihres peripherischen Systems im Stengel, im Blattstiel dagegen reines Kollenchym. Sie ähnelt in dieser Hinsicht mehr *Oenanthe Phellandrium*, obwohl dieses einen wesentlich andersartigen Standort besitzt. Vergleichen wir dann diese beiden Arten hinsichtlich ihres inneren Skelettes, so ergibt sich folgendes: Der Leptombeleg ist in beiden Arten im Stengel gut entwickelt. Was das Quantitätsverhältnis anlangt, steht hierin *Oenanthe Phellandrium* ein wenig hinter *Oenanthe Lachenalii* zurück, und die Elemente erhalten bei letzterer eine entschieden kräftigere Wandverdickung. Der übrige Teil der Gefäßbündelscheide — der Sklerenchymzylinder erfährt in beiden Arten fast die gleiche Rückbildung — und des Holzfasergewebes zeichnet sich bei *Oenanthe Lachenalii* nur durch die bedeutend stärkere Verdickung der verholzten Zellen aus. *Oenanthe fistulosa* nimmt hier fast in allem eine Mittelstellung ein, doch ist hervorzuheben, daß infolge der deutlicheren, aber immerhin noch sehr schwachen Ausbildung des Sklerenchymzylinders die Gefäßbündelscheiden etwas in den Hintergrund treten.

Es ergibt sich aus dem gesagten, daß bei diesen *Oenanthe*-Arten keine Zunahme der Sklerotisierung und Verholzung des peripherischen Systems bei zunehmender Trockenheit des Standortes festzustellen ist, daß diese Erscheinungen vielmehr von anderen Verhältnissen abhängig sein müssen, wofür wir zur Zeit noch keine Anhaltspunkte haben. Hinsichtlich des inneren, verholzten, an das Gefäßbündelsystem angeschlossenen Stereome scheint sicher zu sein, daß der Leptombeleg keine wesentliche Abhängigkeit von Standortseinflüssen zeigt, da er in den untersuchten Fällen eine bemerkenswerte Konstanz bewahrt. Das System der Gefäßbündelscheiden ist dasjenige mechanische Gewebe, welches am meisten quantitativ auf Änderung des Standortes reagiert.

## 2. *Peucedanum Oreoselinum*, *Peucedanum alsaticum*, *Thysselinum palustre*.

Diese drei Arten, von denen die letztere der Gattung *Peucedanum* sehr nahe steht, vielfach sogar mit ihr vereinigt wird, zeigen folgende Verhältnisse: *Peucedanum Oreoselinum*, vorkommend auf trockenen, felsigen Hügeln, zeigt in Stengel sowohl wie Blatt sein peripherisches Stereomsystem vollständig sklerotisiert und verholzt. Will man dies als Anpassung an seinen trockenen Standort auffassen, so gewinnt dies an Wahrscheinlichkeit, wenn man *Peucedanum alsaticum* in dieser Hinsicht danebenstellt. Dieses kommt auch in mittelfeuchten Wäldern der Ebene vor — nur in solchen Exemplaren stand es mir zur Verfügung — und es läßt sich bei dieser Art beobachten, daß die Verholzung des peripherischen Systems ganz minimal ist. Damit aber läßt sich gar nicht vereinigen, daß bei der ausgesprochenen Sumpfpflanze *Thysselinum palustre* das peripherische Kollenchym recht bedeutend sklerotisiert und verholzt ist. Wenn auch im Stengel dieser Pflanze die Erscheinung etwas zurücktritt, so steht sie doch im Blattstiel keineswegs hinter *Peucedanum alsaticum* zurück. Diese Tatsache lehrt wiederum, daß die Verholzung des peripherischen Systems sich nicht von Standortseinflüssen abhängig erweist, sondern wiederum von unbekanntem Verhältnissen.

Weiterhin zeigen diese drei Arten recht erhebliche Unterschiede in der Ausbildung ihrer Leptombelege. *Peucedanum Oreoselinum* und *Thysselinum palustre*, Pflanzen von grundverschiedenen Standorten, verhalten sich in dieser Beziehung annähernd gleich. In beiden bestehen die Leptombelege nur aus ganz schwachem Kollenchym, oder es unterbleibt ihre Ausbildung vollständig. *Peucedanum alsaticum* jedoch zeigt überall starke aus verholzten Sklerenchymfasern bestehende Leptombelege.

Die übrigen Stereome, also der Sklerenchymring und Hadrombeleg, finden bei allen drei Arten starke Entwicklung, ganz besonders bei *Peucedanum Oreoselinum*. Auf die Eigentümlichkeit in dieser Beziehung bei *Peucedanum alsaticum* wurde bereits oben hingewiesen.

Auch aus diesen Vergleichen dürfte hervorgehen, daß die Qualität des peripherischen Systems von Standortseinflüssen unabhängig ist. Auch die Plastizität der Mestomscheiden können wir in keiner Weise mit Standortverhältnissen in ein Gesetz bringen, da die einzelnen Arten in der Ausbildung derselben anscheinend ganz willkürlich verfahren, wobei keine geregelte Abhängigkeit vom Standort zutage tritt.

## 3. *Sium latifolium* und *Sium Sisarum*.

Erstere eine Sumpfpflanze von ähnlichem Standort wie *Oenanthe Phellandrium*, letztere eine angebaute Kulturpflanze, zeigen folgende Verschiedenheiten. Bei *Sium latifolium* ist die räumliche

Ausdehnung des peripherischen Kollenchyms besonders in der unteren Hälfte des Stengels ganz bedeutend hinter derjenigen von *Sium Sisarum* zurückgeblieben. *Sium Sisarum* zeigt in Gestalt und Wandverdickung seiner peripherischen Kollenchymstränge die größte Ähnlichkeit etwa mit einem *Seseli*. Die Leptombelege sind bei beiden Arten gleich gering ausgebildet. Ganz besonders aber erweist sich der Sklerenchymzylinder in hohem Maße vom Standort abhängig. Derselbe ist bei *Sium latifolium* auf nur eine bis zwei hintereinander liegender Sklerenchymreihen reduziert, während er bei *Sium Sisarum* die einer typischen Landpflanze entsprechende Stärke erreicht.

### C. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Aus den vorstehenden Beobachtungen lassen sich folgende allgemeine Schlüsse ziehen, die als Richtlinien bei systematischen Fragen angesehen werden dürften. Die Gestalt der Stereome in der primären Rinde kann innerhalb derselben Art außerordentlichen Schwankungen unterliegen (*Heracleum Sphondylium* und viele andere). Die Lichtverhältnisse des Standortes sind hierbei besonders formbildend. Auch innerhalb derselben Gattung zeigt das Querschnittsbild der peripheren Stereome oft recht starke Schwankungen. Der stete Kampf, den das subepidermale mechanische Gewebe mit dem assimilatorischen um die möglichst weite Außenlagerung führt, läßt die Querschnittsgestalt schon innerhalb der Spezies in weiten Grenzen sich bewegen. Systematischer Wert kommt daher den Gestaltsverhältnissen der peripherischen Systeme nicht zu. Höchstens könnten sie als Artmerkmale dienen. Wenn ich indessen, wie in der Einleitung hervorgehoben, mit van Noenen die unterscheidenden Merkmale der drei Unterfamilien nun gerade in den Gestaltsverhältnissen des peripherischen Systems erblicken möchte, so tue ich es nur in der Erwartung, daß sich diese Verhältnisse, wie oben schon angedeutet, sehr wahrscheinlich auf wichtige entwicklungsgeschichtliche Tatsachen zurückführen lassen werden. Andere systematische Gesichtspunkte gibt das peripherische System ab, wenn wir die Qualität seiner Elemente in Betracht ziehen. Wir konnten nachweisen, daß der Verholungsgrad des peripherischen Systems bei *Daucus Carota* und *Angelica silvestris*, bei denen sie sich noch in weiten Grenzen bewegt, also sehr plastisch ist, von der Natur des Standortes absolut unabhängig ist. Die Befunde bei den untersuchten Arten der Gattungen *Oenanthe* und *Peucedanum* ergaben dasselbe. Welche äußeren Faktoren für den Verholungsgrad unter Umständen in Betracht kommen, dafür haben uns die Verhältnisse bei dorsoventralen Organen Anhaltspunkte gegeben. Wir sehen aber andererseits, daß niemals *Bupleurum falcatum*, *Pimpinella Saxifraga*, *Silaus pratensis* oder *Seseli annuum* durch irgend welche Ursachen dazu kommen, ihre peripherischen kollenchymatischen Stereome zu sklerotisieren und zu verholzen.

Nur innerhalb hierzu besonders veranlagter Gruppen tritt diese Erscheinung auf. Diese Gruppen sind natürliche Verwandtschaftsgruppen, bei unseren Beobachtungen handelt es sich vorerst nur um die beiden Gattungen *Peucedanum* und *Oenanthe*. Wir können also nicht fehlgehen, wenn wir nicht die Erscheinung der Verholzung an und für sich als systematisch wertvoll ansehen — denn ihr Grad ist ja von äußeren zum Teil unbekanntem Umständen erheblich abhängig, sie kann bisweilen rudimentär werden oder ganz verschwinden — sondern die Fähigkeit oder innere Veranlagung der betreffenden Gruppe, ihr peripherisches System zu verholzen. Diese Ansicht bedarf noch der empirischen Bestätigung, und wird erst dann als sicher angesehen werden können, wenn etwa die Gattung *Peucedanum* oder *Oenanthe* vollständig nach dieser Richtung untersucht ist. Soweit ich meine Untersuchungen ausgedehnt habe, konnte ich bei allen zu Gebote stehenden Arten der beiden Gattungen mindestens in irgend einem Organ das peripherische System von verholzten Elementen durchsetzt finden, bei der Gattung *Seseli* dagegen auch niemals in irgend einem Organ verholzte Zellen im peripherischen System antreffen.

Der Leptombelag erwies sich in seiner Stärke und Qualität bei *Heracleum Sphondylium* und besonders *Pimpinella Saxifraga* vom Standort abhängig, und zwar bei letzterer in der Weise, daß er bei Pflanzen von feuchtem Standort am Grunde des Stengels und im Blattstiel stark zurücktreten konnte. Trotzdem dürfen wir seine starke Entwicklung bei anderen Arten nie als Anpassungserscheinung an Trockenheit des Standortes ansehen; denn bei *Silaus pratensis*, *Seseli annuum* und den untersuchten Arten von *Oenanthe* zeigt seine Qualität und Stärke eine beachtenswerte Konstanz. Daß auch hier das Gleiche gilt wie bei dem peripherischen System, d. h. daß die Veranlagung größerer Umbelliferen-Gruppen, verholzte beziehungsweise unverholzte Leptombelege auszubilden oder überhaupt ohne solche auszukommen, als leitender systematischer Gesichtspunkt aufgenommen werden darf, ist zu vermuten, und hat zum Teil in den Ergebnissen G. d. Lamarlières und van Noenens die empirische Bestätigung erfahren.

Deutlich zeigte sich der innere Sklerenchymzylinder und seine Verstärkung durch Kambiumtätigkeit bei *Bupleurum falcatum*, *Pimpinella Saxifraga* (Hadrombeleg) und innerhalb der Gattung *Oenanthe* von der Natur des Standortes abhängig. Jedoch kommt bei diesem Stereomsystem nur quantitative Veränderungsfähigkeit in Betracht. Ich glaube, eine systematische Verwertung der vom Sklerenchym- und Libriformzylinder gebotenen Merkmale erfolgt am besten an der Hand der von Solereder<sup>1)</sup> gegebenen Gesichtspunkte, auf die hier einzugehen, nicht meine Aufgabe ist.

<sup>1)</sup> Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei Dikotyledonen. p. 143.

## VI. Entwicklungsgeschichtliches.

Die Untersuchungen Haberlands und Ambrohn über die Entwicklungsgeschichte der mechanischen Gewebe haben in erster Linie den Zweck, uns Aufschluß zu gewähren über den Entwicklungsgang der einzelnen Zelle und der Gewebestränge. Von Wichtigkeit war dabei die Frage, woraus die einzelnen Stereome ihren Ursprung nehmen, ob sie aus selbständigen Prokambiumsträngen sich herleiten, oder ob ihre Prokambiumstränge, wenn sie wirklich selbständig scheinen, dennoch als Abzweigungen der Mestomprokambien zu betrachten sind. Meines Erachtens lassen sich gerade aus diesen Verhältnissen wichtige Gesichtspunkte für die natürliche anatomische Systematik gewinnen, worauf ich an anderer Stelle einzugehen gedenke.

Hier möchte ich genauer die Frage behandeln, in welcher Lebensperiode der Pflanze das mechanische Gewebe derselben fertiggestellt ist. Praktisch dürfte diese Frage von einiger Bedeutung sein, denn das Erkennen einer Pflanze auf anatomisch-mikroskopischem Wege erfordert eine genaue Berücksichtigung des Alters des betreffenden Pflanzenteils. Man muß unbedingt ein gewisses Stadium als „fertiges“ ansehen, bei dem die Ausbildung der Gewebe das für die betreffende Art charakteristische Aussehen hat.

Meine Untersuchungen habe ich nur auf wenige Arten ausgedehnt, ursprünglich nur in der Absicht, mich selbst in dieser Sache zu orientieren. Ich setze die Beobachtungen indessen doch hierher, da sie in einigen Punkten Bertholds entwicklungs-geschichtliche Untersuchungen ergänzen dürften.

Es ist klar, daß die Blättorgane hierin sich unter ganz anderen Verhältnissen befinden, als der Stengel. Da die Blätter in keiner Weise unter der Belastung durch die heranwachsenden Früchte beeinflußt werden, ist anzunehmen, daß unter sonst gleichen Bedingungen ihre Strukturentwicklung kurz danach abgeschlossen ist, nachdem sie ihre definitive Größe erreicht haben. Von meinen Beobachtungen an Blättern seien nur die über *Angelica silvestris* mitgeteilt.

### A. Stiel eines grundständigen Blattes von *Angelica silvestris*.

Die Anordnung der Gewebe ist bereits erledigt, wenn der Blattstiel noch lange nicht seine definitive Länge erreicht hat. Aber schon gleich, nachdem die Teilungen der Prokambiumstränge abgeschlossen sind, beginnen die Zellen der späteren Kollenchymbündel, ihre Wände in der charakteristischen Weise zu verdicken. Sehr früh werden auch schon die Wandverdickungen der Spiral- und Ringgefäße verholzt. Auf diesem Stadium bleibt die Struktur des Blattstiels, was dessen mechanisches Gewebe anlangt, stehen, bis die endgiltige Länge desselben

ungefähr erreicht ist. Erst dann fängt das peripherische System der Kollenchymbündel an, seine Zellen nach und nach zu sklerotisieren, zuerst in den Bündeln der Unterseite, dann auch in Bündeln der Flanke, wodurch dann ein Zustand erreicht wird, dessen biologische Bedeutung bereits im vierten Abschnitt besprochen ist.

Mit *Angelica silvestris* analoge Verhältnisse finden sich auch bei *Heracleum sphondylium* und *Anthriscus silvestris*, nur daß hier die Verholzung des peripherischen Kollenchyms unterbleibt.

### B. Untersuchungen an der Achse.

Meine Untersuchungen an der Achse habe ich an *Silaus pratensis*, *Foeniculum officinale*, *Heracleum sphondylium*, *Daucus Carota*, *Oenanthe pimpinelloides* und *Peucedanum Cervaria* vorgenommen. Die Beobachtungen habe ich tabellarisch zusammengestellt. Dabei habe ich sechs Hauptstadien der Entwicklung unterschieden und zwar:

I. Beginn der Streckung des Stengels (die Zeit also, zu der die meist in Blattscheiden eingehüllte Dolde sich kaum über den Boden erhebt).

II. Doldenknospe frei, wobei meistens die halbe Höhe erreicht ist.

III. Hauptdolde kurz vor dem Aufblühen. Der Stengel hat ungefähr seine endgiltige Länge erreicht, nur das oberste die Dolde tragende Internodium streckt sich noch etwas.

IV. Dolde in voller Blüte (in den meisten Fällen ist kurz nach dem Verblühen das Wachstum der Hauptachse völlig abgeschlossen).

V. Früchte der Hauptdolde halbreif.

VI. Früchte der Hauptdolde reif.

In meinen Übersichten habe ich diese Entwicklungsstufen einfach durch die römischen Ziffern wiedergegeben. Alle Präparate, die ich mir für diese Untersuchungen herstellte, habe ich sofort mit schwefelsaurem Anilin behandelt, wobei sich der Grad der Verholzung, den zu studieren mir gerade von größter Wichtigkeit war, sehr gut an den verschiedenen Färbungsintensitäten beobachten ließ. Die verschiedenen Nuancen von Gelb bewegen sich vom hellsten Zitronengelb bis fast Braungelb. Die für die einzelnen Stadien beobachteten Nuancen sind in den Übersichten bezeichnet. Ich glaube, in Anbetracht dessen, daß reine Zellulose, wie z. B. Kollenchym, von schwefelsaurem Anilin vollständig ungefärbt bleibt, stark verholzte Gewebe dagegen, wie Fichten- oder Buchenholz, mit Anilinsulfat behandelt dunkelgelb werden, aus der stärkeren Gelbfärbung der Zellwände auch auf deren stärkere Verholzung schließen zu dürfen. In den meisten Fällen war es mir möglich, die verschiedenen Stadien unmittelbar nebeneinander an demselben Standort zu sammeln. Ich konnte so gut mit derselben Anilinsulfatlösung arbeiten und vorteilhafterweise die einzelnen Stadien nebeneinander vergleichen. Nur bei *Foeniculum officinale* und *Oenanthe pimpinelloides* ging dies nicht gut. Die Untersuchungen an diesen Pflanzen zogen sich mehrere Wochen hin, doch war ich durch

möglichst gleichmäßige Herstellung der zu verwendenden Lösungen für Schaffung gleicher Untersuchungsbedingungen besorgt.

1. *Silaua pratensis*.

Entwicklungsgang des peripherischen Systems.

Altersstufen	Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte)
I	deutliche Kollenchymverdickung	sehr schwache (beginnende) Verdickung	Bündel in seiner endgiltigen Gestalt, aber noch keine Wandverdickung
II	typisches Kollenchym	typisches Kollenchym	schwache, aber deutliche Kollenchymverdickung
III—VI	In dieser und den folgenden Altersstufen ohne wesentliche Veränderung		

Entwicklungsgang des Leptombelegs.

Altersstufen	Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte)
I	Die Zellen beginnen sich eben zu verdicken, Gelbfärbung kaum zu erkennen	Bündel als solche zu erkennen, aber ohne Verdickung oder Verholzung	ganzes Gefäßbündel noch in kambialem Zustand
II	Die Zellen sind stark verdickt und verholzt (lebhaftes Gelbfärbung)	beginnende Kollenchymverdickung; noch keine Gelbfärbung	keine erkennbare Verdickung
III	starke Verdickung und Gelbfärbung	lebhaftes Gelbfärbung der verdickten Zellen	schwache sklerenchymatische Verdickung mit leichter Gelbfärbung
IV	starke Gelbfärbung, etwas dunkler als die des Sklerenchymringes		deutliche Gelbfärbung
V	starke Gelbfärbung		Färbung etwas weniger stark als in den unteren Internodien
VI	Färbung fast dunkelgelb	starke Gelbfärbung	

*Silaua pratensis*.

Das Kollenchym des peripherischen Systems wird sehr bald nach dem Abschluß der kambialen Teilungen angelegt und

behält dann im großen ganzen vom dritten Stadium an dasselbe Aussehen. Zu Beginn der Streckung ist in den Bündeln unterer Internodien bereits eine deutliche Kollenchymverdickung zu sehen, während gleichzeitig im obersten Internodium die Kollenchymbündel in ihrer endgiltigen Querschnittsgestalt vorhanden sind, aber noch keine Wandverdickungen aufweisen. Diese beginnen im obersten Internodium erst, wenn der Stengel sich im Strecken befindet.

*Silaua pratensis.*

Entwicklungsgang des Sklerenchym- und Libriformzylinders.

Altersstufen	Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte)
I	Skl.: Beginnende Verdickung, sehr schwache Gelbfärbung Lbf.: Kambium wird eben angelegt	Skl.: Prokambiale Teilungen abgeschlossen, keine Verdickung Lbf.: Noch nichts zu erkennen	Skl.: } Noch in sehr unentwickeltem Lbf.: } kambialem Zustand
II	Skl.: Sämtliche Zellen lebhaft gelbfärbung Lbf.: Teilungen des Kambiums im Gang	Skl.: Beginnende Verdickung Lbf.: An einzelnen Stellen Anlage eines Kambiums	Skl.: } Kambiale Teilungen abgeschlossen, aber Lbf.: } nirgends Verdickung oder Verholzung
III	Skl.: Deutliche Gelbfärbung Lbf.: Ein Teil nimmt schon Färbung an	Skl.: Zellen stark verdickt und überall Gelbfärbung Lbf.: Teilungen im Gang, hier und da auch schon Gelbfärbung	Skl.: schwache sklerenchymatische Verdickung, die sich schon etwas färben läßt
IV	überall deutliche Gelbfärbung		
V	Gelbfärbung überall lebhaft, aber nicht dunkelgelb		
VI	Färbung noch ein wenig dunkler geworden		

Der Leptombeleg ist zu Beginn der Streckung bis zu mittleren Internodien hinauf angelegt, zeigt jedoch in dieser Höhe noch keine Verdickung der Zellwände. Diese ist um diese Zeit in unteren Internodien schon begonnen, doch läßt sich eine Gelbfärbung kaum wahrnehmen. Über die mittleren Internodien hinaus ist in dem ersten Stadium das ganze Gefäßbündel noch in kambialem Zustande. Im nächsten Stadium sehen wir am Grunde des Stengels schon stark verdickte Zellen im Leptombeleg, die bereits lebhaft gelbfärbung zeigen. Von da ab nimmt die Verholzung in unteren Internodien stets zu, so daß sie im letzten Stadium eine fast dunkel-

gelbe Färbung annehmen. Die Verholzung setzt bei mittleren Internodien zwischen dem zweiten und dritten Stadium, beim obersten Internodium (in der Mitte geschnitten) kurz vor dem Aufblühen der Dolde ein. Spätestens also während der Blüte der Hauptdolde ist in der ganzen Hauptachse der Leptombeleg verholzt, hat also da sein charakteristisches Aussehen erreicht. Die Veränderungen, die nach der Blüte im Leptombeleg noch vor sich gehen, bestehen darin, daß die Verholzung noch etwas stärker wird, was sich durch stärkere Gelbfärbung zu erkennen gibt.

Am Sklerenchym- und Libriformzylinder ist wahrzunehmen, daß bereits im ersten Stadium an unteren Internodien die Zellen des Sklerenchyms beginnende Wandverdickung aufweisen und schon schwache Gelbfärbung zeigen. Auch das sekundäre Kambium, das den Libriformzylinder bildet, ist hier bereits angelegt und tritt auch sehr bald in Tätigkeit. Die Verholzung des Sklerenchyms beginnt in mittleren Internodien erst auf dem zweiten, im obersten Internodium erst auf dem vierten Stadium. Das vom sekundären Kambium erzeugte Festigungsgewebe zeigt auf dem dritten Stadium schon einen Teil verholzt. Erst auf dem vierten Stadium bekundet eine lebhaftere, aber nicht starke Gelbfärbung in allen Internodien die Verholzung sowohl des Sklerenchyms wie Libriforms. Bis zum Stadium der Fruchtreife hat die Gelbfärbung in allen Internodien noch etwas zugenommen, ohne indessen als dunkelgelb gelten zu können.

## 2. *Foeniculum officinale*.

Bei dieser Spezies habe ich nur Beobachtungen an dem inneren mechanischen Gewebe aufgezeichnet. In unteren Internodien ist auf dem ersten Stadium der Sklerenchymzylinder schon soweit entwickelt, daß er seine Zellen zu verholzen beginnt. Im nächsten Stadium ist der Sklerenchymzylinder am Grunde fertiggestellt und erfährt von da ab keine Veränderung mehr; auch keine Zunahme der Gelbfärbung ist mehr zu beobachten. In mittleren Internodien tritt dies auf dem zweiten Stadium, im obersten (in der Mitte geschnitten) erst auf dem vierten Stadium ein. Die Tätigkeit des Kambiums beginnt in unteren Internodien schon auf dem ersten Stadium, wobei die neugebildeten Elemente sofort verdickt und verholzt werden. Die Anilinfärbung ist jedoch überall nur eine hellgelbe. In mittleren Internodien beginnt die Kambiumtätigkeit auf dem zweiten, im obersten Internodium erst auf dem vierten Stadium. In allen Internodien hält die quantitative Vermehrung des Libriforms bis zur Fruchtreife an und kann, wenn Seitenäste sich stark entwickeln, eine bedeutende Verstärkung erfahren. Eine Zunahme der Verholzung tritt in den Elementen nicht ein, denn in allen Stadien zeigen die Sklerenchym- und Libriformzellen bei Behandlung mit Anilinsulfat die gleiche Nuance von hellgelb.

*Foeniculum officinale.*

## Entwicklungsgang des Sklerenchym- und Libriformzylinders.

	Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte)
I	Skl.: beginnende Gelbfärbung Lbf.: Anlage des sekundären Kambiums	Skl.: Kambiale Teilungen abgeschlossen Lbf.: —	In kambialem Zustand
II	Skl.: total sklerotisiert, leichte Gelbfärbung Lbf.: Teilungen in vollem Gange, die gebildeten Elemente zeigen Gelbfärbung	Skl.: schwache Gelbfärbung, ebenso Hadrombeleg Lbf.: Anlage des Kambiums	
III	Skl.: wie in voriger Stufe Lbf.: schon ein großer Teil gebildet — sklerotisiert und verholzt	Skl.: wie in vorig. Stufe (Gelbfärbung nicht stark) Lbf.: Teilungen im Gange, noch keine Gelbfärbung	Beginnende Verdickung sehr schwache Gelbfärbung, kein Libriform-Kambium (peripher. System stark verdickt)
IV	Anlage eines kolossalen Holzkörpers, dessen Zellwandungen nur hellgelbe Färbungen zeigen	Skl.: unverändert Lbf.: hier und da schon Gelbfärbung des sekundären Holzes	
V	Andauernde Verstärkung durch Kambiumzuwachs	Skl.: unverändert Lbf.: die gebildeten Zellen gelb, andauernd neuer Zuwachs	Die durch das Fasc.-Kamb. erzeugten Zellen verholzen schwach (hellgelb)
Färbung der verholzten Zellen durchweg hellgelb			
VI	Mit zunehmender Entwicklung der Seitenäste Zunahme des Holzes; indessen keine stärkere Gelbfärbung		Zuletzt erzeugte Zellen des sekundären Zuwachses durchgehend hellgelb

3. *Heracleum Sphondylium.*

Bei dieser Spezies habe ich die Entwicklung der Stereome nur im obersten Internodium von der Zeit kurz vor dem Aufblühen der Hauptdolde bis zur Fruchtreife verfolgt. An vier verschiedenen Stellen habe ich mir Präparate herausgeschnitten und zwar am Grunde des Internodiums in einem Drittel und zwei Drittel der Höhe, sowie kurz unter der Dolde.

Das periphere System, das in der Form der oben bereits beschriebenen Kollenchymbänder sich findet, zeigt keine wahrnehmbaren Veränderungen mehr. Das ganze Internodium ist,

wie bei den meisten Umbelliferen, noch in der Streckung begriffen, während alle übrigen Internodien ihr Wachstum längst abgeschlossen haben. Dementsprechend ist bis zu einer gewissen Zeit das Kollenchym des peripherischen Systems das einzige mechanische Gewebe. Auch nach der Beendigung der Streckung des ganzen Internodiums, was etwa kurz nach dem Aufblühen der Hauptdolde erfolgt, tritt keine Veränderung des Kollenchyms ein. Ich unterlasse es daher auch, eine tabellarische Übersicht darüber zu geben. Auch die Beobachtungen über den Leptombeleg will ich nicht in einer Tabelle bringen. Wir sehen bei diesem Gewebe kurz vor dem Aufblühen überall schwache Kollenchymverdickungen. An einzelnen Zellwänden ist eine sekundäre Ver-

*Heracleum Sphondylium.*

Entwicklungsgang des Sklerenchymringes im obersten Internodium.

	Am Grunde	In ein Drittel der Länge	In zwei Drittel der Länge	Kurz unter der Dolde
Kurz vor dem Aufblühen der Hauptdolde	Nur schwache Verdickung und geringe Gelbfärbung	Beginnend. sklerenchymatische Verdickung und Spuren von Gelbfärbung	Deutliche kollenchymatische Verdickung ohne Gelbfärbung	Ohne Verdickung und Färbung
Hauptdolde in voller Blüte	Starke Verdickg. und lebhaft Gelbfärbung	Mittelmäßige Verdickung mit deutlicher Gelbfärbung		Sehr starke Verdickung Spur von hellgelb
Früchte halb-reif	Färbung fast dunkelgelb			Lebhaft. Gelbfärbung
Früchte reif	Überall Färbung fast dunkelgelb			

dickungsschicht erkennbar als äußerst dünnes Häutchen. Ist die Dolde in voller Blüte, läßt sich noch an keiner Stelle des Internodiums eine Veränderung gegen das vorige Stadium beobachten. Es ist da noch keine Spur von Verholzung der sekundären Wandverdickung zu sehen. Erst wenn die Früchte halbreif sind, tritt bis zu zwei Drittel der Höhe bei einzelnen Zellen schwache Gelbfärbung ein, hier und da auch schon kurz unter der Dolde. Bei der beendeten Fröhreife endlich ist die Verholzung einzelner Zellen des Leptombelegs noch etwas weiterschritten, was sich an der stärkeren Gelbfärbung kundgibt.

Hieran anschließend teile ich einen besonderen Fall mit, den ich an einem Exemplar beobachtete und der deutlich erkennen

ließ, daß die Ausstattung des Leptombelegs mit verholzten Elementen von der Entwicklung der Früchte abhängig ist, wohl von ihr korrelativ angeregt wird. Bei der Untersuchung der obersten Internodien einer Pflanze, deren Hauptdolde an allen Döldchenstrahlen nur ganz kleine verkümmerte Früchte gezeitigt hatte, aber deren eine in der Achsel des obersten Blattes stehende Nebendolde außerordentlich kräftige Früchte trug, ergab sich folgendes: Das oberste Internodium der Hauptachse, also dasjenige

*Oenanthe pimpinelloides.*

Entwicklungsgang des peripherischen Stereomsystems.

	Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte)
I	Kollenchymverdickungen fertig	Beginn der Verdickung, zum Teil schon abgeschlossen	Kambial. Zustand (Teilungen noch i. Gange)
II	Anlagerung eines optisch verschiedenen Ringes. Beginnende Gelbfärbung im Innern des Bündels	Typisches Kollenchym mit sehr dünnem innerem Häutchen	Typisches Kollenchym ohne weitere Differenzierung
III	Lebhafte Gelbfärbung bis zur Hälfte des Bündels	Diesklerotisierten Zellen stärker verdickt und schwache Gelbfärbg.	Hier und da sekundäre Verdickungsschicht z. erkennen. Noch keinerlei Gelbfärbung
IV	Die sekundär angelagerte Schicht fast im ganzen Bündel gelb gefärbt	Die Bündel zeigen durchweg eine lebhafte Gelbfärbung ihrer sklerotisierten Zellen	Typisches Kollenchym mit dünnem innerem Häutchen, das am Grunde des Internodiums schon Gelbfärbung zeigt
V	Außerordentlich stark sklerotisiert; sehr starke Gelbfärbung	Sklerotisierung bis auf 1–2 subepidermale Zellschichten abgeschlossen	Wie in mittl. Internodien
VI	Färbung fast dunkelgelb		

unmittelbar unter der Hauptdolde mit den fast gar nicht entwickelten Früchten, zeigte einen nur mangelhaften kollenchymatischen Leptombeleg, dessen Zellen nur äußerst schwache Wandverdickungen aufwiesen. In der Mitte der Sichel war die Zahl der Schichten dieser kollenchymatischen Zellen fünf bis sechs. Nirgends war eine Verholzung dieser Zellen zu beobachten. In dem einzigen Internodium der Seitenachse mit den fast reifen aber noch völlig safterfüllten Früchten war folgendes zu sehen: Die kollenchymatischen Zellen des Leptombelegs waren durch-

schnittlich in etwas größerer Anzahl vorhanden, unterschieden sich aber in der Verdickung ihrer Wände nicht merklich von denjenigen der Hauptachse. Dagegen war eine größere Anzahl Kollenchymzellen des Leptombelegs verholzt, hauptsächlich in den Bündeln zwischen den Hauptkanten. Es ist in diesem einen Falle leicht einzusehen, daß die Früchte der Nebenachse, die mit

*Daucus Carota* (Kultivierte Form).

Entwicklungsgang von Sklerenchym- und Libriformzylinder.

	Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte)
I	Skl.: Teilungen beendet, noch keine Färbung Lbf.: Anlage des sekundären Kambiums	Skl.: In meristematischen Zustand Lbf.: Keinerlei Anlage	} In kambialem Zustand
II	$\frac{1}{3}$ der devinitiven Höhe Skl.: Noch keine Färbung Lbf.: Teilungen in vollem Gange	Skl.: Teilungen abgeschlossen; keine Färbung Lbf.: Anlage eines Kambiums	
	$\frac{1}{2}$ der devinitiven Höhe Skl.: Schwache Verdickung und Gelbfärbung Lbf.: Die älteren Zellen wie Sklerenchym	Skl.: Schwache Verdickung bei ganz geringer Gelbfärbung Lbf.: Teilungen des Kambiums	Skl.: Teilungen beendet, keine Verdickung
III	Wie in voriger Stufe. Nur deutlichere Ligninreaktion — starke Gelbfärbung	Skl.: Starke Verdickung und Gelbfärbung Lbf.: Zum großen Teil verdickt; färbt sich auch schon	Skl.: Schwach gelb gefärbt. Lbf.: Hier und da Kambialteilungen
IV	Skl.: } dunkelgelb Lbf.: }	Skl.: } starke Lbf.: } Gelbfärbung	Skl.: } durchgehende Lbf.: } Gelbfärbung
V	Die Färbung geht überall allmählich in dunkelgelb über		
VI			

ihrer Schwere ein nicht zu unterschätzendes mechanisches Moment darstellen, während ihrer Entwicklung eine stets zunehmende mechanische Inanspruchnahme des tragenden Internodiums bewirkt haben mußten. Aber auch durch die größere Oberfläche bot die fruchthtragende Dolde dem Winde eine viel größere Angriffsfläche, der durch die unbelastete Dolde auch leichter hindurchstreichen konnte. Der Fall

ist um so interessanter, als vom zweitobersten Internodium bis fast zum Grunde sich ebenfalls verholzte Elemente in den Leptombelegen fanden.

Die Entwicklung des Sklerenchymringes bei *Heracleum Sphondylium* überhaupt verläuft im obersten Internodium so, daß die Verholzung von unten nach oben fortschreitet. \* Kurz vor dem Aufblühen der Hauptdolde ist die Verholzung des Sklerenchym-

*Daucus Carota* (kultivierte Form).  
Entwicklungsgang des peripherischen Stereomsystems.

	Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte)
I	Kollenchym mit typischer Kantenverdickung	Schwache kollenchymatische Kantenverdickung	Teilungen abgeschlossen
II	$\frac{1}{3}$ der Höhe Keine optisch verschiedene Auflagerung in den Koll.-Zellen	Kollenchymatische Kantenverdickung ohne Anzeich. ein. Sklerotisierung	Schwache kollenchymatische Kantenverdickung
	$\frac{1}{2}$ der endgiltigen Höhe Ganz schwache sekundäre Auflagerung, keine Färbung	Wie in unteren Internodien	Kollenchymverdickung fertig; dünnes Häutchen im Innern einzelner Zellen
III	In einzelnen Zellen des inneren Teils deutliche optisch verschied. Schicht, keine Gelbfärbung	Deutl. innere Schicht in den Zellen des inneren Teils des Bündels; keine Färbung	Kollenchymverdickung fertig; keine Veränderung gegen vorige Stufe
IV	Schwache Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen	Äußerst geringe Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen	Schwache aber deutliche Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen
V	Äußerst starke Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen, fast dunkelgelb	Starke Gelbfärbung	Wie in mittleren und unteren Internodien
VI	Die Färbung der sklerotisierten Zellen ist fast dunkelgelb		

ringes bis zu etwa einem Drittel der Länge vorgeschritten, und erst während der Blüte erstreckt sie sich über das ganze Internodium. Danach tritt während der Fruchtreife eine stärkere Verholzung der einzelnen Elemente ein, erkennbar an der zunehmenden Gelbfärbung der Wände.

4. *Oenanthe pimpinelloides*.

Hierbei habe ich mir nur über die Entwicklung des peripherischen Systems Notizen gemacht. Auf dem ersten Stadium

sehen wir in unteren Internodien die Kollenchymverdickungen fertiggestellt, während zu dieser Zeit in höheren Teilen des Stengels diese noch nicht fertig sind. Im zweiten Stadium folgt in unteren Internodien die Anlagerung eines optisch verschiedenen Ringes an die Zellwand, auch beginnt vom inneren Teil des Bündels her die Verholzung. Kurz vor dem Aufblühen ist die Verholzung bis in die Mitte des Stengels vorgeschritten, und erst wenn die Dolde bereits in Blüte ist, zeigt das oberste Internodium (in seiner Mitte) noch typisches Kollenchym mit nur dünnem inneren

*Daucus Carota* (Kultivierte Form).  
Entwicklungsgang des Leptomsbelegs.

	Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte)
I	Hier und da schon kollenchymatisch. Kantenverdickg.	In kambialem Zustand	Gefäßbündel eben aus dem prokambialen Zustand sich entwickelnd
II	$\frac{1}{3}$ der endgiltigen Länge	Teilungen abgeschlossen, beginnende Kollenchymverdickung	Gefäßbündel fertig, aber ohne Verdickung der Zellen
	$\frac{1}{2}$ der endgiltigen Höhe	Auflagerung eines optisch verschiedenen Häutchens	Wie in mittleren Internodien
III	Wie auf voriger Stufe		
IV	Schwache Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen	Ganz geringe Färbung der sklerotisierten Zellen	Schwache, aber deutliche Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen
V	Gelbfärbung stärker geworden	Starke Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen	
VI	Farbe der sklerotisierten Zellen dunkelgelb		

Häutchen, das nur am Grunde des Internodiums durch schwache Gelbfärbung Verholzung anzeigt. Die Struktur ist in ihrem charakteristischen Aussehen im obersten Internodium erst dann vollendet, wenn die Hauptdolde halbreife Früchte trägt. Von diesem Stadium ab bis zur völligen Fruchtreife der Hauptdolde nimmt die Färbung noch bis Dunkelgelb zu.

5. *Daucus Carota* (Kulturform).

Ich untersuchte durchweg nur starke Exemplare und hatte Gelegenheit, die einzelnen Stadien auf ein und demselben Felde

nebeneinander zu erhalten, was eine genaue Vergleichung zuließ. Von jedem Stadium wurden drei Exemplare untersucht. Im zweiten Stadium, in dem die Entwicklung am schnellsten verläuft, habe ich doppelte Beobachtungen angestellt, einmal, wenn der Stengel ungefähr ein Drittel, und dann, wenn er die Hälfte seiner Höhe erreicht hatte. Die Verholzung des peripherischen Kollenchyms geschieht in unteren Internodien erst während des Aufblühens, nachdem im Stadium der Streckung bis zum obersten Internodium einzelne Zellen eine sekundäre Verdickungsmembran erhalten hatten. Während der Blüte dringt die Verholzung bis zum obersten Internodium. Bis zur halben Fruchtreife wird die Gelbfärbung in allen Internodien stärker und erreicht bis zur Fruchtreife selbst dunkelgelb. Berthold<sup>1)</sup> beobachtete bei *Chaerophyllum aureum*, dessen Struktur-entwicklung er verfolgte, bei dem Exemplar 13, dessen Terminaldolde eben verblüht war, daß in unteren Internodien (2 und 3) „einzelne Kollenchymzellen zu Bastfasern geworden waren“. Wenn es sich um dieselbe Erscheinung handelt — und nach meinen Beobachtungen an *Chaerophyllum* ist dies der Fall, vergl. p. 266—, so tritt sie bei dieser Spezies etwas später im Stengel ein als bei *Daucus Carota*. Der Leptombeleg hat bis zur Blüte der Hauptdolde kollenchymatische Natur seiner Zellen erreicht. Nur in unteren Internodien ist im Stadium der Streckung schon die Anlage eines optisch verschiedenen Häutchens erfolgt. Gerade wenn dann die Hauptdolde in Blüte ist, greift die Sklerotisierung und Verholzung sehr rasch über den ganzen Stengel. Die Färbung wird bis zur Fruchtreife dunkelgelb. Die Entwicklung des Sklerenchym- und Libriformzylinders bietet gegen die von *Silene* nichts neues, sondern stimmt, wie sich aus einer Vergleichung der Übersichten leicht ergibt, bei beiden Arten fast völlig überein.

#### 6. *Peucedanum Cervaria*.

Die Beobachtungen an dieser Spezies sind nur im obersten Internodium kurz vor dem Aufblühen bis zur Fruchtreife angestellt worden, genau so wie die an *Heracleum Sphondylium*. Für die Entwicklung des peripherischen Systems ergab sich da, daß noch vor dem Aufblühen der Hauptdolde die Verholzung des Kollenchyms erst bis zu einem Drittel der Länge vorgeschritten ist. Während der Blüte erfolgt die Verholzung dieses Gewebes in Spuren bis dicht unter die Dolde, von da an nimmt die Intensität der Färbung bis zur Fruchtreife ständig zu, die Zellwände lassen sich zum Teil dunkelgelb färben. Ein Leptombeleg kommt nicht zur Ausbildung. Die Entwicklung des Libriformzylinders zeigt gegen die bei *Heracleum* nur ganz geringfügige Abweichungen, und ist das Tatsächliche aus der Übersicht zu ersehen.

<sup>1)</sup> Untersuchungen. T. I. 1898. p. 76 u. T. II, 1. 1904. p. 67.

*Peucedanum Cervaria.*

Entwicklungsgang des peripherischen Stereoms  
im obersten Internodium.

	Am Grunde	In $\frac{1}{3}$ der Länge	In $\frac{2}{3}$ der Länge	Kurz unter der Dolde
Einige Tage vor d. Öffnen der Blüten	Die sklerotisiert. Zellen zeigen lebhaft Gelbfärbung	Die sklerotischen Zellen zeigen schwache Gelbfärbung der inn. Schicht und der Koll.-Verdickg.	Die sekund. Verdickung überall deutlich, jedoch keine Spur von Gelbfärbung	Anlage der sekundären Verdickung als äußerst dünnen Häutchens
Dolde in Blüte	Starke Gelbfärbung der inneren Schicht und der primären Kollenchymverdickung	Lebhaft Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen		Deutliche Anlage der sekundären Verdickung. Einige solche sklerotisierte Zellen im inneren Teil des Bündels zeigen schwache Gelbfärbung
Früchte halbreif	Färbung der sklerotisierten Zellen fast dunkelgelb	Starke Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen		Schwache Gelbfärbung aller sklerotisierten Zellen
Früchte reif	Sehr starke Gelbfärbung			Lebhaft Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen

**Zusammenfassung der entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen.**

Im peripherischen System sehen wir, daß die Elemente zunächst kollenchymatisch angelegt werden und in dieser Gestalt, solange der Stengel im Wachstum ist, das einzige mechanische Gewebe derselben. Tritt keine Verholzung des Kollenchyms ein, wie bei *Silaus* und *Heracleum*, dann hat spätestens kurz vor dem Aufblühen der Terminaldolde das peripherische System in der Hauptachse sein charakteristisches Aussehen erreicht. Aber auch bei später verholzendem peripherischen System ist bis zu diesem Zeitpunkt der kollenchymatische Zustand überall hergestellt. Es beginnt in unteren Internodien schon während der Streckung die Sklerotisierung der Kollenchymzellen, die nach vollendetem Wachstum verholzen. Der Zeitpunkt des Aufblühens der Hauptdolde und der der Beendigung des Stengelwachstums scheinen nicht gerade zusammenzufallen. Denn bei *Oenanthe pimpinelloides* ist die Verholzung bis in das oberste Internodium hinauf

erst dann fertiggestellt, wenn die Früchte halbreif sind, sie hat dagegen bei *Daucus Carota* schon während der Blüte vollendetes charakteristisches Aussehen. Auch im obersten Internodium schreitet die Verholzung spätestens während der Blüte bis zum äußersten Ende vor (*Peucedanum Cervaria*). Wollen wir also die Struktur eines Umbelliferenstengels in seinem definitiven Aussehen untersuchen, dann werden wir gut tun, dies erst dann vorzunehmen, wenn die Früchte der Hauptdolde sich zu entwickeln beginnen.

Hierzu mahnen uns noch mehr die Befunde am Leptombeleg von *Heracleum*, dessen Zellen offenbar erst dann verholzt werden, wenn infolge der Fruchtentwicklung die mechanische Beanspruchung des Stengels steigt. Es lassen sich zwei Arten von verholzten Leptombelegen unterscheiden. Die erste, vertreten durch *Silaus*, läßt sehr frühe an der charakteristischen Verdickungsweise der Zellen erkennen, daß ein sklerenchymatisches Gewebe sich bildet, das nach beendetem Wachstum unter allen Umständen sofort verholzt. Die andere Art, vertreten in *Heracleum* und *Daucus*, wird zunächst rein kollenchymatisch angelegt und läßt erst in späteren Stadien, frühestens zur Blütezeit der Hauptdolde erkennen, daß einzelne Kollenchymzellen sklerotisieren und verholzen.

Wir ersehen aus den Beobachtungen über die Entwicklung des verholzten peripherischen Systems und des verholzten Leptombelegs, daß deren Fertigstellung unter Umständen und bei einzelnen Arten in verschiedener Weise recht spät eintritt, eine Untersuchung zu anatomisch-systematischen Zwecken nur in dem richtigen hohen Entwicklungsstadium der Pflanze zu sicheren Ergebnissen führen kann. Daß van Noenen und Nestel ebenso wie G. de Lamarlière die Verholzung des peripherischen Systems bei der Gattung *Oenanthe*, wo sie offenbar systematischen Wert hat, nicht beobachtet haben, mag vielleicht daran liegen, daß zur Untersuchung zu junge Pflanzenteile verwendet wurden.

Andererseits aber liegt die Verholzung des peripherischen Systems bei *Oenanthe pimpinelloides* und den anderen entwicklungsgeschichtlich untersuchten Arten und der Leptombelege bei *Heracleum Sphondylium* und *Daucus Carota* doch so früh, daß sie nicht als eine Desorganisationserscheinung der betreffenden Zellen angesehen werden kann.

Bei der Entwicklung der Sklerenchym- und Libriformzylinder ist zwischen *Silaus* und *Foeniculum* darin ein wesentlicher Unterschied zu erblicken, daß erstere Art nach vollendetem Wachstum noch eine stärkere Verholzung der Zellwände eintreten läßt, *Foeniculum* dagegen durch ausgiebigen Kambiumzuwachs sein inneres Skelett quantitativ vermehrt. Immerhin wird man aber den Sklerenchym- und Libriformzylinder in Stengelteilen, die ihr Wachstum abgeschlossen haben, in ihrer charakteristischen Beschaffenheit schon antreffen.

## Erklärung der Abbildungen.

(Die rote Färbung kennzeichnet verholzte Zellwände.)

### Tafel I.

Fig. 1: *Angelica silvestris*. Querschnitt durch die äußere Schicht eines Kollenchymbündels in einer oberen Leiste des Blattstiels.

Fig. 2: Dasselbe in Längsschnitt.

Fig. 3: *Seseli annuum*. Querschnitt durch die äußere Partie eines Kollenchymbündels im Stengel.

Fig. 4: Dasselbe im Längsschnitt.

Fig. 5: *Cicuta virosa*. Querschnitt durch die äußere Partie eines Kollenchymbündels im Stengel.

Fig. 6: *Angelica silvestris*. Querschnitt durch den äußeren Teil eines Bündels der Unterseite im Blattstiel.

Fig. 7: Dasselbe im Längsschnitt.

Fig. 8: *Ligusticum scoticum*. Querschnitt durch den kollenchymatischen Leptombeleg im Blattstiel.

Fig. 9: *Heracleum Sphondylium*. Querschnitt durch einen Leptombeleg ganz am Grunde des Stengels.

Fig. 10: Dasselbe. Mehrere Zellen stärker vergrößert.

### Tafel II.

Fig. 1: *Heracleum Sphondylium*. Querschnitt durch den äußeren Teil der Blattscheide eines grundständigen Blattes. *e.* Epidermis, *hyp.* stark sklerotisiertes und verholztes Hypoderm, *Sk.* der sklerotisierte und verholzte Teil des Kollenchymbündels, *C.* das unverholzt gebliebene Kollenchym, *S.k.* Sekretkanal, *G.P.* Grundparenchym.

Fig. 2: Dasselbe. Ein Stück aus dem verholzten Teil des Kollenchymbündels. *c.* die primäre Kollenchymverdickung, *sk.* die sekundäre verholzte Sklerenchymverdickung.

Fig. 3: *Oenanthe fistulosa*. Querschnitt durch einen Teil des Stengels. *e.* Epidermis, *chl.* Chlorophyllgewebe, *R.* farblose Rinde, *M.* Mark, *T.* Gefäßteil, *Sk.Z.* Sklerenchymzylinder, *Phl.* Leptom, *Phlb.* Leptombeleg, *S.k.* Sekretkanal, *Sk.* das verholzte Kollenchymbündel.

Fig. 4: *Eryngium campestre*. Querschnitt durch ein peripherisches Bündel aus dem mittleren Teil des Blattstiels. *E.* Epidermis, *Sk.C.* sklerotisiertes subepidermales Kollenchym, *Sk.* des letzteren nach innen angelegte Sklerenchymbündel, *p.* Parenchym.

Fig. 5: *Peucedanum officinale*. Oberes Sklerenchymbündel des Blattrandes im Querschnitt.

Fig. 6: *Pimpinella magna*. Querschnitt durch die Rinde des Stengels (mittleres Internodium). *E.* Epidermis, *Chl.* Chlorophyllgewebe, *R.* verholzte Rinde.

Fig. 7: Dasselbe im Längsschnitt.

### Tafel III.

Fig. 1: *Bupleurum falcatum*. Querschnitt durch einen Teil des Stengels (mittleres Internodium). *C.* Kollenchymbündel, *Chl.* Chlorophyllgewebe, *R.* farblose Rinde, *Sk.Z.* Sklerenchym- und Libriformzylinder, *M.* Mark.

Fig. 2: Dasselbe. Ein Teil des Libriform- und Sklerenchymzylinders stärker vergrößert. *RP.* Rindenparenchym, *Ca.* Cambium, *Lbf.* Libriform, *Skl.* Sklerenchym, *MP.* Markparenchym.

Fig. 3: Dasselbe im Längsschnitt. *Skl.Z.* Sklerotische Zellen.

#### Tafel IV.

(Verholztes Gewebe rot.)

Fig. 1: *Palimbia salsa*. Querschnitt durch den Blattstiel (die verholzten Leptombelege rot).

Fig. 2: *Peucedanum Petteri*. Querschnitt durch den Blattstiel, das verholzte Parenchym rot schraffiert und mit schwarzer punktierter Linie umgeben.

Fig. 3: *Angelica silvestris*. Querschnitt durch die Mitte eines horizontalen grundständigen Blattstiels. Die oberen Bündel des peripherischen Systems, die nur gering, manchmal auch gar nicht verholzt sind, rot punktiert, die Bündel der Flanke und Unterseite stärker verholzt und ganz rot gezeichnet.

Fig. 4: *Peucedanum alsaticum*. Querschnitt durch den unteren (horizontalen) Teil eines Seitensprosses. Die Bündel des peripherischen Systems, die schwache Verholzung zeigen (auf der Unterseite), sind rot punktiert. Der auch verholzte Gefäßbündelring ist farblos gelassen.

Fig. 5: *Daucus Carota*. Querschnitt durch den Blattstiel in oberen Regionen. Bezeichnung der Farbe wie vorher.

#### Tafel V.

Die verholzten Gewebe des peripherischen Systems sind rot gehalten, bei schwacher Verholzung rot punktiert. Das unverholzte Kollenchym ist schwarz punktiert. Das Chlorophyllgewebe schwarz schraffiert. Der Gefäßbündelring ist nur angedeutet.

Fig. 1: *Heracleum Sphondylium*. Querschnitt durch einen horizontalen (peripherischen) Doldenstrahl.

Fig. 2: *Peucedanum Cervaria*. Schnitt wie Fig. 1.

Fig. 3: *Peucedanum longifolium*. Wie Fig. 1.

Fig. 4: *Oenanthe pimpinelloides*. Schnitt wie Fig. 1.

Fig. 5: *Daucus Carota*. Schnitt wie Fig. 1 (der Leptombeleg ist rot gefärbt).

### Übersichten über die Verteilung der Stereome.

Coll. = unverholztes Kollenchym.

Skl. = sklerosiertes und verholztes Kollenchym, sowie echtes Sklerenchym.

o = an der betreffenden Stelle ist kein Stereom ausgebildet.

— = die in der betreffenden Spalte bezeichneten Organe oder Organteile besitzt die betreffende Spezies nicht.

Von *Eryngium Lasseauxii* standen mir nur Blätter zur Verfügung.

### Verzeichnis der untersuchten Arten.

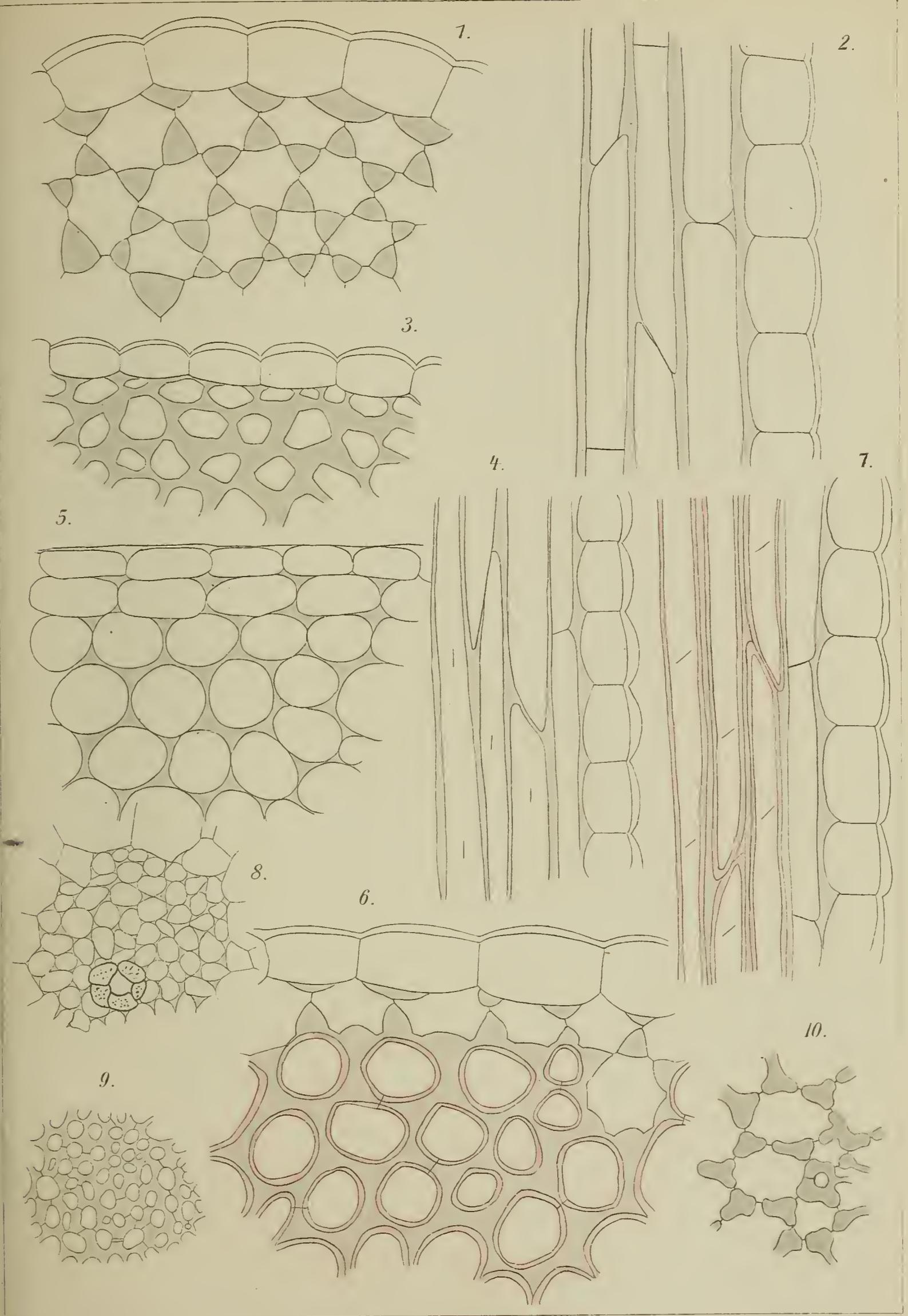
1. Von natürlichen Standorten wurden folgende Arten, meist in mehreren Exemplaren, gesammelt und frisch untersucht.

*Sanicula europaea* L.

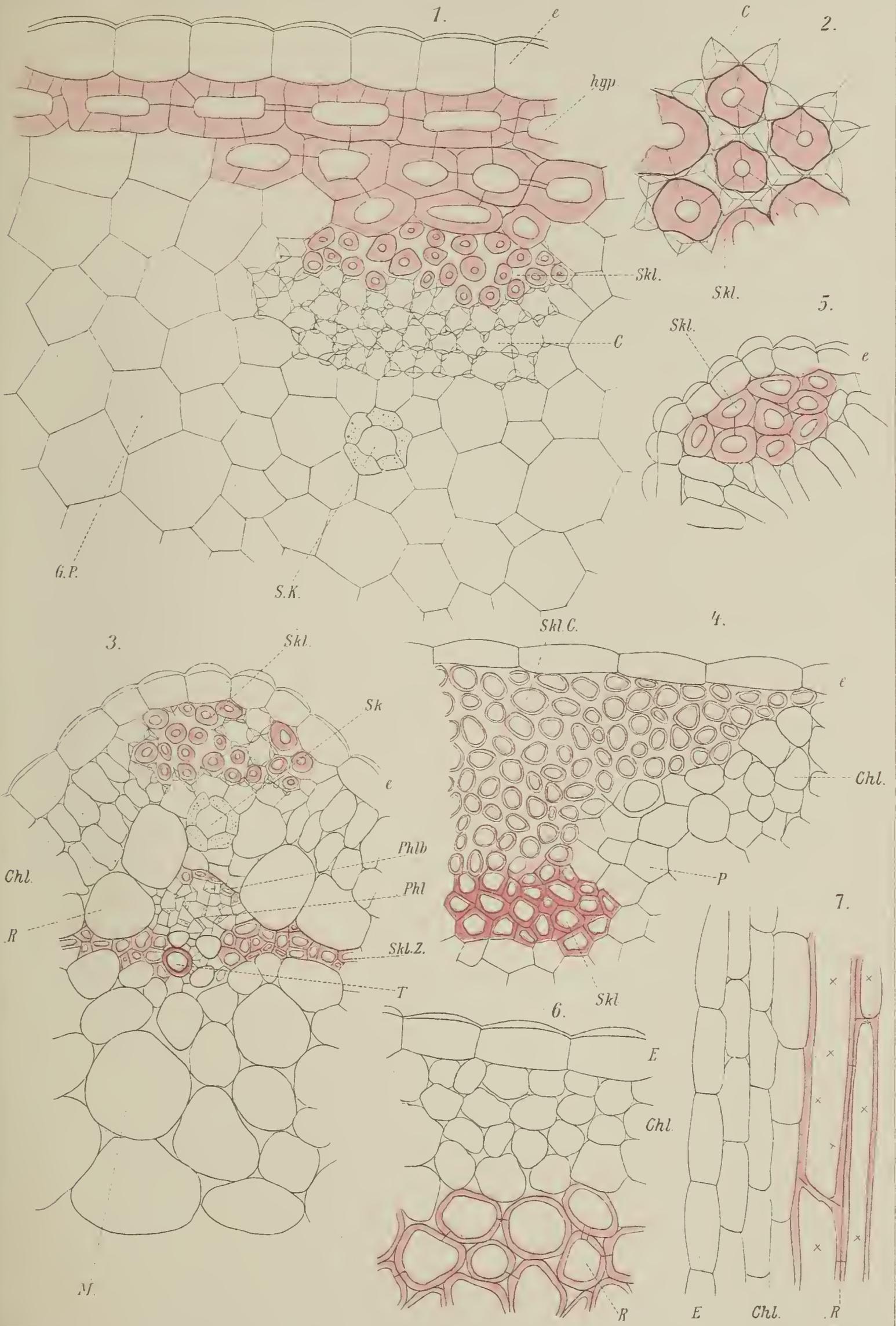
*Chaerophyllum bulbosum* L.

*Eryngium campestre* L.

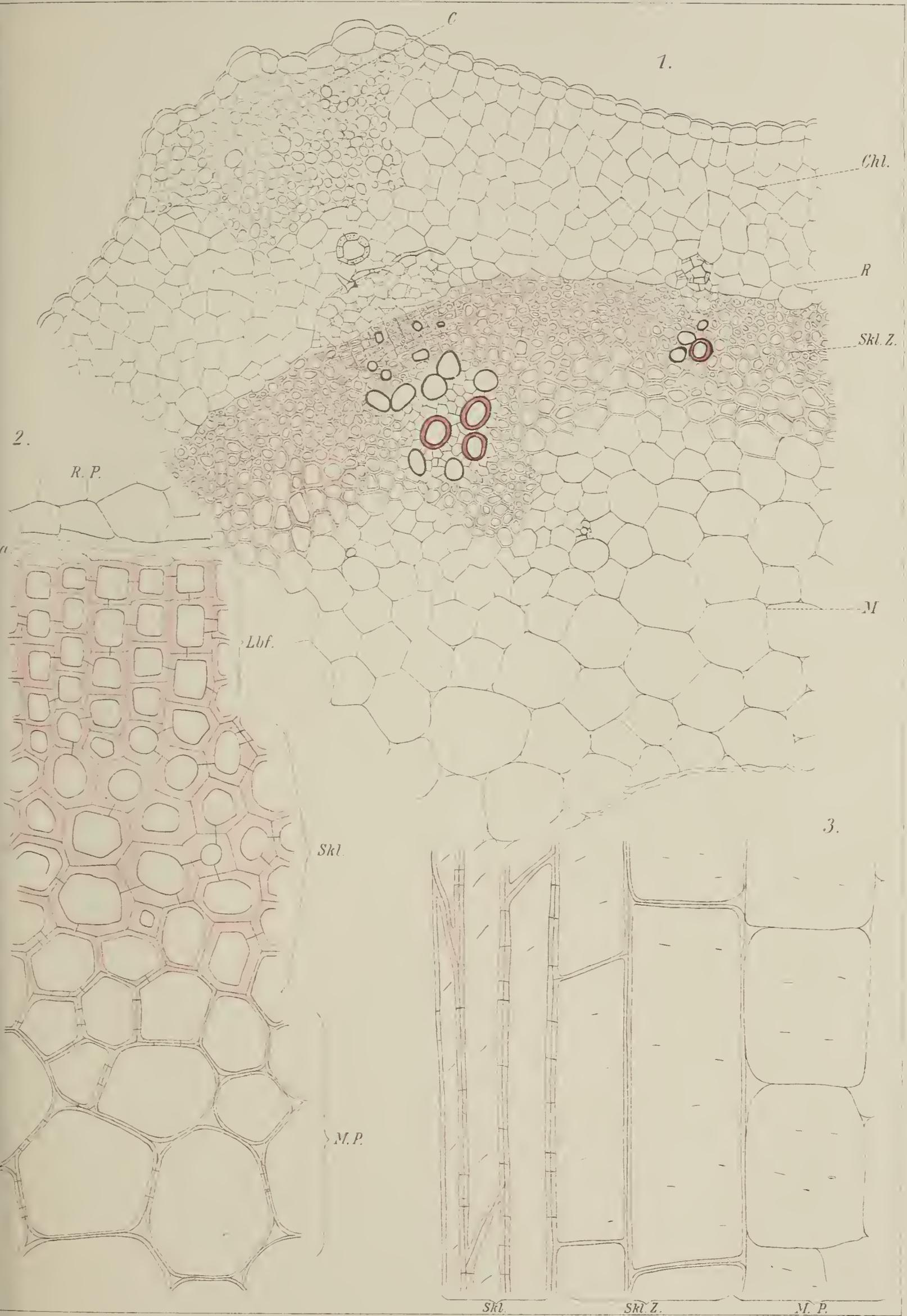
*Ch. temulum* L.



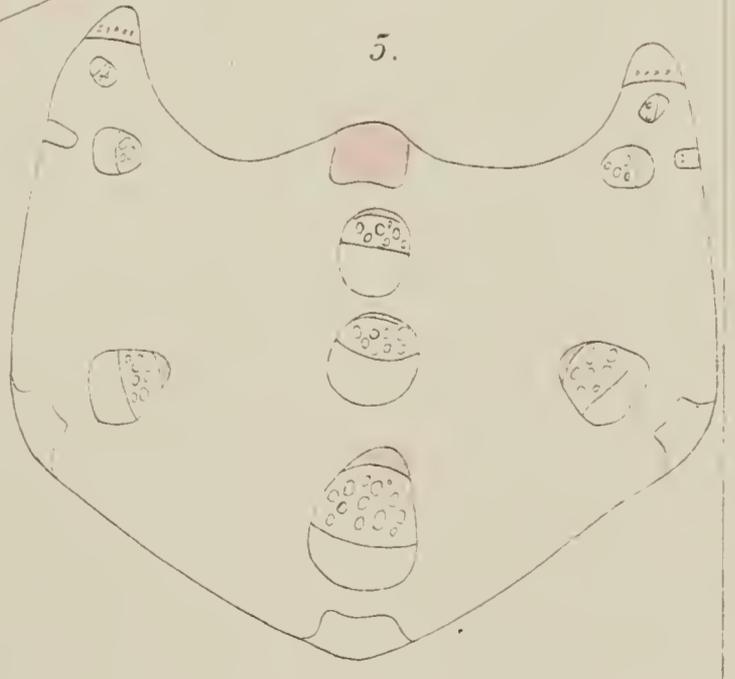
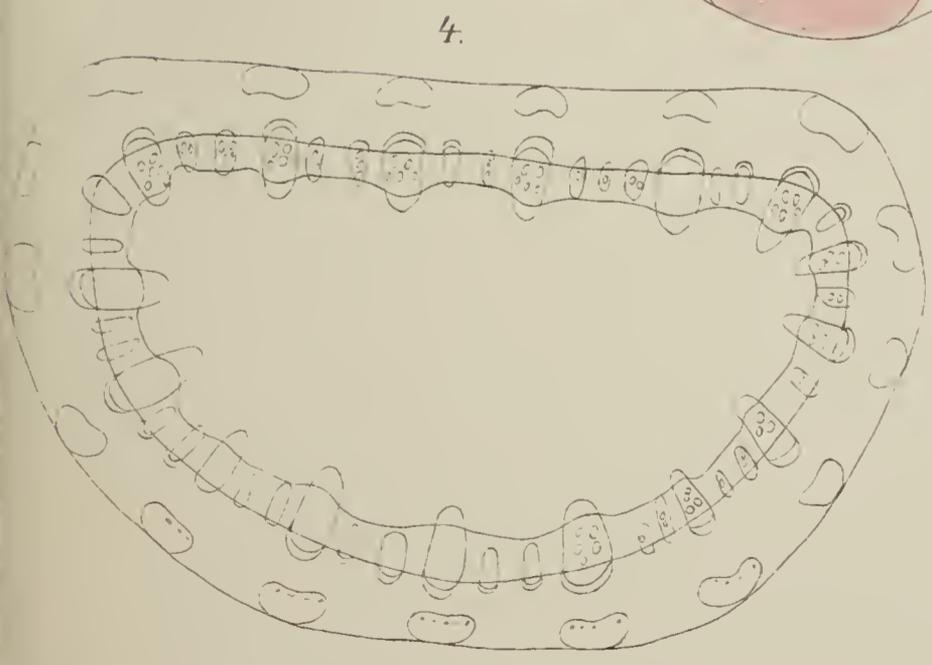
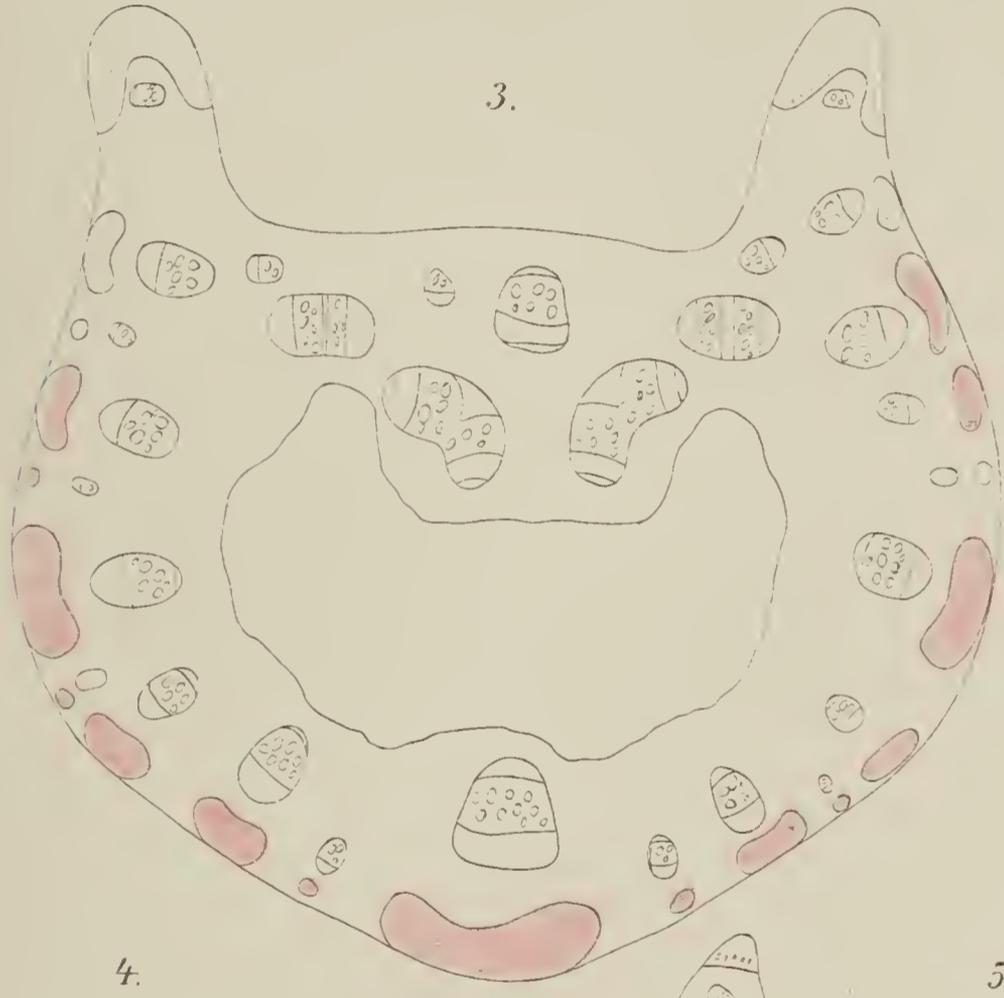
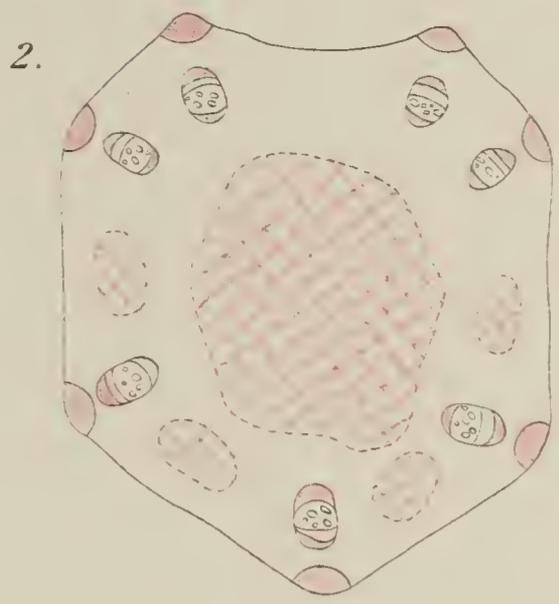
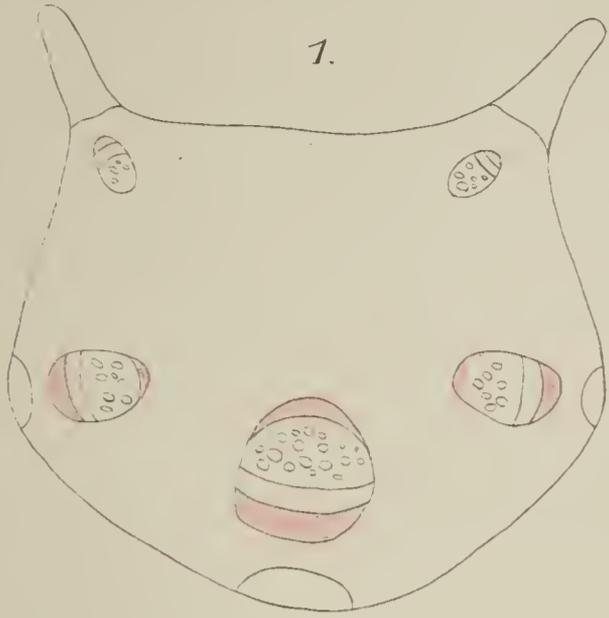




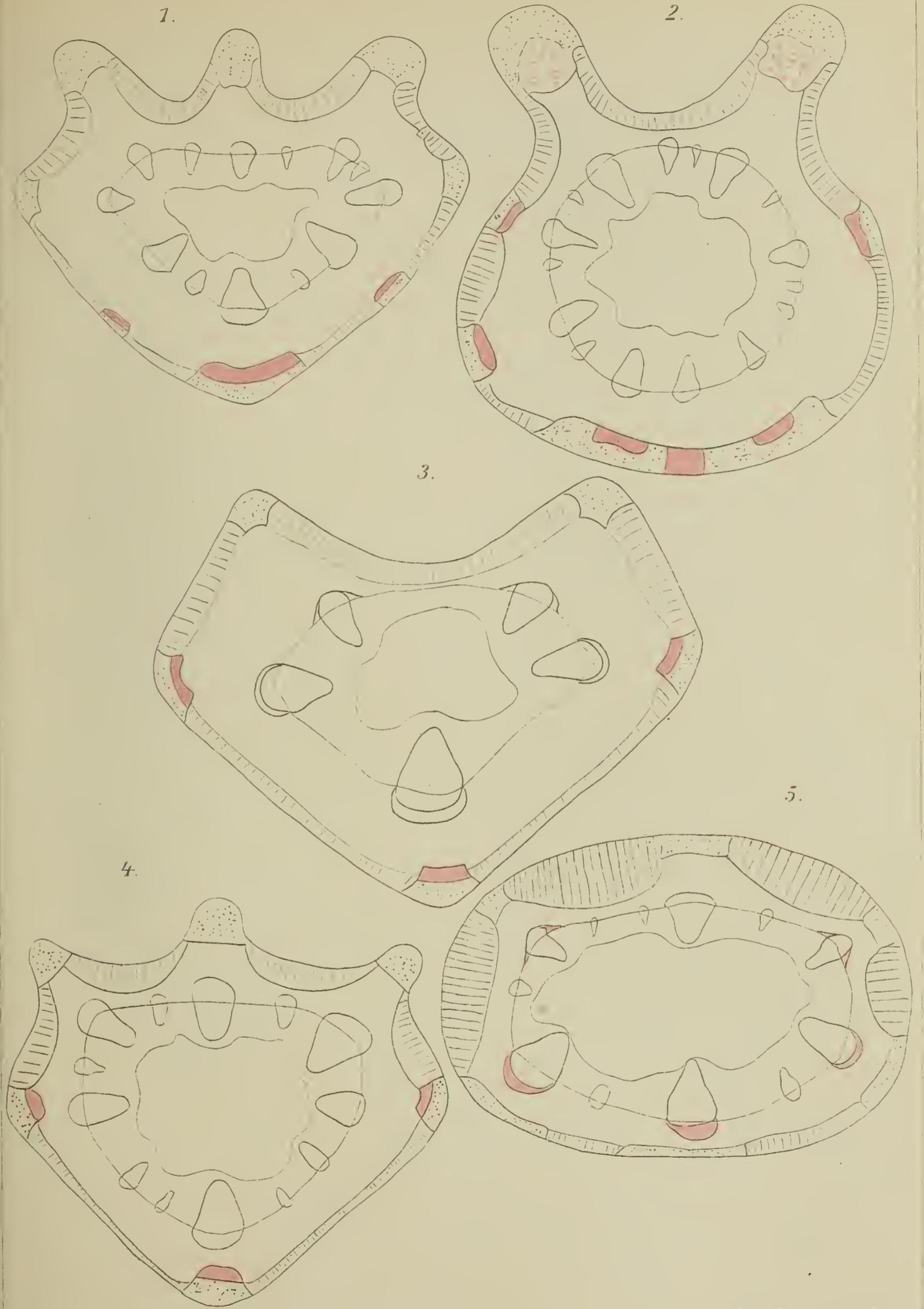














*Anthriscus silvestris* Hoffm.  
*Torilis Anthriscus* Gml.  
*Conium maculatum* L.  
*Bupleurum falcatum* L.  
*Cicuta virosa* L.  
*Falcaria Rivini* Host.  
*Carum Carvi* L.  
*Pimpinella magna* L.  
*P. Saxifraga* L.  
*Aegopodium Podagraria* L.  
*Sium latifolium* L.  
*Berula angustifolia* Kch.  
*Seseli annuum* L.

*Oenanthe fistulosa* L.  
*Oe. Lachenalii* Gml.  
*Oe. Phellandrium* Lncck.  
*Aethusa Cynapium* L.  
*Silaus pratensis* Bess.  
*Selinum Carrifolia* L.  
*Angelica silvestris* L.  
*Peucedanum Oreoselinum* Mnch.  
*P. officinale* L.  
*P. alsaticum* L.  
*Pastinaca sativa* L.  
*Heracleum Sphondylium* L.  
*Daucus Carota* L.

2. Im botanischen Garten der Universität Gießen standen mir außerdem folgende Arten lebend zur Verfügung:

*Hydrocotyle vulgaris* L.  
*H. moschata* Forst.  
*H. triloba* Thbg.  
*H. bonariensis* Lam.  
*Azorella spec.*  
*Hacquetia Epipactis* DC.  
*Astrantia maior* DC.  
*Eryngium Oliverianum* Delar.  
*E. maritimum* L.  
*E. planum* L.  
*E. amethystinum* L.  
*E. agavifolium* Groet.  
*E. Lasseauxii* DC.  
*Chaerophyllum aureum* L.  
*Scandix Pecten Veneris* L.  
*Myrrhis odorata* Scop.  
*Caucalis daucoides* L.  
*Orlaya grandiflora* Hoffm.  
*Coriandrum sativum* L.  
*Bupleurum rotundifolium* L.  
*B. ranunculoides* L.  
*B. stellatum* L.  
*Apium graveolens* L.  
*Petroselinum sativum* L.

*Ammi maius* L.  
*Pimpinella Anisum* L.  
*Sium Sisarum* L.  
*Seseli montanum* DC.  
*S. Pallasii* Bess.  
*Oenanthe pimpinelloides* L.  
*Foeniculum officinale* All.  
*Anethum graveolens* L.  
*Meum athamanticum* Jacqu.  
*Ligusticum scoticum* L.  
*Archangelica officinalis* Hoffm.  
*Levisticum officinale* Koch.  
*Ferula Ferulago* L.  
*Peucedanum ruthenicum* Bbrst.  
*P. longifolium* W. K.  
*P. Petteri* Vis.  
*P. Cervaria* Lap.  
*Imperatoria Osthruhium* L.  
*Tommasinia verticillaris* Bert.  
*(Heracleum Sphondylium.)*  
*H. villosum* Fisch.  
*H. asperum* Bbrst.  
*Siler trilobum* L.  
*Laserpitium gallicum* L.

## Verzeichnis der Literatur.

- Schwendener, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. 1874.  
 Burgerstein, Vorkommen und Entstehen des Holzstoffes. (Wien. Akad., math. naturw. Kl. Bd. 70. 1874.)  
 De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1877.

- Haberlandt, G., Die Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen. 1879.
- Ambronn, H., Über die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms. (Pringsh. Jahrb. Bd. 12. 1881.)
- Courchet, Les Ombellifères en général et les espèces usitées en pharmacie. Montpellier 1882.
- Behrens, Hilfsbuch zur Ausführung mikroskopischer Untersuchungen. Braunschweig 1883.
- Möbius, M., Morphologie und Anatomie der monokotylenähnlichen Eryngien. (Pringsh. Jahrb. XIV. 1883.)
- Volkens, G., Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischen Bau der Vegetationsorgane. (Jahrb. d. königl. botan. Gartens. Bd. III. 1884.)
- Möbius, M., Die mechanischen Scheiden der Sekretbehälter. (Pringsh. Jahrb. Bd. XVI. 1885.)
- Solereder, H., Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den Dikotyledonen. (Dissert.) München 1885.
- Möbius, M., Weitere Untersuchungen über monokotylenähnliche Eryngien. (Pringsh. Jahrb. XVII. 1886.)
- Klausch, Morphologie und Anatomie der Blätter von *Bupleurum*. (Dissert.) Leipzig 1887.
- Pick, G., Beiträge zur Kenntnis des assimilierenden Gewebes armlaubiger Pflanzen. (Diss.) Bonn 1887.
- Géneau de Lamarlière, Recherches morphologiques sur la famille des Ombellifères. (Thès.) Paris 1893.
- van Noenen, Die Anatomie der Umbelliferenachse in ihrer Beziehung zum System. (Diss.) Erlangen 1895.
- Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 1896.
- Schellenberg, H., Beiträge zur Kenntnis der verholzten Zellmembran. (Pringsh. Jahrb. Bd. 29. 1896.)
- Drude, P., Umbelliferen. (Engler-Prantl, die natürlichen Pflanzenfam. III, 8. 1898.)
- Ricome, H., Recherches expérimentales sur la symétrie des rameaux floraux. (Ann. d. sc. nat. Bot. Sér. 8. T. 7. 1898.)
- Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. 1898.
- Grevillius, Morphologisch-anatomische Studien über die xerophile Phanerogamenvegetation der Insel Öland. (Englers Jahrb. Bd. 23. 1897.)
- Dippel, L., Anwendung des Mikroskopes auf die Histologie der Gewächse. II. Aufl. 1898.
- Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. T. I. 1898.
- Ursprung, A., Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 19. 1901.)
- Sonntag, P., Verholzung und mechanische Eigenschaften der Zellwände. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 19. 1901.)
- Ursprung, A., Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter. (Biblioth. bot. H. 60. 1903.)
- Keller, H., Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung des Gewebes in Fruchtstielen. (Diss.) Kiel 1904.

- Sonntag, P., Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. (Pringsh. Jahrb. Bd. 39. 1904.)
- Ball, O. M., Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. 1904.
- Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. T. II. 1904.
- Nestel, Beiträge zur Stengel- und Blattanatomie der Umbelliferen. (Diss.) 1905.
- Bücher, H., Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. (Pringsh. Jahrb. Bd. 43. 1906.)
- Ursprung, A., Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums an Krautpflanzen. (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 24. 1906. p. 498—501.)
-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [BH\\_29\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Funk Georg

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der mechanischen Gewebesysteme in Stengel und Blatt der Umbelliferen. 219-297](#)