Anatomisch-physiologische Untersuchungen am Gramineenrhizom.

Von

Fritz Wille aus Basel.

Mit Tafel I bis V.

1. Vorwort.

Seit den Untersuchungen Schwendeners über „Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen“ (43) wurden die Gräserrhizome nicht mehr eingehender untersucht. A. Volkart faßte neben eigenen Untersuchungen die bekannten Tatsachen in dem allgemeinen Teil der Gramineen von Kirchner, Loeb und Schröter „Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas“ zusammen (55). Seine Anregungen waren die Veranlassung zur vorliegenden Arbeit.

Die unterirdischen Rhizome, die ich hier behandle (von wenigen Ausnahmen abgesehen), entstehen meist aus extravaginalen Trieben; sie haben Niederblätter und sind in der Regel wenig verzweigt.

Im ersten Teil der Arbeit sollen die anatomischen Unterschiede im Bau der Gräserrhizome untersucht werden, indem die Gewebesysteme besprochen werden; in einem zweiten Teil soll sie versuchen, auf die kausalen Faktoren dieser Rhizomstruktur einzugehen.

Um den Einfluß des Bodens zu untersuchen, wurden im Versuchsfeld Adlisberg der Eidgen. Forstlichen Centralanstalt einige Versuche angestellt, und ich möchte Herrn Prof. Engler für das mir während einiger Jahre bewiesene Entgegenkommen durch Überlassung einer Parzelle Landes meinen besten Dank an dieser Stelle aussprechen.

Die Arbeit habe ich angefangen während meiner Assistentenzeit im pflanzenphysiologischen Institut der Eidgen. Technischen Hochschule in Zürich (Vorstand Prof. Dr. P. Jaccard) und fertiggestellt unter Leitung von Prof. Dr. H. Schellenberg, denen ich zu größtem Dank verpflichtet bin.

2. Das Untersuchungsmaterial.

Die Untersuchung sollte sich im großen und ganzen auf unsere einheimischen Gräser beschränken; um aber für den sehr interessanten und weniger verbreiteten Typus der Stärkegräser noch mehr Repräsentanten zu erhalten, wurden noch einige mediterrane und außereuropäische Arten mituntersucht. Für die Bestimmung benutzte ich, soweit es frisches Material betraf, die Synopsis von Ascherson und Gräbner (3). Dieses Werk ist für meinen Zweck von besonderer Bedeutung, weil die Varietäten dort viel ausführlicher behandelt und weil dort mehr detaillierte Standortsangaben zu finden sind, als das in der Schweizerflora von Schinz und Keller (41) der Fall ist. Das einheimische Material wurde teils selbst auf Exkursionen gesammelt, teils stammt es aus dem Versuchsfeld der schweizerischen Samenkontrollstation Zürich; eine größere Anzahl von Arten konnte ich aus den Herbarien des Botanischen Museums der Eidgen. Techn. Hochschule entnehmen (Vorstand Prof. Dr. C. Schröter); es betrifft dies sowohl einheimische als auch ausländische Arten.

Bei der Auswahl des Materials wurde in erster Linie darauf Bedacht genommen, aus möglichst vielen Triben Vertreter zu bekommen, um zeigen zu können, wie sich die beiden zu definierenden Typen der Stärke- und Zuckergräser in allen Triben verhalten; sodann wurde gestrebt, aus einzelnen Gattungen möglichst viele Arten zu untersuchen, um zu eruieren, inwieweit der Gattungscharakter durch äußere Verhältnisse geändert wird.

Die Zahl der untersuchten Arten und Varietäten beträgt 83. Die Verteilung des Untersuchungsmaterials auf die verschiedenen systematischen Einheiten zeigt die nachfolgende Zusammenstellung.

Einteilung der Gräser nach der Synopsis von Ascherson und Gräbner.

I. *Panicoideae.*

1. Trib. *Coleantheae.*
2. Trib. *Oryzeae.*
   - *Oryza clandestina* A. Br.
   - *Oryza hexandra* Doell.
   - *Lygeum spartum* Loefl.
   - *Luziola peruviana* J. F. Gmel.
3. Trib. *Phalarideae.*
   - *Phalaris arundinacea* L.
   - *Hierochloë odorata* Wahlenb.
4. Trib. *Andropogoneae.*
   - α. Subtrib. *Saccharinae.*
   - β. Subtrib. *Andropogoninae.*
     - *Andropogon Halepensis* Brot.
     - *Andropogon gryllus* Linn.
5. Trib. *Zoisieae.*

6. Trib. *Paniceae.*
Paspalum Michauxianum Kunth.
Paspalum plicatum Pers.
Panicum virgatum L.
Panicum repens L.
Panicum undulatifolium Arduino.
Pennisetum villosum Brown.
Gymnothrix latifolium Schult.

II. *Poieoideae.*

1. Trib. *Chlorideae.*
Cynodon dactylon Pers.

2. Trib. *Stupeae.*
Milium effusum L.
Stupa calamagrostis Wahlenb.

3. Trib. *Nardeae.*

4. Trib. *Agrosteae.*

α. Subtrib. *Miborinae.*

β. Subtrib. *Phleinae.*
Alopecurus bulbosus Gouan.
Alopecurus alpinus L.
Phleum pratense η. alpinum Schreb.
Phleum pratense δ. nodosum Schreb.

γ. Subtrib. *Agrostinae.*
Cinna mexicana Beauv.
Sporobolus arenarius Duv. Jouve
Agrostis canina L.
Agrostis alba c. prorepens Aschers.
Calamagrostis tenella Link.
Calamagrostis calamagrostis ramosa Beck.
Calamagrostis neglecta Pal.
Calamagrostis varia Host.
Calamagrostis arundinacea Roth.
Calamagrostis epigeios Roth.
Calamagrostis pseudophragmites Baumg.
Calamagrostis villosa Mutel.
Calamagrostis arenaria Roth.

5. Trib. *Aveneae.*
Holcus mollis L.
Avena elatior b. vulgaris Fr.
Avena pubescens Huds.
Avena alpina Smith.
Avena filifolia Lagasca.
Trisetum flavescens P. Beauv.
Trisetum spicatum Richter.
Trisetum distichophyllum P. Beauv.
Aera flexuosa L.

6. Trib. *Pappophoreae.*
Sesleria coerulea Scop.

7. Trib. *Arundineae.*
   - *Arundo phragmites* L.
   - *Diplachne serotina* Link.
8. Trib. *Festuceae.*
   - α. Subtrib. *Melicinae.*
     - *Melica uniflora* Betz.
     - *Melica nutans* L.
     - *Melica ciliata* L.
   - β. Subtrib. *Koeleriinae.*
   - γ. Subtrib. *Eragrostiinae.*
   - δ. Subtrib. *Poïnae.*
     - *Aeluropus litoralis* Parl.
     - *Poa minor* Gaud.
     - *Poa Cenisia* All.
     - *Poa caesia* Smith.
     - *Poa nemoralis* L. I *vulgaris* Gaud.
     - *Poa compressa P. arenosa* Schur.
     - *Poa hybrida* Gaud.
     - *Poa pratensis β. angustifolia* Smith.
   - ε. Subtrib. *Festucinae.*
     - *Briza media* L.
     - *Catabrosa aquatica* P. Beauv.
     - *Glyzeria fluitans* R. Br.
     - *Glyzeria plicata* Fries.
     - *Glyzeria aquatica* Wahlenb.
     - *Festuca rubra* var. *genuina* Hackel.
     - *Festuca rubra* var. *fallax* Hackel.
     - *Festuca pulchella* Schrad.
     - *Festuca myurus* L.
   - ζ. Subtrib. *Graphephorinae.*
   - η. Subtrib. *Cynosurinae.*
   - ϑ. Subtrib. *Brominae.*
     - *Bromus inermis* Leyss.
     - *Bromus erectus* Huds. B. II *longiflorus* A. u. G.
9. Trib. *Hordeeae.*
   - α. Subtrib. *Hordeinae.*
     - *Brachypodium pinnatum* P. Beauv.
     - *Brachypodium ramosum* Roem. et Schult.
     - *Brachypodium mucronatum* Willk.
     - *Triticum repens γ. majus* Döll.
     - *Triticum repens δ. glaucum* Döll.
     - *Triticum eurepens b 2 litorale* A. u. Gr.
     - *Triticum intermedium* Host.
     - *Triticum trichophorum II Goiranicum* A. u. G.
     - *Triticum junceum* L.
     - *Triticum repens* × *junceum* A. u. G.
     - *Triticum cristatum* Schreb.
     - *Triticum dasyanthum* Led.
     - *Hordeum eurapaeum* All.
   - β. Subtrib. *Loliinae.*

III. *Bambusoideae.*

10. Trib. *Arundinarieae.*
    - *Phyllostachys nigra* Munro.

3. Anatomische Verhältnisse.

a. Das Bildungsgewebe.

Auf die feinere anatomische Struktur des Bildungsgewebes, auf die histologischen Teilungsvorgänge etc. wird in vorliegender Arbeit nicht eingegangen. Nach Douliot (9, pag. 180) sollen drei Initialen vorkommen, währenddem es sonst bei Monokotylen nur deren zwei sind, was aber nach den Angaben von L. Klein sehr fraglich ist (59, pag. 180).

b. Das Hautgewebe.

Die Hauptaufgabe des Hautgewebes bei den unterirdischen Rhizomen dürfte je nach dem Standort der Pflanze eine verschiedene sein. Ein Schutz der innen gelegenen Gewebe gegen die Außenwelt ist die allgemeine Funktion. Dieselbe kann sich aber ändern, je nach dem Faktor, gegen den der Schutz wirksam sein soll. Gerade unter dem Hautgewebe folgt die Rinde; diese dient in erster Linie der Reservestoffspeicherung. Sie ist an und für sich ein schwaches Gewebe; ihre Entwicklung ist aber meist eine mächtige; so daß sie oft bis zwei Drittel des ganzen Rhizomquerschnittes einnimmt. Schutz der Reservespeicher und der Querschnittsform sind die beiden erforderlichen Funktionen. Bei Hygrophyten muß neben der Rinde das oft reichlich entwickelte Durchlüftungssystem gegen das Eindringen von Wasser geschützt, bei Xerophyten soll hingegen eine allzu große Transpiration verhindert oder doch herabgesetzt werden. Diese verschiedenen physiologischen Bedürfnisse erzeugen Veränderungen, die aber in ihrem groben anatomischen Endresultat übereinstimmen.

Die Epidermis.

Ihre Rolle ist eine doppelte. Zuerst kommt ihre mechanische Bedeutung und dann die eines Wasserreservoirs, wie von Westermaier (57, pag 45) nachgewiesen wurde, in Betracht. Bedingung für den zweiten Punkt sind Dünnwandigkeit der radialen Wände, eventuell auch starke Tüpfelung; sodann noch in einigen Fällen die Kegel- oder Knötchenzellen, die ein totales Kollabieren der Wände verhindern. Solche Wasserreservoire kommen aber nur bei wenigen Vertretern in Betracht, wie *Calamagrostis*-Arten, *Hierochloe* etc.

Bei den meisten älteren Rhizomen wäre es leichterdings möglich, die Epidermis als zwei- bis mehrschichtig zu bezeichnen. E. Pfitzer (34, pag. 54) spricht nur dann von mehrschichtiger Epidermis, wenn dieselbe durch tangentiale Teilung der Epidermis, von Hypodermis, wenn die epidermisähnlichen Zellen aus Grundgewebe resp. Rinde hervorgegangen sind. In unserem Falle ist die Epidermis nur einschichtig, indem Schnitte durch die sukzessiven Internodien nie tangentiale Querwände der Epidermis zeigten. Die Hypodermis tritt meist schon sehr früh auf; sie bildet im Jugend-

stadium zwar noch keinen kontinuierlichen Ring, ist von der Rinde aber doch gut zu unterscheiden.

Was die Form der Epidermiszellen, im Querschnitt betrachtet, anbelangt, so sind hier ziemliche Differenzen zu beobachten. Wir können verschiedene Typen unterscheiden, je nach dem Verlauf der Oberfläche und der Gestalt der Lumina, ähnlich wie es Blau (5, pag. 12) anläßlich seiner *Juncus*-Untersuchung getan hat.

Typ. I: Zellen sind ± blasig emporgewellt, so daß die Oberfläche einen ± welligen Verlauf zeigt (Fig. 1).

Typ. II: Zellen nach außen scharf winklig begrenzt, so daß der von den Außen- und Seitenwänden gebildete Winkel ein rechter ist (Fig. 2).

Typ. III: Den Seitenwänden entsprechen auf dem Schnitt betrachtet kleine krustenförmige Epidermisaufsätze (Fig. 3).

Typ. IV: Zellen mit fast punktförmigem Lumen (Fig. 4).

ad Typ. I: *Oryza clandestina, Hierochloë odorata, Andropogon Halepensis, Panicum virgatum, P. undulatifolium, P. repens, Milium effusum, Alopecurus alpinus, Phleum nodosum, Ph. alpinum, Agrostis alba, A. canina, Cinna mexicana, Calamagrostis epigeios, C. pseudophragmites, C. tenella, C. villosa, C. varia, C. arenaria, Holcus mollis, Trisetum flavescens, T. spicatum, T. distichophyllum, Avena pubescens, A. pratensis alpina, Sesleria coerulea, Diplachne serotina, Melica uniflora, M. nutans, Poa pratensis, P. minor, P. caesia, Aeluropus litoralis, Briza media, Glyzeria plicata, G. fluitans, Catabrosa aquatica, Festuca rubra fallax, Festuca rubra genuina, F. pulchella* (Fig. 1). *F. myurus, Bromus inermis, Br. erectus longiflorus, Brachypodium pinnatum, B. ramosum, Triticum junceum, T. cristatum, Hordeum europaeum.*

ad Typ. II: *Oryza hexandra, Luziola peruviana, Phalaris arundinacea* (Fig. 2). *Gymnothrix latifolium, Paspalum plicatum, P. Michauxianum, Cynodon dactylon, Calamagrostis neglecta, Aera flexuosa, Avena elatior, Glyzeria aquatica, Brachypodium mucronatum, Triticum repens majus, T. intermedium, T. litorale, T. dasyanthum.*

ad Typ. III: *Arundo phragmites, Poa compressa, P. Cenisia, P. hybrida, P. nemoralis* (Fig. 3), *Triticum repens glaucum.*

ad Typ. IV: *Luziola peruviana, Lygeum spartum, Stupa calamagrostis, Alopecurus bulbosus, Sporobolus arenarius, Cynodon dactylon* (Fig. 4).

Die Form ist eine rechteckige und zwar meist fast quadratische. Doch kommen auch Ausnahmen vor, wie ganz flachgedrückte tafelförmige und ganz schmale hochgestellte Zellen. Zu ersteren gehören z. B. *Triticum repens majus, T. cristatum, T. dasyanthum, Cinna mexicana, Paspalum plicatum* (Fig. 7), *Poa nemoralis, P. hybrida, Trisetum distichophyllum,* zu letzteren z. B. *Melica nutans, Briza media, Agrostis alba, Alopecurus bulbosus, Calamagrostis epigeios* (Fig. 5). Dazwischen steht die Großzahl der Fälle.

Im Flächenschnitt betrachtet, haben wir die reichliche Differenzierung der Gramineenepidermis, wie sie von Grob (17) von

seinen Blattuntersuchungen her bekannt ist. Es treten beim Rhizom aber mannigfache Unterschiede auf. Eine Differenzierung je nach dem darunter liegenden Gewebe, d. h. ob Rinde, Sklerenchym etc., konnte ich bei mannigfachen Schnitten nicht beobachten. Eine allfällig vorhandene Hypodermis begleitet die Epidermis im ausgewachsenen Stadium in ihrem ganzen Umfang. Meist folgt dann nach innen bis zur Endodermis oder zu den ersten Gefäßen eine vielschichtige Rinde. Die wenigen Ausnahmen, die bei den von mir untersuchten Gräsern überhaupt in Betracht kommen könnten, sind *Panicum undulatifolium* (oberird. Rhizom), *Poa pratensis* und *Holcus mollis*, bei denen ± regelmäßig subepidermale Rippen vorkommen. Bei *Poa* und *Holcus* ist aber eine Hypodermis vorhanden, und es ist die Rindenschicht bis zur Gesamtscheide von so geringer Mächtigkeit, daß von keinem Einfluß auf die Epidermisentwicklung gesprochen werden kann. Eine gewisse Änderung in der Struktur tritt auch meist gegen die Knotenstellen hin auf: die Differenzierung ist hier eine geringere. Im Allgemeinen sind hier die Langzellen bedeutend kürzer; die Kurzzellen scheinen dadurch bedeutend zahlreicher vertreten.

Ganz allgemein ist die Streckung der Hauptzahl der Epidermiszellen in der Längsrichtung. In den meisten Fällen traf ich Lang- und Kurzzellen; doch kommen auch Fälle vor, wo die Kurzzellen stark zurücktreten oder auch ganz fehlen können (z. B.: *Hierochloe odorata*, die meisten *Calamagrostis*-Arten, *Briza media, Festuca pulchella, F. myurus* usw.) Im Vergleich mit dem Blatt fehlen dann eine ganze Reihe von Elementen, die im Blatte sonst vorkommen können, z. B. die Querzellen, die bastförmigen Epidermiszellen, Winkelhaare, reine Kurzzellreihen (die einzige hier konstatierte Ausnahme ist *Glyxeria fluitans*, deren Rhizom ober- oder auch unterirdisch sein kann). Die Einteilung von Grob (17, pag 22 ff.) in Streifen und Felder fällt beim Rhizom ohne weiteres weg; wenigstens gelang es mir selten, durchgreifende Änderungen in der Struktur feststellen zu können. Als Ausnahmen wäre hier eventuell anzuführen, daß bei einzelnen Arten die Spaltöffnungen in Reihen angeordnet sind; es betrifft dies folgende Arten: *Pennisetum villosum, Gymnothrix latifolium, Cynodon dactylon, Phleum nodosum, Calamagrostis arundinacea, C. arenaria, Arundo phragmites.* Ebenso sind bei *Phalaris arundinacea* die Kurzzellen oft in gewissen Teilen zahlreicher wie in andern; da aber die Unterlage immer die gleiche ist, nämlich eine mehrschichtige Hypodermis, so ist diese Erscheinung jedenfalls mehr zufälliger Art und ohne größere Bedeutung.

Die Langzellen bilden den Grundstock der Epidermis. Ihre Form ist meist eine übereinstimmende. Entweder sind sie rektangulär oder dann hexagonal; letzteres trifft nur selten zu. Zugespitzte Langzellen kommen bei vielen Arten auch gelegentlich vor. In allen diesen Fällen können die Wände glatt oder gewellt sein, oder dann zahnartige Fortsätze besitzen (Fig. 8—14). Die Dicke der Membran variiert dabei von Art zu Art und kann fast bis zum Schwunde des Lumens fortschreiten (z. B. *Phyllostachys*

nigra). Die Tüpfelung der Wände ist eine häufige Erscheinung. Ambronn (1, pag. 100ff.) sprach seinerzeit die Meinung aus, daß die Tüpfelung in den Außenwänden eine seltene Erscheinung sei. Die beschriebenen Fälle beruhen nach ihm meist auf Membranfalten, also auf Täuschung; als richtiges Beispiel gibt er z. B. *Bambusa* an (1, pag. 107). Bei den meisten Gräsern, die nur oder hauptsächlich Langzellen besitzen, habe ich typische Tüpfel getroffen. Die gleiche Erscheinung tritt aber auch bei vielen anderen Arten auf, z. B. *Calamagrostis arenaria, Luziola peruviana;* daß es sich in sehr vielen Fällen um eine Täuschung handelt, ist zwar richtig. Eine andere Verdickungsmodifikation der Zellwände, die Grob (17) nicht erwähnt, tritt gelegentlich auf, nämlich kleine, mit Chlorzinkjod sich gelb färbende, im polarisiertem Licht nicht leuchtende Höcker, die lebhaft an die cellules á fond conique von Duval-Jouve (10, pag. 227—234) ererinnern (Fig. 11, 8), die aber bis jetzt den Gräsern abgesprochen wurden. Der größte Längendurchmesser dieser kleinen Kegelchen, die deutliche Schichtung zeigen, liegt immer in der Längsrichtung der Zelle. Solche Höcker finden sich oft zu mehreren in einer Zelle; meist liegen auch zwei einander gegenüber an den sich berührenden Längswänden. Diese Kegel finden sich nicht in allen Arten eines Flächenschnittes gleich zahlreich, und ich frage mich daher, ob sie mit den Duval-Jouve'schen Gebilden als identisch aufzufassen seien. Diese Zellform fand sich bei den meisten *Calamagrostis*-Arten, dann bei *Phalaris*, *Milium* etc.

Die chemische Beschaffenheit der Epidermiszellen ist mit Ausnahme der beiden, schon durch ihren Namen sich charakterisierenden Kork- und Kieselkurzzellen variabel. Zum Nachweis wurde vor allem Phloroglucin-Salzsäure benützt; daneben Chlorzinkjod in zweifelhaften Fällen als Ligninreagens. Anilinsulfat erwies sich wegen der schon an und für sich gelblichen Färbung der Korkkurzzellen und der Endodermis als wenig zutreffend. Sudan III wurde schließlich als Kontrollfärbung für die Kutikula und zweifelhaft verkorkte Membran verwendet. Zuletzt ergaben Färbungen mit Safranin und Hämatoxylin oft wieder Auskunft, wo die obigen gewöhnlich benutzten Reaktionen ausblieben; besonders beim Vergleich der Farbennüancen der Endodermis mit der fraglichen Membran. Die Ligninreaktion ist oft sehr schwer zu beurteilen. Sich mit Phloroglucin-Salzsäure typisch rot färbendes Lignin der benachbarten Xylemstränge zeigte in der Epidermis keine Spur von Rötung. Nachkontrolle mit Chlorzinkjod, Sudan III, Safranin zeigten aber einwandsfrei die Ligninreaktion der Langzellen an. Wir haben es hier wahrscheinlich mit Mischung verschiedener Stoffe zu tun. Diese Annahme scheint berechtigt, weil etwa einmal der untere und innere Teil einer Zelle sich etwa bis zur halben Zellhöhe rot, der äußere aber gelb färbte, und hier deutlich Verkorkung nachzuweisen war. — Für die folgende Zusammenstellung über die chemische Beschaffenheit wurden nur ausgewachsene Rhizome verwendet, da nur sie unter sich vergleichbar sind.

Aus Zellulose bestehend (mit starker Kutikula) erwiesen sich: *Agrostis canina, Phleum alpinum, Calamagrostis arundinacea, Avena pratensis, Poa minor, Festuca rubra fallax.*

Verholzt waren: *Oryza hexandra, Lygeum spartum, Luziola peruviana, Phalaris arundinacea, Hierochloe odorata, Andropogon gryllus, Paspalum Michauxianum, Gymnothrix latifolium, Cynodon dactylon, Milium effusum, Alopecurus alpinus, Phleum nodosum, Cinna mexicana, Sporobolus arenarius, Agrostis alba, Calamagrostis tenella, C. neglecta, C. varia, C. arundinacea, C. epigeios, C. pseudophragmites, C. villosa, C. arenaria, Holcus mollis, Avena pubescens, Trisetum flavescens, T. distichophyllum, Aera flexuosa, Sesleria coerulea, Arundo phragmites, Diplachne serotina, Melica uniflora, M. ciliata, M. nutans, Aeluropus litoralis, Poa Cenisia, P. caesia, P. hybrida, P. pratensis, Briza media, Catabrosa aquatica, Glyzeria fluitans, G. plicata, G. aquatica, Festuca rubra fallax, F. myurus, F. pulchella, Bromus inermis, Brachypodium ramosum, B. pinnatum, Triticum repens majus, T. repens glaucum, T. litorale, T. intermedium, T. Goiranicum, T. cristatum, T. dasyanthum, Hordeum europaeum, Phyllostachys nigra.*

Korkreaktion trat ein bei: *Panicum virgatum, P. repens, Andropogon Halepensis, Stupa calamagrostis, Cynodon dactylon, Calamagrostis calamagrostis, Avena elatior, Poa nemoralis, P. compressa, Brachypodium mucronatum.*

Teils verholzt, teils verkorkt waren: *Oryza clandestina, Paspalum plicatum, Panicum undulatifolium, Pennisetum villosum, Alopecurus bulbosus, Trisetum spicatum, Bromus erectus, Triticum junceum.*

Die Kurzzellen. Die gesamte Literatur über diesen Gegenstand ist bei Grob (17, pag. 98ff.) völlig berücksichtigt, und neue Untersuchungen sind seit seiner umfassenden Darstellung nicht mehr hinzugekommen. Er unterscheidet Kork- und Kieselkurzzellen.

Die Untersuchungsweise war die von Grob (17, pag. 15) angegebene. Die Schnitte wurden mit Phenol gekocht; eigentlich noch bessere Resultate erhielt ich nach Behandlung mit Eau de Javelle oder dem Schulzeschen Mazerationsgemisch und nachheriger Färbung mit Sudanglyzerin in der Wärme oder Chlorzinkjod in der Kälte. Aber auch bei ungefärbten Schnitten kann man mit einiger Übung Kiesel- und Korkkurzzellen unterscheiden, ev. unter Zuhilfenahme von polarisiertem Licht.

Die Kurzzellen sind quergestreckt (seltener längs), meist isodiametrisch und immer kleiner als die Langzellen. Bei Xerophyten können sich die Langzellen in ihrer Form stark nähern, so daß sie dann zum Verwechseln ähnlich sehen; wenigstens kommen bei *Andropogon Halepensis* Zellen vor, die sich nur durch ihr chemisches Verhalten (nicht Färbung mit Sudan III und durch ihre andere Farbe von den Kieselzellen) von den Kurzzellen unterscheiden lassen.

E. Pfitzer (34, pag. 556) will allgemein die Kurzzellen als Spaltöffnungsmutterzellen ansehen, die in ihrer Entwicklung stehen geblieben sind, ähnlich wie es schon Sorauer tat. (48; pag. 8, 17.)

Spaltöffnungen, Trichome und Kurzzellen haben nach den beiden Autoren den gleichen Ursprung. Bei Trichomen und Kieselzellen scheinen in der Tat solche Übergänge stattzufinden, nicht aber bei den Spaltöffnungen. Es kommen nämlich Kieselzellen vor, die in Form, Lage und Membranbeschaffenheit im Flächenschnitt kaum von kleinen Stachelhaaren zu unterscheiden sind. Aus der fertigen Lagerung auf diese Erklärung schließen zu wollen, ist unmöglich. Wenn auch der ontogenetische Ursprung der gleiche sein mag, so ist damit doch gar nichts von der physiologischen Leistung dieses Gebildes bewiesen, und das ist doch zuletzt die Hauptsache. Die reihenweise Anordnung der Spaltöffnungen spricht dagegen, ebenso auch die Änderung der Zellstruktur um die Spaltöffnungen herum, wie sie etwa einmal vorkommt, z. B. bei *Phyllostachys nigra*. Vereinzelt kommen z B. bei *Bromus inermis* sich mit Phloroglucin-Salzsäure intensiv rot färbende Kurzzellen vor, die aber jedenfalls identisch sind mit den Fußzellen der sonst bei diesem Rhizome häufigen Haare. Von Interesse sind hier besonders die großen Tüpfel, auf deren mutmaßliche physiologische Bedeutung später noch einzugehen sein wird.

Die Korkkurzzellen (Korkzellen). Die Korkzellen bilden neben den Langzellen den Grundstock der Epidermis; ihr Lumen ist ausnahmsweise verkieselt (z. B. *Phyllostachys nigra*) Ihre Membran ist von variabler Dicke. Die frei an die Langzellen stoßende Wand ist immer stärker kutikularisiert. Ihre Zahl ist im Rhizom immer bedeutend größer als die der Kieselzellen. Sie treten oft in Paaren auf und zwar: Kieselzelle und Korkzelle, Kieselzelle und zwei Korkzellen, oder dann aber allein, letzteres z. B. bei *Brachypodium pinnatum*, *Phyllostachys nigra*. Ganze Reihen (3—6) von Korkzellen hintereinander sind eine ziemlich regelmäßige Erscheinung bei *Panicum virgatum*, *Andropogon Halepensis;* seltener bei *Stupa calamagrostis*. Ihre Form hat wenig charakteristisches. Meist umgeben sie halbmondförmig die kleineren anliegenden Kieselkurzzellen. Charakteristische Formen für bestimmte Spezies aufzustellen, ist unmöglich. Die Figuren 16—36 stellen die vorkommenden Typen dar. Ihre Größe ist meist gleich oder etwas größer, selten kleiner als die der Langzellen; in den meisten Fällen sind sie aber größer als die sie begleitenden Kieselzellen. Die Orientierung ist eine verschiedene; meist steht ihr größter Durchmesser senkrecht auf der Richtung der Langzellen; weniger häufig geht er mit jenem parallel. Die Orientierung der Kieselzellen ist ohne Einfluß auf die der Korkzellen, indem längsgestreckte Kieselzellen quergestreckten Korkzellen entsprechen können, neben längsgestreckten Korkzellen. Bei einigen Arten tragen die Korkzellen regelmäßig ein bis mehrere Kutikularzäpfchen, die sich mit Sudanglyzerin intensiv rot färben und sich so von ihrer Umgebung scharf abheben, so bei *Calamagrostis neglecta* (Fig. 32, 33), *Aeluropus litoralis*, *Triticum litorale*, *Brachypodium ramosum*, *Paspalum Michauxianum*, *Panicum repens*, *Oryza clandestina* etc.

Die Kieselkurzzellen (Kieselzellen). Ihr Auftreten ist im Rhizom bedeutend spärlicher als im Blatt. Die Kieselzellen sind

homogene Kieselkörper, die von einer verkieselten, nach außen oft kutikularisierten Membran umschlossen werden Im Innern der Kieselzellen tritt oft eine dunklere Zone auf, so daß die Zelle aus zwei Zonen gebildet erscheint Es sollen das nach Grob (17; pag. 36) kleine, bläschenförmige Hohlräume sein, die leer sind oder aber festen Inhalt aufweisen können. Ausnahmsweise treten auch mehrere Bläschen pro Zelle auf, so z. B. bei *Melica ciliata, Andropogon Halepensis.* Ein Übergang zwischen Kieselzellen und Stachelhaaren scheint, dem anatomischen Bilde nach zu schließen, etwa vorzukommen; oder die Zellen sind in ihrer Entwicklung stehen geblieben. *(Panicum undulatifolium, Trisetum flavescens.)*

Grob (17; pag. 65) gibt eine Zusammenstellung über Kieselzellen und ihre Verteilung nach der Häufigkeit auf die verschiedenen Triben. Beim Rhizom kommen so viele Formen gar nicht vor, und es herrscht viel größere Gleichförmigkeit Die verschiedenen Formen treten zwar hier in kleiner Anzahl auf; aber nur ist die Vielgestaltigkeit innerhalb der einzelnen Typen eine geringere. Ohne auf Details und Abweichungen eintreten zu können, lasse ich eine kurze Aufzählung der beobachteten Formen folgen; dabei ganz auf der Nomenklatur Grobs (17; pag. 38 ff.) fußend.

Kreuzzellen, z. B. *Paspalum plicatum* (Fig. 53).

Knotenzellen, z. B. *Glyxeria fluitans, Trisetum flavescens, Poa caesia* (Fig. 42).

Hantelzellen, z. B. *Paspalum plicatum, Melica uniflora, Glyxeria aquatica* (Fig. 53 A).

Sattelzellen, z. B. *Brachypodium ramosum* (Fig. 46).

Reizzellen, z. B. *Oryza clandestina* (Fig. 4).

Kreis- und Ellipsenzellen, z. B. *Trisetum flavescens, Calamagrostis neglecta* (Fig. 50).

Stab- und Plättchenzellen, z. B. *Andropogon Halepensis, Panicum virgatum* (Fig. 37).

Als weitere Formen wären noch Zellen zu erwähnen, die stark verdickte Wände haben, verkieselt sind, aber viele Tüpfel aufweisen und die in Figur 39 dargestellt sind. Sie sind jedenfalls beide in ihrer Entwicklung stehen gebliebene Trichome.

Die Kutikula.

Alle Epidermiszellen werden von der Kutikula überzogen. Der Nachweis geschah mit Sudan III nach vorheriger Behandlung mit Eau de Javelle. Die Dicke kann ziemlich variieren; sie erreicht bei *Sporobulus arenarius, Cinna mexicana, Sesleria coerulea* und *Triticum cristatum* eine große Mächtigkeit. Bei der Angiospermenwurzel soll nach Kroemer (23; pag. 20) eine Kutikula fehlen, und es ist interessant, wie gerade in diesem Punkt die Rhizome den oberirdischen Stengeln näher stehen.

Die Trichome.

Grob (17; pag. 19 ff.) unterscheidet bei den Trichomen vier Hauptformen: Stachel-, Borsten-, Weich- und Winkelhaare; sodann

wird in neuerer Zeit von Brockmann-Jerosch (6; pag. 593 ff) eine neue, unbekannte Art von Trichomen beschrieben, die zur Wasseraufnahme dienen soll. Im voraus ist zu erwähnen, daß im untersuchten Material keine Winkelhaare, ebenso keine Polsterhaare, eine Abart der Borstenhaare, gefunden wurden. Es mag das vielleicht damit im Zusammenhang stehen, daß diese beiden Trichomarten nur bei tropischen und subtropischen Formen getroffen wurden, die in meiner Untersuchung wenig berücksichtigt wurden.

Die Stachelhaare sind einzellig, kurz kegelförmig bis lang zylinderisch. Sie waren zu treffen bei *Calamagrostis calamagrostis, C. neglecta, Diplachne serotina, Melica nutans, Panicum undulatifolium* (Fig. 56). Die Borstenhaare haben einen mehr oder weniger erweiterten Haarfuß. Die chemische Beschaffenheit der Membran wurde mit Phloroglucin-Salzsäure geprüft und dabei immer eine deutliche Rotfärbung erhalten. Der Fuß ist meist getüpfelt. Im freien Teil des Haares wurden keine Tüpfel gefunden. Solche Haare fanden sich bei *Phalaris arundinacea, Panicum undulatifolium, Milium effusum, Avena pubescens, Bromus inermis, Trisetum flavescens, Brachypodium mucronatum.* Ihr Auftreten ist nicht immer ein regelmäßiges; sondern sie sind meist spärlich verteilt. (Ausnahmen: *Trisetum flavescens, Avena pubescens.*)

Als Weichhaare werden Trichome definiert, die schlängeligen Verlauf und Einschnürung über dem erweiterten Fuß zeigen. Ihr Vorkommen konnte nur bei *Festuca rubra fallax* nachgewiesen werden.

Allgemein ist zu sagen, daß die Haare nach der Topographie zu schließen, die Kurzzellen ersetzen. So besteht die Epidermis von *Trisetum flavescens* neben den Langzellen fast nur aus Haaren und ganz wenigen Kurzzellen.

Die von Brockmann-Jerosch (6; pag. 592) angeführten, wasseraufnehmenden Haare sollen auch im Rhizom vorkommen; indes fehlen nähere Angaben. Ihre starkverdickten Wandungen bestehen nach des Autors Angaben aus Hemicellulosen; ihr Fuß hat verästelte Poren. Alle von mir untersuchten Haare zeigten Rötung mit Phloroglucin und Salzsäure oder waren stark verkieselt. Fig. 55 gibt eine solche verholzte Kurzzelle von *Bromus inermis,* die zweifellos ein nicht ganz entwickeltes Haar darstellt. Man ist auch leichterdings geneigt, an diese Brockmannschen Haare zu denken. Porenbildung kommt aber nach meinen Beobachtungen bei den meisten konstatierten Haaren vor.

Die relative Seltenheit des Vorkommens von Trichomen (12 von 83 Arten) spricht allgemein gegen eine allzu große physiologische Rolle; sie scheinen mehr als rudimentäre Gebilde aufgefaßt werden zu müssen.

Die Hypodermis.

Als Hypodermis bezeichnet man alle subepidermalen Gebilde, die der Epidermis in ihrem Bau gleichen oder sie doch in ihrer Funktion unterstützen, die aber in der Rinde und nicht im Dermatogen ihren Entstehungsort haben. Ihre chemische Beschaffenheit

ist eine variable. Neben deutlich verholzten Zellen kommen auch verkorkte vor. Allgemein haben die Hypodermiszellen eine bedeutende Länge; sie sind ziemlich schmal und getüpfelt. Die Längenunterschiede kommen besonders stark zur Geltung bei den Stärkegräsern, wie *Andropogon Halepensis, Cynodon dactylon, Bambusa nigra* etc., wo die Rindenzellen oft ± isodiametrisch sind. Man trifft alle Übergänge von den langen Hypodermiszellen bis zum beinahe quadratischen Rindenparenchym in langsamer Folge. Weniger auffällig ist der Unterschied bei Zuckergräsern, doch kann man auch hier eine deutliche Streckung beobachten. Wird die Hypodermis als Wassergewebe aufgefaßt, so ist diese Erscheinung leichterdings erklärlich. Die Mächtigkeit variiert von ein bis drei Schichten. Bei folgenden Arten wurde eine Hypodermis angetroffen:

Oryza clandestina, O. hexandra, Lygeum spartum, Luziola peruviana, Phalaris arundinacea, Andropogon Halepensis, A. gryllus, Paspalum Michauxianum, Pennisetum villosum, Gymnothrix latifolium, Cynodon dactylon, Alopecurus bulbosus, Cinna mexicana, Sporobolus arenarius, Agrostis alba, Calamagrostis neglecta, C. arenaria, C. varia, Avena pratensis, Trisetum distichophyllum, Sesleria coerulea, Arundo phragmites, Briza media, Diplachne serotina, Melica uniflora, Aeluropus litoralis, Poa Cenisia, P. caesia, P. hybrida, P. pratensis, P. compressa, Glyzeria fluitans, P. aquatica, Festuca myurus, Bromus inermis, B. erectus, Brachypodium pinnatum, B. ramosum, B. mucronatum, Triticum repens majus, T. repens glaucum, T. litorale, T. Goiranicum, T. junceum, T. repens × junceum, T. acutum, T. cristatum, Hordeum europaeum, Phyllostachys nigra.

Interzellularen zwischen Epidermis und Hypodermis wurden selten gefunden; der Zusammenschluß ist meist ein inniger. (Ausnahmen hiervon sind *Poa compressa, P. pratensis, B. nemoralis, Bromus inermis, Calamagrostis neglecta.)* Die Zellformen sind entweder bei beiden Organen die nämlichen (im Querschnitt), oder die Hypodermis kann sich formal mehr der Rinde nähern, indem sie einfach durch eine starke Wandverdickung charakterisiert ist. Das tritt meist bei abgeplatteten Epidermen auf; eine gewisse Ausnahme machen hier die *Triticum*-Arten, bei denen auch die Hypodermis abgeplattet erscheint.

c. **Das mechanische System.**

Im Voraus ist zu bemerken, daß es nicht allein die mechanische Beanspruchung sein kann, die einem Rhizom seinen Charakter aufzudrücken vermag. So ist z. B. bei den meisten untersuchten *Poa*-Arten keine zentripetale Anordnung der mechanischen Elemente zu konstatieren. Die subepidermalen Rippen des Stengels werden zwar meist eingezogen, wenigstens zum Teil; aber dennoch sollte man größere Veränderungen erwarten dürfen. Vergleicht man z. B. *Poa pratensis, caesia, Cenisa, minor, hybrida, compressa* und *nemoralis* miteinander, so sind die Differenzen im anatomischen Bau eigentlich doch recht gering, wenn man die großen Differenzen

in ihrer Lebensweise in Betracht zieht (Wiesen-, Wald- und Schuttgräser). In der Rindenentwicklung sind Unterschiede vorhanden. So besitzt *Poa Cenisia* sieben-, *P. minor* fünf-, *P. hybrida* fünf-, *P. caesia* sechs-, *P. compressa* vier-, *P. pratensis* drei- bis vier-, *P. nemoralis* zweischichtiges Rindenparenchym. Aber die Hauptunterschiede, die die später aufzustellenden Typen bedingen, sind anderer Natur. In erster Linie sind es ernährungsphysiologische Momente, wie ich nachher zeigen werde, indem die Hauptcharaktere durch den Unterschied Stärke- und Zuckergras bedingt werden. In zweiter Linie sind es Anpassungsmerkmale. Systematische Momente scheinen, so weit das wenig zahlreiche Material dies zu beurteilen erlaubt, weniger in Betracht zu kommen.

Wenn wir trotzdem auf eine Besprechung des mechanischen Systems eintreten müssen, so ist es die Tatsache, daß bei einem Vergleich von Stengel, Rhizom und Wurzel doch immer solche konstante Unterschiede vorkommen, die es rechtfertigen, die verschiedenen mechanischen Kräfte und ihre Einwirkungsart zu verfolgen. Bei den Differenzen im Rhizombau selbst, bei der Anordnung der Gefäßbündel, bei der Verteilung der mechanisch wirksamen Elemente u. s. f. tritt erst die Schwierigkeit auf, hier alles mechanisch erklären zu können. Hier versuchen die Untersuchungsergebnisse vorliegender Arbeit anzusetzen, indem sie zeigen wollen, wie durch alle Triben hindurch der Unterschied Zucker- und Stärkegras seinen Stempel aufdrückt und physiologisch nahestehendes auch anatomisch einander näher bringt.

Von den mechanisch wirksamen Zellformen, dem Kollenchym mit seinen verschiedenen Ausbildungen, dem Sklerenchym und den Stereiden, kommen nur die letzteren hier in Frage. Überhaupt scheint nach den Untersuchungen von Rothert (36, pag. 107) allgemein die Tendenz vorhanden zu sein, daß im Stengel vorkommendes Kollenchym im Rhizom verschwindet oder doch stark reduziert wird. Bei einigen wenigen Arten kommen isolierte, verdickte Zellen in der Rinde, seltener im Mark vor. Ihre Bedeutung geht nicht ohne weiteres aus ihrer Anordnung hervor; es betrifft dies *Melica uniflora*. Daß die Mestombündel als Ganzes auch mechanisch wirksam sind, und dabei bisweilen durch Mestomscheiden verstärkt werden, brauche ich wohl kaum besonders hervorzuheben. Wenn solche Mestome auch meistens nach Schwendener (43) nur lokale Wirksamkeit besitzen, so ist der ganze Mestomkomplex, wie er im Querschnitt auftritt, sicherlich auch von mechanischer Bedeutung.

Die im und am Rhizom wirkenden Kräfte sind in erster Linie der Zug; derselbe wird hervorgerufen von den wachsenden, oberirdischen Pflanzenteilen, von der Bewegung des Bodens durch rutschende Bodenteile (durch Gefrieren und Auftauen,[1]) Geröll etc.).

---

[1]) Hier wäre leichterdings der Einwand möglich, daß eine Anpassung, die eigentlich bei den gewöhnlichen Talgräsern nur während der Vegetationsruhe sich bilden könnte, eine etwas gewagte Hypothese sei. Es ist aber daran

In zweiter Linie spielt der radial wirkende Druck der Bodendecke eine wichtige Rolle, so daß Einrichtungen zur Erhaltung der Querschnittform vorhanden sein müssen.

Zugfeste Einrichtungen. Die Zugfestigkeit hängt nur von der Größe des Querschnitts der widerstandsfähigen Elemente ab. Ihre Anordnung ist theoretisch gleichgültig, sofern der Zug gleichmäßig auf alle widerstandsfähigen Elemente wirkt.

Die Wurzeln sind alle uniform gebaut; sie dienen zugleich zur Festigung und zur Wasseraufnahme. Der radiale Druck, den sie auszuhalten haben, wird durch die Epidermis, eventuell durch ein Periderm aufgehalten; anders beim Rhizom. Hier kommt die Uniformität der anatomischen Struktur nicht in dem Maße zur Geltung. Alle Rhizome sind nicht direkt mit einander vergleichbar, weil ihre beiden Funktionen, Speicherung und vegetative Vermehrung etc., gerade hier von Bedeutung sind. Währenddem einzelne, wie z. B. *Trisetum distichophyllum*, *Poa Cenisia*, *Festuca pulchella*, als zugfeste Organe anzusprechen sind, gibt es wieder andere, die mehr nur zur Stoffspeicherung, eventuell auch der Artverbreitung dienen. Die nötige Zugfestigkeit bei diesen Gräsern wird oft durch starke Bewurzelung reguliert, so daß eine Verstärkung durch eine besondere zugfeste Struktur eigentlich illusorisch wird. Gewisse Ausnahmen finden sich auch hier vor, z. B. *Oryza clandestina*, *O. hexandra*, *Glyzeria*-Arten, *Andropogon Halepensis*. Bei den ersteren ist eine zentrale Anordnung wegen der großen Lufthöhle unmöglich; diese ist aber, weil alles ausgesprochene Hygrophyten, wegen der Durchlüftung unerläßlich. Die nötige Festigkeit leisten hier die Mestombündel in genügender Weise. Das Gleiche ist auch bei *Andropogon Halepensis* und *Alopecurus bulbosus* der Fall. Ob der Reservezellulose, die bei *Andropogon* als lamellenartige Verdickung der Zellwände vorkommt, eine mechanische Wirkung zuzuschreiben ist, ist fraglich. Ebenso passen die Arten mit subepidermalen Rippen nicht hierher. Bei der Gattung *Poa* kommt es, wie bereits erwähnt, nur vereinzelt zu ihrer Ausbildung. Dafür treffen wir solche bei *Holcus mollis*, *Panicum undulatifolium* und *Triticum junceum*. Diese 3 Arten zeigen große Übereinstimmung mit oberirdischen Stammorganen, indem oft das Rindenparenchym nur einschichtig vorhanden ist. *Panicum undulatifolium* besitzt meist oberirdische Rhizome; *Holcus mollis* zeigt sich in seinem Rhizomverlauf im Boden, in seiner Behaarung u. s. w. einfach als gerade Verlängerung der oberirdischen Achse in die Erde hinein, und so scheint auch die geringe Differenzierung gegenüber dem Halm erklärlich.

---

zu erinnern, daß nach Volkart (55, pag. 14) die Großzahl unserer einheimischen Gräser keine ausgesprochene Winterruhe besitzt; sondern, wenn nicht strenge Kälte herrscht, fortwächst und ihre Erneuerungsknospen entwickeln kann usf. Das soll vor allem für einige wintergrüne Gräser wie *Stupa calamagrostis*, *Poa compressa* und in mehr oder weniger ausgeprägtem Maße für sämtliche Wiesengräser und andere Mesophyten, aber auch Hygrophyten, wie *Glyzeria*-Arten, *Catabrosa* zutreffen.

Festigkeit gegen radialen Druck. Als erster Punkt ist die allgemeine Tendenz der unterirdischen Organe zu erwähnen, ihre oberirdische Form aufzugeben und sich abzurunden. Bei Gräsern ist wegen der meist runden Form des Stengels dies allgemein gar nicht mehr nötig; doch gibt es auch hier Ausnahmen, wie *Glyzeria aquatica, Calamagrostis epigeios, Cynodon dactylon* etc. Absolut rund sind die Rhizome überhaupt nicht, wie mannigfache Querschnitte zeigten. Oft stehen einzelne Epidermiszellen etwas nach außen vor; dann finden sich Haare u. s. f.

Die ringförmige Anordnung der mechanischen Zellen ist hier das Zweckmäßigste. So sieht man die erwähnte Abrundung, dann die oft bedeutend verdickte Epidermis, die verholzt oder verkorkt sein kann; darunter folgt eine oft mehrschichtige Epidermis zu weiterem mechanischen Schutze. Meist ist die Tendenz vorhanden, daß einer Rinde mit großen Lufthöhlen eine stärkere Epidermis und Hypodermis entsprechen; doch ist dies wiederum nicht allgemein gültig, wie die meisten *Calamagrostis*-Arten und *Trisetum flavescens* zeigen. Als schönstes Beispiel dieser Tendenz ist *Trisetum distichophyllum* anzugeben. Bei ausgewachsenen Internodien von Exemplaren natürlicher Standorte (bewegliches Schuttgerölle, Bündnerschiefer) ist das Rindenparenchym ganz verschwunden oder doch stark reduziert; an seine Stelle tritt eine mehrschichtige Hypodermis, die ganz endodermisähnlichen Charakter annimmt. Die gleiche Art, aus dem Versuchsfeld Fürstenalp der Samenkontrollstation Zürich bezogen, wo die Pflanze auf frischem Lägerboden, der zwar heute mit Bündnerschieferschutt melioriert ist, wächst, zeigt eine parenchymatische Entwicklung der Rinde, wie andere *Trisetum*-Arten

Zur Übersicht, wie bei den verschiedenen Rhizomen der untersuchten Gräser sich die mechanischen Gewebe zu gewissen Strukturtypen anordnen, lasse ich eine Zusammenstellung der zu unterscheidenden Typen folgen.

Die verschiedenen Anordnungen im Bau der Rhizome.

I. Anordnung ohne Bastring; keine Gesamtscheiden; nur ± Mestomscheiden.
   1. Alle Gefäßbündel sind im ganzen Querschnitt mit Ausnahme einer kleinen Rindenzone zerstreut.
      a. Gefäßbündel haben ± keine Bastbeläge, dafür treten einzelne Mestomscheiden auf: *Andropogon Halepensis* (Fig. 61), *Alopecurus bulbosus* (Fig. 62). Typus I.
      b. Gefäßbündel haben, besonders die peripherisch gelegenen, starke Bastbeläge: *Phyllostachys nigra* (Fig. 64), *Gymnothrix latifolium* (Fig. 65). Typus II.
   2. Alle Gefäßbündel sind in 1—3 Kreisen angeordnet; dabei aber deutlich Rindenzone; aber keine Gesamtendodermis; *Oryza hexandra* (Fig. 69), *Glyzeria aquatica* (Fig. 66), *Oryza clandestina* (Fig. 63), *Glyzeria fluitans* (Fig. 67), *Glyzeria plicata.* Typus III.

II. Anordnung mit Bastring; Gesamtscheide vorhanden.
- A. Nur äußerer Bastring; nur eine Endodermis.
  - 1. Wenige Gefäßbündel im scharf abgegrenzten Bastring eingeschlossen; diese aber meist viel kleiner, oft stark reduziert; die Großzahl liegt isoliert im Mark. Verhältnis von Rinde zu Zentralzylinder ist klein.
    - a. Gefäßbündel auf beiden Seiten an den Bastring anlehnend, oder dann frei im Mark: *Panicum repens* (Fig. 70). Typus IV.
    - b. Gefäßbündel innerhalb des Bastringes, in diesen eingeschlossen, dann reduziert oder auch anlehnend; die Großzahl frei von Mark.
      - α. Rinde schwach entwickelt.
        - αα. Luftgang im Zentrum vorhanden: *Sporobolus arenarius, Cynodon dactylon* (Fig. 71). Typus V.
        - ββ. Keine zentrale Lufthöhle: *Pennisetum longistylum, Diplachne serotina.* Typus VI.
      - β. Kräftige Rindenentwicklung: *Luziola peruviana* (Fig. 72), *Aeluropus litoralis.* Typus VII.
  - 2. Bastring wenig scharf abgesetzt; alle oder Mehrzahl der Gefäßbündel in ihm eingeschlossen; eine Reduktion derselben variirt von Art zu Art. Eine kleine Anzahl von Gefäßbündeln im Mark frei; dann aber oft mit starken Bastbelägen; nur eine Gesamtscheide und zwar zwischen Rinde und Zentralzylinder; deutliche Rindenzone vorhanden, die gelegentlich durch subepidermale Rippen durchbrochen wird.
    - a. Alle Gefäßbündel in diesen Ring eingeschlossen.
      - a'. Rinde uniform ohne Lufthöhlen.
        - α. Kein Luftgang im Mark; 1—2 Reihen von Gefäßbündeln.
          - αα. Schwache Rindenentwicklung: *Poa compressa* (Fig. 73), *P. nemoralis, P. pratensis, Aera flexuosa, Agrostis alba, Brachypodium pinnatum, Bromus erectus.* Typus VIII.
          - ββ. Starke Rindenentwicklung: *Avena pubescens* (Fig. 74), *Festuca rubra genuina, Brixa media.* Typus IX.
        - β. Luftgang im Mark vorhanden: *Agrostis canina, Calamagrostis arundinacea, C. varia, C. tenella, Poa minor, P. caesia, Melica nutans* (Fig. 75), *M. ciliata, Festuca myurus, Triticum repens majus, Tr. repens glaucum, T. Goiranicum, Brachypodium ramosum, B. mucronatum.* Typus X.

b'. Rinde mit Lufthöhlen: *Calamagrostis pseudophragmites*, *C. epigeios*, *C. calamagrostis* (Fig. 76), *C. varia*. Typus XI.

b. Neben dem Ring noch isolierte Gefäßbündel im Mark.

a'. Mark ohne Lufthöhle.

α. Ohne subepidermale Rippen: *Poa hybrida*, *Festuca rubra fallax*, *Bromus inermis* (Fig. 77), *Milium effusum*, *Hordeum europaeum*. Typus XII.

β. Mit subepidermalen Rippen: *Holcus mollis* (Fig. 78), *Panicum undulatifolium*. Typus XIII.

b'. Mark mit Lufthöhe.

α. Ohne subepidermale Rippen: *Paspalum plicatum*, *Phleum alpinum*, *P. nodosum*, *Cinna mexicana* (Fig. 79), *Calamagrostis neglecta*, *Triticum intermedium*, *T. cristatum*, *T. litorale*, *T. repens* × *junceum*, *T. dasyanthum*, *Poa Cenisia*. Typus XIV.

β. Mit subepidermalen Rippen: *Triticum junceum* (Fig. 80). Typus XV.

B. Ein Bastring mit äußerer und innerer Schutzscheide.

1. Regelmäßige Gefäßbündelausbildung: *Avena pratensis* (Fig. 83 und 86), *Trisetum distichophyllum*. Typus XVI.
2. Stark reduzierte Gefäßbündel: *Alopecurus alpinus* (Fig. 82 und 85). Typus XVII.

C. Zwei Bastringe vorhanden: *Arundo phragmites* (Fig. 81). Typus XVIII.

d. **Das Leitungssystem.**

Die Gefäßbündel der Monokotylen, speziell auch der Gramineen, wurden schon öfters einschlägigen Untersuchungen unterzogen. Von neueren Arbeiten erwähne ich nur Strasburger (53, pag. 328—431). Über den Bündelbau im Rhizom liegt eine Arbeit von Laux (24) vor. Wir haben es im allgemeinen mit geschlossenen, collateralen Bündeln zu tun, die bei den Gräsern so typisch gebaut sind, daß sie seit Russow (38) als Gramineentypus bezeichnet werden. Das Vorkommen von konzentrischen Bündeln, das Laux (24, pag. 14) allgemein für Rhizome postuliert, ist verschwindend klein bei den Gräsern. Solche konzentrische Bündel kommen, wie Rothert (37, pag. 47) nachwies, an den Übergangsstellen von Rhizom und Stengel vor; verschwinden dann aber und machen den kollateralen Platz, die Rothert (37, pag. 27) als Teile von konzentrischen Bündeln definiert. Die Bündel des Stengels zeigen von denen des Rhizoms nur kleine Unterschiede, wie einige Stichproben lehrten.

Das Xylem. Ganz allgemein für unseren Typus sind die beiden großen, seitlichen Gefäße; sie sind getüpfelt oder haben netzförmige Verdickungen. Im Querschnitt betrachtet sind sie

meist rund, können aber auch elliptisch sein. Dazwischen eingesenkt gegen das Zentrum hin liegen 1—3 Ring- und Spiralgefäße. Die im Stengelbündel allgemein verbreitete Lücke (Ausnahmen bei Volkart (55, p. 33) angegeben) fehlt im Rhizom mit folgenden Ausnahmen: *Oryza hexandra, Luziola peruviana, Panicum repens, Gymnothrix latifolium, Phleum alpinum, Calamagrostis neglecta, C. arundinacea, Poa minor, Catabrosa aquatica, Triticum intermedium, T. dasyanthum, Phyllostachys nigra.*

Zwischen den großen Gefäßen und den beiden Ring- und Spiralgefäßen lagern sich etwa stark verdickte Tracheïden ein, die sich durch ihr lebhaftes Tinktionsvermögen von ihrer Umgebung abheben: *Oryza hexandra, O. clandestina, Panicum repens, Gymnothrix latifolium, Alopecurus bulbosus, Phleum nodosum, P. alpinum, Agrostis alba, A. canina, Calamagrostis arundinacea, C. villosa, Holcus mollis, Trisetum flavescens, T. spicatum, Melica nutans, M. uniflora, Poa compressa, P. minor, P. nemoralis, P. Cenisia, P. pratensis, Briza media, Glyzeria fluitans, G. plicata, Bromus inermis, Brachypodium ramosum, Triticum repens majus, T. Goiranicum, T. junceum, T. repens litorale, Hordeum europaeum.*

Die Beschaffenheit der alle Gefäße umschließenden und vereinigenden Holzparenchymzellen ist verschieden. Die an das Mark und an das Phloem stoßenden Elemente sind verdickt und bilden so eine mechanische Scheide. Das Phloem ist von den beiden Gefäßen immer durch eine ein- bis zweifache Zellage von Holzparenchym getrennt. Die um die Ringgefäße sich befindenden Zellen sind verschieden. In vielen Rhizomen sind im Querschnitte keine Differenzen punkto Wanddicke zu unterscheiden, alle Zellen des Gefäßteils sind ungefähr gleichstark verdickt. In wieder anderen Fällen sind diese Teile ganz schwachwandig ausgebildet. Sie geben nur schwache Lignin reaktion, können aber auch reine Zellulosereaktion aufweisen, und zwar ist es mehr als die Hälfte meines Materials, die solch dünnwandiges Holzparenchym besitzt. Besonders stark ausgeprägte Bastbeläge zeigen sich selten. Solche traf ich bei: *Alopecurus bulbosus, Sporobolus arenarius, Gymnothrix latifolium, Pennisetum villosum, Triticum junceum, Phyllostachys nigra.*

Das Phloem. Es ist in der Mehrzahl der Fälle ganz regelmäßig gebaut und besteht aus regelmäßigen, polyedrischen Siebröhren, an deren Ecken Siebparenchym sich befindet, so daß allgemein ein gleichförmiges, gitterähnliches Bild entsteht. Intercellularen sind dabei keine vorhanden = Typus I.

Hierher gehören: *Oryza clandestina, Lygeum spartum, Hierochloe odorata, Andropogon Halepensis, A. gryllus, Paspalum plicatum, S. Michauxianum, Panicum repens* (Fig. 87), *P. undulatifolium, Pennisetum villosum, Cynodon dactylon, Milium effusum, Stupa calamagrostis, Phleum pratense nodosum, S. pratense alpinum, Cinna mexicana, Sporobolus arenarius, Agrostis canina, A. alba, Calamagrostis calamagrostis, C. neglecta, C. arundinacea, C. pseudophragmites, C. arenaria, Holcus mollis, Avena elatior, A. pubescens, A. pratensis, Trisetum flavescens, T. spicatum, T. distichophyllum, Sesleria coerulea, Arundo phragmites* (z. T.), *Diplachne serotina.*

Melica uniflora, M. nutans, M. ciliata, Aeluropus litoralis, Poa Cenisia, P. caesia, P. hybrida, P. minor, P. pratensis, P. nemoralis, Catabrosa aquatica, Glyzeria fluitans, G. plicata, Festuca rubra fallax, F. pulchella, Bromus erectus, Brachypodium ramosum, B. pinnatum, T. repens glaucum, T. repens litorale, T. intermedium, T. Goiranicum, T. junceum, T. cristatum, T. dasyanthum, Hordeum europaeum.

Im Typus II vereinigen wir die Gefäßbündel, bei denen im Phloem Interzellularen vorkommen; trotz der gleichen Anordnung der Siebröhren und des Siebparenchyms verliert das Bild bedeutend an Regelmäßigkeit; eine solche Anordnung ist zu treffen bei: *Alopecurus bulbosus, Agrostis vulgaris, Calamagrostis epigeios, C. varia, C. villosa, Glyzeria aquatica* (Fig. 89), *Bromus inermis, Brachypodium mucronatum, Triticum repens majus.*

Beim Typus III zeigen Siebparenchym und Siebröhren fast gar keine Größenunterschiede im Querschnitt, so daß man vermuten könnte, daß nur Siebröhren vorhanden seien. Als Vertreter sind zu erwähnen: *Phalaris arundinacea, Panicum virgatum, Alopecurus alpinus, Poa compressa* (Fig. 88), *Festuca myurus.*

Der Typus IV ist durch die großen Lumina seiner Siebröhren charakterisiert, die oft in extremen Fällen die Weite der Tüpfelgefäße erreichen können. Das Siebparenchym ist dabei ganz unregelmäßig dazwischen zerstreut. Interzellularen können fehlen oder auch vorkommen. Die wenigen Beispiele sind folgende: *Oryza hexandra, Luziola peruviana, Arundo phragmites* z. T. (Fig. 97), *Phyllostachys nigra* (Fig. 90).

Neben diesen mehr oder weniger regelmäßigen kollateralen Bündeln kommen in einzelnen Fällen noch konzentrische vor nebst den entsprechenden Übergängen. Als solche sind zu erwähnen die V-förmige Anordnung der Gefäße, das Auftreten eines einzigen Gefäßes, das dem Phloem rindenseits opponiert ist u. s. f. (Fig. 91). Konzentrische Bündel in verschieden typischer Ausbildung finden sich bei *Milium effusum, Phleum alpinum, Melica ciliata.* Außerdem zeigen viele sonst kollaterale Bündel im Knoten die Tendenz, konzentrisch zu werden.

Bei der Verkleinerung der Bündel, die meist gegen die Peripherie, d. h. gegen die Endodermis hin auftritt, ist ein verschiedenes Verhalten zu beobachten.

Eine erste Abteilung benimmt sich hier ganz normal, d. h. es tritt einfach eine Verkleinerung des Bündels ein. Dabei verschwinden die Ring- und Spiralgefäße und der Großteil des Holzparenchyms. Die Tüpfelgefäße und das Phloem werden kleiner. Das Phloem nähert sich in den meisten Fällen dem dort aufgestellten Typus III. So verhalten sich: *Luziola peruviana, Paspalum Michauxianum, Panicum repens, Gymnothrix latifolium, Panicum undulatifolium, Cynodon dactylon, Phleum nodosum, Sporobolus arenarius, Calamagrostis neglecta, C. villosa, Holcus mollis, Arundo phragmites, Melica nutans, Poa compressa, P. nemoralis, Catabrosa aquatica, Glyzeria fluitans, G. plicata, Festuca rubra fallax, Bromus erectus, Brachypodium ramosum, Triticum repens*

majus, T. repens litorale, T. junceum, T. repens × junceum, Hordeum europaeum.

Bei einer zweiten Klasse können bei eintretender Reduktion einige Bündel sich wie bei der vorhergehenden Abteilung verhalten, bei den anderen ist aber die Reduktion weiter vorgeschritten und zwar zeigt sie sich im Verlust eines Tüpfelgefäßes. Das noch vorhandene kann dabei seine seitliche Stellung beibehalten oder mit dem Phloem auf einem Radius angeordnet sein; oder es können nur isolierte Tüpfelgefäße oder isolierte Phloemstränge übrigbleiben. Solche Bündel zeigten folgende Gräser: *Oryza clandestina, Andropogon Halepensis, Paspalum plicatum, Pennisetum villosum, Cinna mexicana, Agrostis alba, A. canina, Calamagrostis calamagrostis, C. arenaria, C. villosa, Avena elatior, A. pratensis, Trisetum flavescens, P. distichophyllum, T. spicatum, Aera flexuosa, Melica uniflora, M. ciliata, Aeluropus litoralis, Poa minor, P. Cenisia, P. pratensis, P. caesia, Briza media, Glyzeria aquatica, Festuca rubra, F. myurus, F. pulchella, Bromus inermis, Brachypodium pinnatum, B. mucronatum, B. ramosum, Triticum repens glaucum, T. intermedium, T. Goiranicum, T. cristatum.*

In einer letzten Gruppe wären noch alle übrigen Arten zu vereinigen. Hier haben wir überhaupt keine Gefaßbündel, die den Gramineentypus repräsentieren können. Abzutrennen sind noch die folgenden *Calamagrostis*-Arten: *C. epigeios, C. pseudophragmites, C. tenella, C. varia.* Sie besitzen alle zweierlei Bündel. Die innen gelegenen bestehen aus stark entwickelten Siebteilen; die großen Tüpfelgefäße fehlen hier gänzlich; Holzparenchym und Ringgefäß kommen meist vor (Fig. 91). Die Großzahl der Bündel aber besteht aus starkem Leptomteil mit seitlich gestelltem Tüpfelgefäß (Fig. 91); selten sind auch isolierte Leptomstränge und isolierte Tüpfelgefäße zu finden. Alle anderen hier vereinigten Gräser zeigen noch weniger Übereinstimmung; es können nur isolierte Tüpfelgefäße und isolierte Phloeme übrigbleiben; sodann ändert sich die Anordnung vom Phloem und Xylem von Art zu Art. Als Beispiel dieses Verhaltens dienen: *Andropogon gryllus, Phalaris arundinacea, Hierochloe odorata, Panicum virgatum, Milium effusum, Stupa calamagrostis, Phleum pratense alpinum, Alopecurus alpinus, Avena pubescens, Diplachne serotina, Sesleria coerulea, Poa hybrida, Triticum dasyanthum.*

Die Endodermis.

Über den Bau der Endodermis sind wir durch die Untersuchungen von Kroemer (23, p. 83 ff.) und Schwendener (44) gut unterrichtet. Als gemeinsame Charaktere sind ihr mit Schwendener (44, p. 6, 38 ff.) die mechanische Widerstandsfähigkeit, Kontinuität in der Querschnittsform und relative Permeabilität eigen. Sie will den Durchtritt der in den Bündeln sich bewegenden Stoffe hindern, sodann aber auch die Bündel in ihrer Gesamtheit mechanisch unterstützen. Um diesen Zweck zu erreichen, werden Korkstoffe eingelagert. Der Nachweis wurde erbracht mittels Färbung

mit Chlorzinkjod, Sudanglyzerin, Safranin und durch Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure nach bekannten Angaben.

Ihre mechanische Funktion wird oft unterstützt durch einen Sklerenchymring, der, wie schon bei der Besprechung des mechanischen Systems erwähnt, eine mehr oder weniger große Anzahl von Bündeln vereinigen kann, nach außen und innen scharf begrenzt ist, oder der nach innen allmählich ins Mark übergeht. Durch die Verkorkung wird nach Schwendener (44, p. 43) nicht nur die Permeabilität, sondern auch die Dehnbarkeit vermindert und zugleich die absolute Festigkeit erhöht.

Zuerst ist zu unterscheiden zwischen Einzel- und Gesamtscheiden. Erstere umgeben nur ein (selten 2—3) Bündel, letztere umschließen die Gesamtheit der vorhandenen Bündel mit Ausnahme etwa vorhandener Blattspuren. Einzelscheiden finden sich bei: *Oryza hexandra, O. clandestina, Andropogon Halepensis, Glyzeria aquatica, G. fluitans, G. plicata, Phyllostachys nigra.*

Als Übergangsglied ist hier noch *Gymnothrix latifolium* zu besprechen. Bei dieser Art ist, wie schon erwähnt, kein kontinuierlicher Bastring, sondern nur einige Anfänge von Bastringbildung zwischen vereinzelten Bündeln vorhanden, währenddem wieder andere völlig isoliert dastehen.

Alle übrigen Arten besitzen mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Gesamtscheiden.

Was die Form der Scheidenzellen anbelangt, so sind sie zunächst meist getüpfelt. Im Längsschnitt betrachtet, zeigen sie Übergänge von der parenchymatischen Form bis zu den bastförmigen Zellen mit schiefgestellten Poren. Es sind sodann hier zwei Klassen zu unterscheiden, die O- und die U-Scheiden (Fig. 92, 92). Die Differenzierung der dünnwandigen Scheiden, wie es von Schwendener (44, p. 27) gemacht wird, habe ich nicht angenommen, weil zwischen dieser Klasse und den O-Scheiden keine scharfe Abgrenzung möglich ist.

Die O-Scheiden sind die seltener auftretenden. Bei ihnen sind die Scheidewände, im Querschnitt betrachtet, gleichmäßig verdickt (Fig. 92). Solche Endodermiszellen trifft man bei folgenden Arten: *Luziola peruviana, Gymnothrix latifolium, Panicum virgatum, Cynodon dactylon, Alopecurus bulbosus, Sporobolus arenarius, Avena pubescens, Arundo phragmites, Poa Cenisia, Poa caesia, P. hybrida, P. nemoralis, Festuca myurus, Bromus erectus, Phyllostachys nigra.*

Alle übrigen untersuchten Arten besitzen U-Scheiden (Fig. 93). Bei diesen sind die nach innen gelegene Tangentialwand und ev. noch die Radialwände besonders in ihren unteren Teilen stärker verdickt als die nach außen gelegene Tangentialwand.

Über die Verbindung der Scheide mit den benachbarten Zellen unterscheidet Schwendener (44, p. 25 ff.) in seinen Untersuchungen eine größere Anzahl von Typen. In den untersuchten Rhizomen ergaben sich zwei Typen: Bei der ersten Klasse haben wir eine Verdickung der Scheidenzellen und der innenseitig angrenzenden Zellschichten. Eine solche Struktur zeigen: *Lygeum spartum,*

Luziola peruviana, Hierochloe odorata, Andropogon gryllus, Paspalum plicatum, Panicum virgatum, Cynodon dactylon, Stupa calamagrostis, Alopecurus alpinus, A. bulbosus, Cinna mexicana, Sporobolus arenarius, Agrostis alba, Calamagrostis neglecta, C. arenaria, C. villosa, C. pseudophragmites, Avena elatior, A. pubescens, Trisetum flavescens, T. spicatum (T. distichophyllum), Aera flexuosa, Sesleria coerulea, Arundo phragmites, Diplachne serotina, Melica nutans, M. ciliata, Aeluropus litoralis, Poa minor, P. pratensis, Festuca myurus, F. rubra, F. pulchella (Fig. 94), *Bromus inermis, B. erectus, Brachypodium pinnatum, B. ramosum, Triticum repens majus, T. repens glaucum, T. repens litorale, T. intermedium, T. Goiranicum, T. junceum, T. repens × junceum, T. dasyanthum, Hordeum europaeum, Phyllostachys nigra.*

Als Typus II trennen wir die Formen ab, bei denen die Scheidenzellen, die benachbarten Rindenzellen (1 – 2 Schichten) und die innenseitig angrenzenden Zellen eine Verdickung aufweisen. Diese Ausbildung zeigen folgende Arten: *Phalaris arundinacea, Pennisetum villosum, Cynodon dactylon, Milium effusum, Agrostis canina, Calamagrostis calamagrostis, C. epigeios* (Fig. 95), *C. arundinacea, C. varia, Avena alpina, Trisetum distichophyllum, Poa Cenisia, P. hybrida, P. compressa, Briza media, Festuca rubra, Brachypodium mucronatum.*

Als besondere Fälle sind hier noch *Holcus mollis, Catabrosa aquatica, Phleum nodosum, Panicum repens, P. undulatifolium, Gymnothrix latifolium* zu erwähnen. Eine typische Endodermis mittelst Farbenreaktionen nachzuweisen, war mir unmöglich. Eine zwanzigstündige Behandlung von feinen Schnitten mit konzentrierter Schwefelsäure zeigte totalen Schwund der ganzen Gewebe, mit Ausnahme der Kurzzellen in der Epidermis und von feinen Membranen, die offenkundig die Mittellamellen der mechanischen Gewebe gebildet hatten. Die Farbe war die gleiche wie die der Korkzellen. Es scheint mir bei diesen wenigen Vertretern, die sich in ihrer Struktur stark an die Halmstruktur anlehnen, keine besondere Endodermis ausgebildet zu sein; dafür zeigen alle mechanischen Zellen im peripherischen Ring eine Korkunterlage; die Funktion der Scheide wurde demnach einfach von anderen Zellen übernommen.

Kroemer (23, p. 103 – 116) hat bei der Gramineenwurzel mehrere Endodermistypen aufgestellt, je nach dem Vorhandensein der verschiedenen Altersstadien. Ich mußte auf eine solche Untersuchung, weil mir von mehreren nicht einheimischen Arten das Material fehlte, verzichten. Zudem scheint ein näheres Eintreten im Rhizom wegen der größeren Gleichförmigkeit viel weniger zu versprechen.

Der Verkehr der Stoffe zwischen Zentralzylinder und Rinde kommt durch verschiedene Einrichtungen zustande. Haberlandt (19, p. 300) will ja den Kohlenhydrattransport nicht im Siebteil, sondern in der Rinde vor sich gehen lassen; es müssen also auch, um dies zu ermöglichen, viele Übertrittsstellen vorhanden sein, da doch die Hauptspeicherung vom Zentralzylinder besorgt wird. Meist ist die Struktur der Bündel in den Knoten eine ganz andere. Sie

ist oft ganz verwischt; die großen Gefäße verschwinden und an ihre Stelle treten eine große Zahl von stark getüpfelten, radial verlaufenden, tracheidenähnlichen Elementen. Sie sind in erster Linie die Austrittsstellen des Leitungssystems in die Rinde. Die Endodermis kann dabei ganz fehlen oder doch vielfach durchbrochen sein. Als weiterer Punkt kommen die sogenannten Durchlaßstellen in Betracht. An den Stellen, wo die Tüpfelgefäße und der Siebteil nur durch 1—2 Holzparenchymlagen getrennt sind, soll nach Schwendener (44, pag. 23) und Strasburger (53, p. 333) eine Kommunikation nach außen stattfinden. Die Zellen der Scheiden zeigen eine andere chemische Beschaffenheit, als ihre mehr nach außen gelagerten Nachbarn Bei völlig ausgewachsenen Rhizombündeln gelang mir ein solcher Nachweis in der Beschaffenheit der Membran nicht, wohl aber in jüngeren Teilen. Ganz auffällig und unter diesem Gesichtspunkt zu betrachten ist die an dieser Stelle stattfindende Einschnürung der Bündel von *Phyllostachys*-Arten, die schon Schwendener (43, p. 65) erwähnt Eigentliche Durchlaßzellen, wie sie in der Wurzel vorhanden sind, wurden bis jetzt im Rhizom noch keine angetroffen. Dafür kommen in seltenen Fällen Unterbrechungen der Endodermis in den Internodien vor. Die Endodermis hört stellenweise auf und setzt sich ein Stück weiter radial nach innen fort. In der entstandenen Lücke stehen oft 1—2 Gefäßbündel vor, die die Lücke ausfüllen, die aber zwischen sich und den freiendigenden Endodermisenden 1—2 Zellschichten freilassen, die nicht verkorkt sind, also zum Stoffverkehr dienen mögen. Dafür spricht auch die deutliche Streckung aller parenchymatischen Zellen in dieser Richtung. Die Orientierung der Bündel ist dabei aber variabel. Bei *Phalaris arundinacea* z. B. fanden sich an solchen Stellen Bündel, deren Gefäßteil nach der Lücke, deren Siebteil aber nach dem Zentrum hingewendet war. Vor der Lücke in der Rinde kann auch ein Blattspurbündel vorkommen; eine gewisse mechanische Bedeutung scheint mir in der Orientierung der Bündel zu liegen. Solche Unterbrechungen, die schon Schwendener (43) erwähnt, finden sich bei folgenden Gräsern: *Paspalum Michauxianum, Phalaris arundinacea, Stupa calamagrostis, Phleum nodosum, Poa Cenisia, Melica nutans.*

Die Entstehung der einzelnen Elemente wurde nur bei einigen Arten verfolgt *(Triticum repens majus, Cynodon dactylon)*. Dabei ergab sich, daß die ersten, deutlich differenzierten Elemente des Leitbündelsystems das Phloem sind und meist gleichzeitig, oft auch etwas später auftretend, 1—2 Ringgefäße. Die großen Tüpfelgefäße entstehen erst später, wenn das Gefäßbündel schon deutlich erkennbar ist. Die kleineren, mehr der Peripherie des Zentralzylinders zugelegenen Gefäßbündel sind hier oft meist ganz reduziert. Bei ihnen fehlen auch im ausgewachsenen Zustand etwa die Ringgefäße. Wir treffen also solche nie, dafür ein ziemlich stark entwickeltes Phloem und meist nur ein großes Tüpfelgefäß. Die spätere doppelte Anlage geht, wie viele Bilder zeigten, durch Teilung desselben hervor. Die Endodermis entwickelt sich erst viel später. Ihre definitive Ausbildung erreicht sie meist erst im deutlich sichtbaren fünften Internodium und später.

e. Das Speicherungssystem.

Da die Stoffspeicherung die Hauptfunktion der Rhizome ist, so ist dieses Gewebesystem von ganz besonderem Interesse Die assimilierten Stoffe finden nur in den allerwenigsten Fällen sofortige Verwendung, sondern werden meist in die Reservespeicher geleitet, um dort für eine Zeit deponiert zu werden. Die beiden Voraussetzungen, die Haberlandt (19, p. 356) für besondere Speichergewebe aufstellt, eine große Quantität von Reservestoffen und Bewahrung dieser Vorräte vor jeglichen Einflüssen, sind beide für das Rhizom erfüllt. Bei den untersuchten Gräsern kommen nur die plastischen Stoffe in Betracht, da von besonderer Wasserspeicherung kaum die Rede sein dürfte; wenigstens ist in der Literatur auch nirgends eine diesbezügliche Angabe zu finden; ebenso nicht in meinem Untersuchungsmaterial. — In erster Linie wird es sich darum handeln, die gespeicherten Stoffe kennen zu lernen.

Die Speicherug der plastischen Stoffe.

Wir müssen erwähnen, daß die Stoffspeicherung nicht an bestimmte Organe gebunden ist, sondern daß das Speichergewebe neben andern in bestimmten Organen nur eine starke Überlegenheit durch seine Ausbildung zeigt. Das Speichergewebe ist nur das charakteristische Gewebesystem der Reservestoffbehälter.

Die stickstoffhaltigen Reservestoffe. Über das Vorkommen von stickstoffhaltigen Reservestoffen finden sich in den Zusammenstellungen von Volkart (55, p. 154) und Wehmer (55) keine Angaben über Gräser. Stieger (52, p. 14ff.) traf bei *Arundo phragmites* im Rhizom und Wurzel 1 ‰ Asparagin; denselben Reservestoff gibt er auch für oberirdische Organe von einigen anderen Gräsern an. Es steht fest, daß feste Proteïnkörper (Aleuron) in keiner der untersuchten Arten vorkommen. Es würden also nur die im Zellsaft gelösten Eiweißkörper und Amide in Betracht kommen.

Allgemein gibt Czapek (7, p. 58) an, daß in den Endospermen und unterirdischen Reservestoffbehältern ähnliche Verhältnisse sich vorfinden.

Diese Angaben sind aber nur für ausgewachsene Rhizome geltend. Anders in den noch jungen Internodien. Hier tritt bei Chlorzinkjod- und Jodkaliumzusatz allgemein eine schöne Gelbfärbung ein. Diese Erscheinung ist an und für sich nichts besonderes, da hier ja noch mannigfache Zellteilungen vor sich gehen, die unbedingt größere Mengen von stickstoffhaltigen Stoffen bedürfen. Daß also auch allgemein nur hier an den Sproßscheiteln die Ablagerung der Eiweißstoffe erfolgt und nicht in den ausgewachsenen Internodien, scheint nicht ganz unwahrscheinlich.

Die verwendeten Reaktionen waren die Xanthoproteïnreaktion, das Millonsche Reagens und Jodjodkalium, aber nur in den allerwenigsten Fällen erhielt ich einwandsfreie Eiweißreaktionen. (Die Reagentien waren alle vorher an Rizinus-Samen mit positivem Re-

sultate geprüft.) Falls eine Färbung überhaupt eintrat, so waren es die Reste des Protoplasten, die reagierten. Reagierende Niederschläge waren nicht nachzuweisen. Mikrochemisch läßt sich hier also mit den gebräuchlichsten Reagentien keine Eiweißspeicherung konstatieren.

Die stickstoffreien Reservestoffe (Kohlenhydrate). Eine Zusammenstellung über Literatur bis 1908 gibt A. Volkart (55, p. 154ff.); da er die gesamte frühere Literatur neben vielen eigenen Beobachtungen berücksichtigte, so folge ich diesem Autor.

Von den Fetten und Zuckerarten war es möglich, beide nachzuweisen. Schon Czapek (7, p. 137) gibt an, daß Fette in kleinen Mengen in unterirdischen Speicherorganen nie fehlen dürften. Seine Literaturangaben beziehen sich aber neben vielen andern nur auf die Cyperaceen als nächstverwandte Familie. Ein Nachweis mit der beliebten Alkannatinktur und der Osmiumsäure-Reaktion gelang nie einwandfrei, indem besonders die Plasmapartien um die Kerne herum und diese selbst den Farbstoff rapid steigerten. Nach einer längeren Vorbehandlung der feinen Schnitte mit Äthyläther trat aber gleichwohl eine Färbung ein. Bessere Resultate gab Sudanglyzerin nach vorheriger Behandlung mit Eau de Javelle. Am besten erwies sich die von Tunmann (54, p. 163) vorgeschlagene Mikrosublimation auf der Asbestplatte. Nach Entfernung des Hautgewebes (verkorkte Zellen) wurden möglichst feine Schnitte durch die Rinde ausgeführt und diese der Mikrosublimation unterworfen. Das Sublimat wurde mit 10 % Ammoniak behandelt, dem wenig Safranin zugesetzt war. Die Myelinbildung war meist sogleich typisch zu erkennen, sodann traten mit der Zeit schöne Fettsäurekristalle auf. Kleine Spuren von Fett gelang es so bei 30 daraufhin untersuchten Arten nachzuweisen. Es schien, daß bei hemizellulosehaltigen Zucker- und Stärkegräsern mehr Fett vorhanden ist, als bei Gräsern ohne Hemizellulose, was wieder mit Czapek (7, p. 326) übereinstimmen würde, der angibt, daß in hemizellulosehaltigen Samen immer kleine Fettmengen vorkommen.

Bei den Zuckergräsern fällt zunächst die relative Seltenheit der Stärke auf. Auf die vorkommenden Stärkeformen habe ich nicht besonders geachtet; doch finden sich z. B. bei *Arundo phragmites* und bei *Panicum virgatum* schöne zusammengesetzte Stärkekörner. Neben der sich mit jodhaltigen Reagentien blau färbenden Stärke kommt eine sich weinrot färbende Abart vor, das Amylodextrin. Dasselbe wurde dargestellt nach Literaturangaben von Naegeli (29) durch Lösung in 60° warmem Wasser und nachherigem Verdunsten des Wassers im Paraffinofen. Die so erhaltenen Körner zeigten durchweg die weinrote Färbung nach Behandlung mit Jodlösung. Eine besondere Lokalisierung des Amylodextrins auf bestimmte Zellgruppen war nicht ersichtlich. Besonders schöne Rotfärbung trat bei *Cynodon dactylon* ein, gesammelt im November. Ein Austreiben des Grases bei seiner späteren Blütezeit (August-September) konnte noch nicht stattgefunden haben.

Stärke wurde in folgenden Arten festgestellt: *Arundo donax*, *Cynodon dactylon* (29), *Arundo phragmites*, *Glyzeria aquatica*, *Bra-*

chypodium pinnatum (22), *Oryza clandestina* (36, p. 621); sodann bei *Stupa calamagrostis, Panicum virgatum, P. repens, Pennisetum villosum, Gymnothrix latifolia, Phyllostachys nigra, Brachypodium ramosum, B. mucronatum, Andropogon Halepensis, Glyceria plicata, G. fluitans, Sporobolus arenarius, Aeluropus litoralis, Diplachne serotina, Paspalum plicatum, Luziola peruviana.*

Als weiterer fester Reservestoff kommt die Reservezellulose oder kurz die Hemizellulose E. Schulzes in Betracht (42, p. 18). Als solche bezeichnet man alle jene Kohlenhydrate, die als feste Ablagerungen an Zellmembranen vorkommen. Nach E. Schulze (42, p. 18) ist die leichte Hydrolisierbarkeit eine der Hauptcharaktere. Die entstehenden Zucker sind Galaktose, Mannose und Xylose. Eine Blaufärbung mit Jodlösungen tritt häufig ein; das ist aber nicht ausschlaggebend. Es werden verschiedene Arten unterschieden und zwar Galaktan, Mannan, Araban, Amyloid. Viele Hemizellulosen widerstehen nicht heißem Glyzerin, was oft in unliebsamer Weise bei der Entfernung von Luft aus Gelatinepräparaten durch Erwärmung zutage tritt. Sie sind leicht löslich in verdünnten Säuren (5—10 %), unlöslich in Schweizer Reagens. Bei meinen Untersuchungen brachte ich die Schnitte, nachdem ich mit Phloroglucin-Salzsäure oder mit Chlorzinkjod eine Vorprobe gemacht hatte, in 5 % Salzsäure. Die Membrandicke wurde zuerst durch Messen kontrolliert. Nach Einwirkung von 1—2 Stunden traten deutliche Korrosionsfiguren an den Wänden auf, indem die Innenwand unregelmäßige Konturen aufwies.

Die vorkommenden Ablagerungsformen sind variabel. Entweder sind es lamellenartige Auflagerungen auf der Zellmembran, so daß sie einfach im Querschnitt als verdickte Zellmembranen erscheinen (Fig. 102—103), oder die Auflagerungen sind ganz unregelmäßig von zahlreichen Tüpfeln unterbrochen (Fig. 100—101).

In der Literatur findet sich nur eine Angabe von Hemizellulosen im Rhizom von *Melica uniflora* (36, p. 621). Von Interesse ist nun, daß alle stärkehaltigen Rhizome auch Hemizellulosen besitzen; zwei Ausnahmen fand ich in *Phyllostachys nigra* und *Panicum virgatum*. Hier sind Grundgewebe und Rinde völlig verholzt, und eine Nachkontrolle, ob in diesen verholzten Membranen auch lösliche Hemizellulosen vorkommen, gelang mir nicht. Bei *Phyllostachys nigra* wird nun von Okamura (zit. in 52, p. 46) 6,2 % Xylan angegeben, das auch zu den Hemizellulosen gehört, aber nicht als Reservestoff auftritt; da *Panicum virgatum* auch ähnliche Reaktionen ergab, so kann hier voraussichtlich auch auf eine ähnliche Gerüstsubstanz geschlossen werden. — Bei einer größeren Anzahl von Arten konnte ich nur Herbarmaterial verwenden, das aus dem Sommer stammt, und da sind die Hemizellulosen oft fast ganz verschwunden. Die gleiche Bemerkung gilt übrigens auch für die folgende Gruppe.

Im Gegensatz dazu stehen die unregelmäßigen Auflagerungen (Fig. 100—101). Die hier beobachteten Fälle werden später in der allgemeinen Übersicht, um Wiederholungen zu vermeiden, aufgeführt werden.

Das Hauptkontingent der Reservestoffe liefern aber die wasserlöslichen, inulinartigen Kohlenhydrate, die im Zellsaft gelöst vorkommen. Die Untersuchung und Auffindung derselben verdanken wir C. F. Johannsen und A. G. Ekstrand (11, p. 3310 u. 594) und H. Müller (28, p. 500). Nachträglich wurden noch ähnliche Kohlenhydrate bei Liliaceen gefunden, z. B. das Sinistrin, das Irisin, und von einigen Autoren mit dem Graszucker als identisch erklärt. Die nachfolgende Zusammenstellung gibt die Hauptdaten an, wie sie in der Literatur zu finden sind:

Name	Formel	sp. Gewicht bei 100° getrock.	Drehung	Spaltprod.	Schmelzpunkt	α [D]	Reduk. v. Fehling	Löslichkeit	Vorkommen
Graminin	$C_{48}H_{80}O_{40}$	1.5222	links	Lävul.	209°	— 38.89	—	unlöslich in Alkohol; s. leicht in H_2O	*Phleum, Avena, Holcus, Dactylis, Festuca, Poa, Agrostis, Phalaris, Alopecurus, Calamagrostis.*
Phlein	$C_{90}H_{150}O_{75}$	1.470	links	Lävul.	215°	— 48.15	—	unlöslich in Alkohol; schweri. H_2O	*Phalaris, Phleum, Hierochloe, Calamagrostis, Holcus, Poa, Dactylis.*
Triticin	$C_{30}H_{50}O_{25}$ [1] $C_{36}H_{62}O_{31}$		links links	Lävul. Lävul.		— 50 — 52	—	unlöslich in Alkohol; sofort in H_2O u. Glyzerin.	*Agropyrum repens, Secale, Triticum, Elymus.*

Die genaue Unterscheidung der drei Arten ist schwer. Neben der Ausfällbarkeit mit Alkohol benützte ich noch die anderen mikrochemischen Inulinreaktionen, wie Thymol-Schwefelsäure, α-Naphtol-Schwefelsäure, Orcin-Schwefelsäure; gewisse Färbungsnüancen scheinen hier bei den einzelnen Gräsern zwar vorzukommen, aber ein richtiges Resultat wäre ja nur dann möglich, wenn die drei Zuckerarten rein zur Verfügung stehen würden, und die beiden ersteren scheinen ja immer nach den Literaturangaben gemischt vorzukommen. Diese Erscheinung ist schon an und für sich sehr merkwürdig, besonders da die Unterscheidungsmerkmale doch sehr geringe sind, so daß ein Zweifel an der Richtigkeit eine gewisse Berechtigung zu haben scheint. Diese Ansicht vertreten auch Tunmann (54, p. 199) und Wehmer (56, p. 49 u. 60). Die Art der Ausfällung ist, wie Volkart (55, p. 18) angibt, eine verschiedene, je nachdem sie rasch oder langsam vor sich geht. Der Gehalt an solchem Graszucker ist oft ein sehr bedeutender. So kommen nach Literaturangaben im Rhizom folgende Mengen vor: *Phalaris arundinacea* 5 % Phlein (11, p. 3310 f.), *Trisetum* 5 % Graminin;

[1]) Nach Eckstrand (l. c. 11).
[2]) Nach Müller (l. c. 28).

im Internodium von *Avena elatior tuberosa* $7^1/_2$% Graminin (Harley, zit. in 7, p. 367).

Angaben über weitere Zuckerarten sind selten in der Literatur zu finden. Für *Triticum repens* gibt A. Meyer (26, p. 46) 0,6% Fruktose an; Völker (Lieb. Ann. Bd. LIX. p. 380; zit. in 7, p. 60) Mannit. Die Angabe von Mannit soll nach Wehmer (56, p. 60) zweifelhaft sein; er entsteht wohl erst sekundär in angesäuertem Saft. Ein Nachweis von Fruktose, die nach dem Flückingerschen Verfahren (15, p. 237) in der Kälte reduzierend wirken soll, ist mir nie gelungen. Reduktion trat immer erst nach gelindem Erwärmen ein, was auf Dextrose oder Glykose schließen läßt. Eine Verwechslung dieser reduzierenden Zucker mit Graszucker scheint mir ausgeschlossen, da sowohl Graminin als auch Phleïn Fehlingsche Lösung auch in der Wärme nicht reduzieren. Eine Angabe von Sprecher (in Volkart 55, p. 181), daß Stärke und Graszucker bei *Erianthus Ravennae* vorkommen, konnte ich wegen Materialmangel nicht prüfen; daß transitorische Stärke in vereinzelten Fällen im Sommer auftritt, wurde bereits erwähnt. Bei Wintermaterial gelang es mir nie, eine solche Modifikation zu eruieren. Meist zeigen aber die Zuckergräser, mit Ausnahme der äußersten, die Bohrspitze abgrenzenden Niederblätter, gar keine Stärke, wenigstens zeigten *Hierochloe* und *Triticum repens*, die während einer ganzen Vegetationsperiode beobachtet wurden, nie solche. Als weitere Stoffe wären noch einige wenige Glykoside zu erwähnen. Bei *Triticum repens* soll ein Vanillinglykosid und ein zweites Glykosid vorkommen. Cumarin findet sich bei *Hierochloe odorata* und *Milium effusum*; über ihre physiologische Rolle ist nichts bekannt. Ein letzter Körper, der Erwähnung verdient, ist ein roter Farbstoff, der bei *Phalaris arundinacea* zu treffen ist.

Die Speichergewebe.

Allgemein läßt sich sagen, daß die stickstoffreien Kohlenhydrate überwiegen. Die einzelnen Kohlenhydrate können sich vertreten, oder es können auch einige nebeneinander vorkommen.

Von den von Haberlandt (19, p. 376 ff.) aufgestellten Kombinationen fand ich im Gräserrhizom nur eine: Speicherung aller Reservestoffe in ein und demselben Gewebe. Ich bin mir wohl bewußt, daß, streng genommen, Rindenparenchym und Mark entwicklungsgeschichtlich Verschiedenes darstellen, glaube aber dennoch aus rein beschreibend anatomischen Rücksichten, beide zu einem Ganzen vereinigen zu dürfen. Die hier vorkommenden Modalitäten sind folgende:

I. Speicherung bloß im Lumen der Zellen.

1. N-haltige Reservestoffe = im Zellsaft gelöste Amide und Eiweißsubstanzen.
   N-freie Reservestoffe = im Zellsaft gelöster Zucker.

II. Speicherung erfolgt im Lumen und den Zellwänden.
2. Gelöste N-haltige Reservestoffe; Stärke + Hemizellulosen + Öl + reduzierender Zucker.
3. Gelöste N-haltige Reservestoffe; inulinartige Kohlenhydrate, Hemizellulosen, Öl, reduzierender Zucker.

Zu 1 gehören: *Paspalum plicatum, Alopecurus alpinus, Phleum nodosum, Cinna mexicana, Calamagrostis calamagrostis, C. neglecta, C. varia, C. pseudophragmites, C. arenaria, C. villosa, Melica nutans, Catabrosa aquatica, Briza media, Festuca rubra, F. myurus, F. pulchella, Bromus erectus, B. inermis, Triticum repens majus, T. repens glaucum, T. litorale, T. intermedium, T. Goiranicum, T. junceum, T. junceum × repens, T. cristatum, T. dasyanthum.*

ad 2: *Oryza clandestina, O. hexandra, Luziola peruviana, Andropogon Halepensis, Paspalum Michauxianum, Panicum repens, P. virgatum, Pennisetum villosum, Gymnothrix latifolium, Cynodon dactylon, Stupa calamagrostis, Sporobolus arenarius, Sesleria coerulea, Arundo phragmites, Diplachne serotina, Aeluropus litoralis, Glyceria fluitans, G. plicata, G. aquatica, Brachypodium pinnatum, B. mucronatum, B. ramosum, Phyllostachys nigra.*

ad 3: *Lygeum spartum, Phalaris arundinacea, Hierochloe odorata, Panicum undulatifolium, Milium effusum, Alopecurus bulbosus, Phleum alpinum, Agrostis canina, A. alba, Calamagrostis tenella, C. arundinacea, C. epigeios, Holcus mollis, Avena pubescens, C. alpina, Trisetum flavescens, T. spicatum, T. distichophyllum, Aera flexuosa, Melica uniflora, M. ciliata, Poa minor, P. Cenisia, P. caesia, P. nemoralis, P. compressa, P. hybrida, P. pratensis, Hordeum europaeum.*

Aus dieser Zusammenstellung ergeben sich einige bemerkenswerte Tatsachen systematischer Natur. Die Stärkegräser haben in allen Triben Vertreter. Sie überwiegen bei den Panicoideen. Es wäre hier sehr leicht möglich, daß zufälliger Weise bei der Auswahl des zur Verfügung stehenden Materials eine Kummulation in dieser Unterfamilie stattgefunden habe Von größerer Wichtigkeit scheint die Übereinstimmung von Hemizellulosen und systematischer Einheit. So sind in folgenden Triben und Subtriben die Hemizellulosen eine allgemeine Erscheinung: *Oryzeae, Phalarideae, Paniceae, Andropogoninae, Stupeae, Phleinae, Aveneae, Poinae.* Verschieden verhalten sich in dieser Beziehung die *Agrostinae.* Alle untersuchten *Agrostis*-Arten führen Hemizellulose, z. T. auch die Vertreter der Gattung *Calamagrostis;* ob hier bei Wintermaterial eine allgemeine Übereinstimmung zu erreichen wäre, ist nicht ausgeschlossen. Alle übrigen Triben haben wieder viel weniger Hemizellulose bei ihren Vertretern aufzuweisen.

Die Speicherung erfolgt sowohl in der Rinde als auch im Mark; in ersterer wenigstens solange, als eben eine Epidermis vorhanden, da mit ihrem Absterben auch die Rinde austrocknet und abgestoßen wird.

Eine kurze Charakteristik der speichernden Zellen ist auch von Interesse. Daß alle Stärkegräser Hemizellulosen besitzen

(wenigstens so weit ich solche untersuchte), wurde schon erwähnt Hand in Hand damit geht eine weitgehende Tüpfelung, die für die Stärkerhizome ganz charakteristisch ist. Allgemein ist auch eine mehr oder weniger isodiametrische Form aller Parenchymzellen. Gewisse Längenunterschiede kommen zwar von der Hypodermis bis hinein zur Endodermis schon vor, wie bereits angeführt; doch hat man allgemein den Eindruck, daß es sich um relativ kurze, oft fast quadratische Zellreihen handelt, die die Rinde bilden (Fig. 102). Ähnliche Verhältnisse trifft man auch im Mark. Anders sind die Zellen der zuckerspeichernden Rhizome gebaut. Hier haben wir es allgemein mit langgestreckten, schmalen Zellen zu tun, die durchwegs ungetüpfelt erscheinen, oder solche doch nur in verschwindender Anzahl aufweisen. Bei allen diesen Angaben handelt es sich nur um ausgewachsene Teile. In der Streckungszone bei den Knoten sind die Zellen meist bedeutend kleiner, ihre Dimensionen sind ganz andere. Die Zuckergräser mit Hemizellulosen verhalten sich wieder verschieden. Meist ist hier eine starke Tüpfelung vorhanden. Die Zellwände scheinen von Zeit zu Zeit mit großen runden Löchern durchzogen, die bei Chlorzinkjodfärbung ungefärbt bleiben. Die Löcher entsprechen immer dahinterliegenden Tüpfeln.

f. Das Durchlüftungssystem.

Nach den Versuchen von Stahl (49, p. 121) und Blackmann (4, zit. 19, p. 401) ist für die Blätter resp. die assimilierenden Organe erwiesen, daß der kutikulare Gaswechsel gegenüber dem stomatären stark zurücktritt. Für Rhizome und Wurzeln sind solche Versuche noch nicht ausgeführt worden, doch müssen hier die Verhältnisse jedenfalls anders liegen, indem bei beiden die Spaltöffnungen fehlen (Wurzeln und manche Rhizome) oder doch viel spärlicher auftreten (wenige Rhizome); zudem ist bei der Wurzel keine Kutikula vorhanden.

Um die nicht stomatäre Durchlüftung nachzuweisen, wurden spaltöffnungsfreie, knotenlose Rhizomstücke auf der einen Seite mit Paraffin verschlossen, mittelst Kautschukpfropf in den oberen Teil eines Chlorkalziumturms gesteckt und auf der anderen Seite die Luft mit der Luftpumpe verdünnt Der in Wasser tauchende, freie obere Teil des Rhizoms entließ dabei einen ziemlich konstanten Strom von Luftblasen, die der Rinde zu entkommen schienen. Der Versuch wurde darauf umgekehrt. Das Wasser wurde aus dem Turm entfernt, das in die Luft ragende Stück in ein Glas Wasser getaucht und die Luft komprimiert; der Versuch gelang völlig, indem kleine Luftbläschen an dem eingetauchten Teile austraten. Die Versuche zeigen, daß bei spaltöffnungsfreien Rhizomen eine kutikulare Atmung stattfindet Die beim Versuche angewendeten Saug- und Druckkräfte sind ja bekanntlich im Rhizome viel höhere; die osmotischen Drucke der Versuchspflanzen *(Triticum repens)* betragen 35—40 Atm. Von Interesse ist auch, daß bei wiederholten Versuchen keine Luftblasen durch die zentrale Markhöhle entwichen. Der Austritt der Luft muß durch die Poren der Außenwände der

Epidermiszellen stattgefunden haben, die bei vielen Gräsern verbreitet sind.

Durchlüftungsräume und -gewebe.

Um eine richtige Durchlüftung zu ermöglichen, ist vor allem die Kontinuität der Lufträume erforderlich. Diese wird dadurch erreicht, daß alle zu durchlüftenden Zellen an Interzellularen stoßen. Sie bilden Hohlräume, die längs den abgerundeten Zellkanten verlaufen Neben den Interzellularen treten noch andere Luftkanäle auf; zuerst sind die zentralen Markkanäle zu erwähnen. Ihnen immer eine Durchlüftungsrolle zuzuschreiben, ist nicht angängig. In der Großzahl der Fälle entsteht ein solcher aus mechanischen Gründen, indem bei mehr oder weniger peripherer Anordnung der mechanischen Elemente und der Leitstränge eine Ausfüllung in der Mitte überflüssig wird; besonders da ja auch immer die Rinde zu Speicherungszwecken herangezogen werden kann und das Verschwinden des Marks nur ein partielles ist. Anders verhält es sich bei den Wassergräsern, die meist eine zentrale Markhöhle besitzen, ohne ringförmige Anordnung der mechanischen Elemente aufzuweisen. Hier ist es die Durchlüftung, die eine zentrale Markhöhle bedingt. Neben ihr sind auch in der Rinde unregelmäßige Luftgänge vorhanden. Dieselben können zeitlebens beibehalten werden, wie es bei vielen Wasserpflanzen, aber auch bei vielen Xerophyten der Fall ist, z. B. *Cynodon dactylon*; oder dann sind sie nur ein Übergangsstadium, indem dann in älteren Teilen die Epidermis abgestoßen wird und die Endodermis ihre Funktion übernimmt. Diese Erscheinung findet sich besonders bei *Calamagrostis*- und *Poa*-Arten. Neben dieser Form der Lufthöhlenbildung in der Rinde findet man noch in vereinzelten Fällen eine Andeutung von Aerenchymbildung. Die einzelnen Zellen sind hier nicht einfach zerrissen, sondern sind völlig intakt, dazwischen treten aber verschieden große und regelmäßige Luftgänge auf. Diese Erscheinung haben wir bei *Glyzeria*- und *Oryza*-Arten (Fig. 68). Die Aerenchymzellen enthalten übrigens keine Luft, sondern feine Plasmaschläuche mit wässerigem Inhalt.

Interzellularen kommen in Mark und Rinde aller Arten vor mit Ausnahme von *Deschampsia (Aera) flexuosa.*

Größere Rindenlufthöhlen treffen wir bei: *Oryza hexandra, Luziola peruviana, Phalaris arundinacea, Panicum repens, P. virgatum, Pennisetum villosum, Cynodon dactylon, Milium effusum, Phleum alpinum, Agrostis canina, Calamagrostis epigeios, C. varia, C. calamagrostis, Avena alpina, Trisetum flavescens, T. spicatum, Arundo phragmites, Aeluropus litoralis, Catabrosa aquatica, Glyzeria aquatica, G. plicata, G. fluitans, Trisetum repens* × *junceum.*

Eine zentrale Markhöhle ist folgenden Arten eigen: *Oryza clandestina, O. hexandra, Luziola peruviana, Hierochloe odorata, Paspalum plicatum, Panicum virgatum, P. repens, Gymnothrix latifolium, Cynodon dactylon, Phleum alpinum, Alopecurus bulbosus, Cinna mexicana, Agrostis alba, Calamagrostis tenella, C. calamagrostis,*

C. neglecta, C. arundinacea, C. villosa, C. varia, Avena elatior, A. alpina, Trisetum flavescens, T. distichophyllum, Arundo phragmites, Melica nutans, Aeluropus litoralis, Poa minor, P. hybrida, P. caesia, P. Cenisia, Catabrosa aquatica, Glyzeria fluitans, G. aquatica, G. plicata, Festuca pulchella, F. myurus, Bromus inermis, Triticum junceum, T. repens × junceum, T. Goiranicum, T. critatum, T. dasyanthum, T. intermedium, Hordeum europaeum, Phyllostachys nigra.

Die Spaltöffnungen.

Über das Vorkommen von Spaltöffnungen an unterirdischen Organen liegen die vergleichenden Untersuchungen von Hohnfeld vor. Er zeigte, daß bei allen von ihm untersuchten Arten mit relativ wenigen Ausnahmen Spaltöffnungen entweder an den Niederblättern oder am Rhizom selbst zu finden sind, oder an beiden zusammen. In meinen Untersuchungen habe ich nur die Achsen auf das Vorkommen hin untersucht und habe von 83 Arten bei 27 mehr oder weniger häufig Spaltöffnungen angetroffen.

Über ihren Bau bei Gräsern besitzen wir verschiedene Arbeiten, so von Pfitzer (34, p. 535), Schwendener (45) und Grob (17, p. 83 ff.). Die Angabe von Hohnfeld (21, p. 16), daß beim Rhizom das Verhältnis der Breite zur Länge der Spaltöffnungen annähernd = 1 sei, habe ich in den wenigsten Fällen bestätigt gefunden, so bei *Stupa calamagrostis, Gymnothrix latifolium, Avena elatior.* Um mich über die Funktionsfähigkeit der unterirdischen Spaltöffnungen orientieren zu können, wurde die von Neger (30, p. 93) vorgeschlagene Jodprobe mit ätherischer Jodlösung vorgenommen. Die nach Bestreichen mit Jodlösung sofort wieder abgeriebene und gereinigte Rinde wies eine getigerte Färbung auf, und Schnitte durch diese schwarzen Flecke zeigten, daß die Jodlösung durch die Spaltöffnung eingetreten war. Diese Methode ist sehr praktisch für Stärkegräser, für Zuckergräser habe ich die Sache auch probiert; eine mikroskopische Untersuchung der gleichbehandelten Rhizome brachte eine Gelbfärbung der plasmatischen Zellbestandteile um die Spaltöffnungen herum. Die Probe wurde bei allen einheimischen Stärkegräsern und bei einigen Zuckergräsern vorgenommen und dabei immer positive Resultate erhalten.

Der anatomische Bau der Spaltöffnungen wurde von Schwendener (45) eingehend beschrieben, Abweichungen von seinen Angaben wurden bei normalen Spaltöffnungen keine nachgewiesen. Ganz allgemein färbt sich bei Flächenschnitten die Spalte mit Sudanglyzerin deutlich rot, ist also verkorkt. Die Schließ- und Nebenzellen sind in vielen Fällen deutlich verkieselt. Die Kutikula, die sonst die ganze Epidermis überdeckt, ist über den Spaltöffnungen nicht vorhanden. Eine Umrahmung derselben mit kutikularisierten Papillen beobachtete ich nur bei *Phyllostachys nigra;* ebenso waren hier die begleitenden Langzellen viel stärker verkieselt, als ihre Umgebung. Bei einigen Kulturen von xerophytischen Pflanzen (*Panicum virgatum, Cynodon dactylon)* in feuchtem Boden trat eine deutliche Verkümmerung der Spaltöffnungen ein.

Bei folgenden Arten meines Untersuchungsmaterials wurden Spaltöffnungen konstatiert: *Andropogon Halepensis, Paspalum plicatum, Panicum virgatum, P. repens, P. undulatifolium, Pennisetum villosum, Gymnothrix latifolium, Cynodon dactylon, Stupa calamagrostis, Phleum nodosum, Agrostis alba, Calamagrostis arundinacea, C. arenaria, Holcus mollis, Avena elatior, Trisetum flavescens, Arundo phragmites, Diplachne serotina, Poa nemoralis, Bromus inermis, Brachypodium pinnatum, B. mucronatum, B. ramosum, Triticum intermedium, T. junceum, Hordeum europaeum, Phyllostachys nigra.*

Die Mehrzahl der angeführten Arten weist ganz normale Spaltöffnungen auf. Ausnahmen hiervon bilden: *Arundo phragmites, Bromus inermis* z. T., *Brachypodium mucronatum.* Von Interesse ist auch, daß die Spaltöffnungen nicht immer von Langzellen eingefaßt, sondern ausnahmsweise von Korkzellen begleitet sind; dies beobachtete ich bei *Trisetum flavescens.* Die Kombinationen sind hier die folgenden: Haare allein (Großzahl der Fälle), Korkzelle + Haar, Kieselzellen allein, Spaltöffnung allein, Spaltöffnung + Korkzelle. Das von Grob (17, Taf. II, Fig. 26) beschriebene Vorkommen von im Stadium der Mutterzelle stehen gebliebener Gebilde ist auch bei Rhizomen in seltenen Fällen zu sehen. Dabei ist der eine Teil, an Stelle der Nebenzelle, verkorkt; die Schließzellen bleiben ungefärbt bei Behandlung mit Sudanglyzerin, sind also verkieselt.

Die Entstehung des Durchlüftungsgewebes kann lysogen und schizogen sein. Schizogen sind alle Interzellularen sowie die größeren Rindenluftkammern und die zentralen Markhöhlen der meisten Arten. Lysogene Entstehung verfolgte ich bei der Bildung von Rinden- und Markhöhlen bei *Arundo phragmites.* Die späteren Hohlräume sind bei dieser Art vorgebildet, indem sie sich von ihrer Umgebung durch starken Hemizellulosengehalt auszeichnen; durch allmähliche Absorption, die auch vor den Wänden nicht halt macht, bilden sich so die Höhlen.

Eine besondere Ausbildung des Marks in den Knoten wurde bei *Arundo phragmites* angetroffen; wir haben hier ausgesprochene Aerenchymbildung, wie sie bei vielen *Juncus*-Arten zu finden ist (Sternzellenbildung).

4. Physiologische Verhältnisse.

a. Standortsverhältnisse der untersuchten Arten.

Artname	Standort	N-freier Reservestoff
	a. Pflanzen feuchter Orte; Wasserpflanzen.	
Oryza clandestina	an Ufern stehender oder langsam fließ. Gewässer	Stärke + Hemicellul.
Oryza hexandra	an Ufern stehender oder langsam fließ. Gewässer	do.

Artname	Standort	N-freier Reservestoff
Luziola peruviana	an Ufern stehender oder langsam fließ. Gewässer	do.
Phalaris arundinacea	in Gräben, nassen Wiesen	Zucker + Hemicellul.
Panicum repens	sandige, feuchte Orte	Stärke + Hemicellul.
Arundo phragmites	an Rändern stehender oder langsam fließ. Gewässer	do.
Catabrosa aquatica	an Quellen, Gräben	Zucker
Glyzeria fluitans	an Quellen, Bächen	Stärke + Hemicellul.
Glyzeria plicata	Gräben, Ufer, Sumpfwiesen	do.
Glyzeria aquatica	an Ufern und Gräben	do.
	b. Wälder.	
Panicum undulatifolium	feuchte, humose Orte in Wäldern	Zucker + Hemicellul.
Milium effusum	schattige Wälder und Gebüsche	do.
Cinna mexicana	feuchte Wälder	Zucker
Calamagrostis arundinacea	feuchte Stellen in schattigen Wäldern	do. + Hemicellul.
Calamagrostis epigeios	trockene Wälder	Zucker + Hemicellul.
Calamagrostis villosa	Bergwälder	Zucker
Holcus mollis	feuchte, schattige Wälder	Zucker + Hemicellul.
Aera flexuosa	trockene Wälder und Gebüsche	do.
Melica uniflora	schattige, humose Misch- und Laubwälder	do.
Melica nutans	schattige und lichte Laubwälder	Zucker
Poa nemoralis	Wälder, Gebüsche	Zucker + Hemicellul.
Poa hybrida	feuchte Wälder	do.
Triticum Goiranicum	trockene Gebüsche im südöstl. Gebiet	Zucker
Hordeum europaeum	schattige Wälder	Zucker + Hemicellul.
	c. Wiesen.	
Hierochloe odorata	trockene, mäßig feuchte Wiesen	Zucker
Alopecurus bulbosus	feuchte, salzreiche Wiesen	do.
Alopecurus alpinus	trockene Wiesen	Zucker
Phleum alpinum	Wiesen der Alpenregion	Zucker + Hemicellul.
Agrostis canina	Moorwiesen	do.
Calamagrostis calamagrostis	Wiesenmoore	Zucker
Calamagrostis neglecta	Heidenmoore	do.
Avena elatior	Wiesen, grasige Wegränder	Zucker + Hemicellul.
Avena alpina	sonnige Magermatten	do.
Avena pubescens	mäßig feuchte Wiesen	do.
Trisetum flavescens	fruchtbare Wiesen	do.
Poa pratensis	trockene Wiesen	do.
Briza media	trockene Wiesen	Zucker
Festuca rubra fallax	Wiesen	do.
Festuca rubra genuina	Wiesen	do.
Bromus inermis	Hügel, trockene Wiesen	do.
	d. Felsen, Geröll etc.	
Calamagrostis tenella	steinige Abhänge der subalpinen Region	Zucker + Hemicellul.
Calamagrostis varia	grasige Abhänge	Zucker
Trisetum spicatum	an Felsen der alpinen Region	Zucker + Hemicellul.
Trisetum distichophyllnm	Geröll, Kies der Gebirgsbäche	do.
Sesleria coerulea	trockene Hügel und Felsen	Stärke + Hemicellul.

Artname	Standort	N-freier Reservestoff
Melica ciliata	sonnige Felsen	Zucker + Hemicellul.
Poa minor	Felsritzen, Schieferschutt	do.
Poa caesia	Felsen, trockene Abhänge	do.
Poa Cenisia	Gesteinschutt	do.
Festuca pulchella	Felsen, trockene Abhänge, Bachalluivonen	Zucker
	e. Trockene Standorte, Steppen, Dünen, Savannen.	
Lygeum spartum	Steppen	Zucker + Hemicellul.
Andropogon Halepensis	sonnige, trockene Hügel	Stärke + Hemicellul.
Andropogon gryllus	trockene Hügel, Sandfelder	Zucker
Paspalum Michauxianum	Campos	Stärke + Hemicellul.
Paspalum plicatum	Campos	Zucker
Panicum virgatum	Savannen	Stärke + Hemicellul.
Pennisetum villosum	sandige, trockene Orte	do.
Gymnothrix latifolium	Campos	do.
Cynodon dactylon	sonnige Abhänge, Dünen	do.
Stupa calamagrostis	sonnige, steinige Abhänge, Flußkies	do.
Phleum pratense nodosum	trockene Orte in Kieferwäldern	Zucker
Sporobolus arenarius	am Strand, auf Dünensand	Stärke + Hemicellul.
Calamagrostis arenaria	auf Dünen, Sandstrand	Zucker
Diplachne serotina	steinige, sonnige Hügel	Stärke + Hemicellul.
Aeluropus litoralis	sandige Stellen am Strande	do.
Poa compressa	sonnige, steinige Hügel, Wegränder	Zucker + Hemicellul.
Festuca myurus	sandige, steinige Hügel	Zucker
Bromus erectus	sandige, trockene Stellen	do.
Brachypodium pinnatum	trockene, sonnige Magermatten	Stärke + Hemicellul.
Brachypodium ramosum	trockene, felsige Orte	do.
Brachypodium mucronatum	trockene, felsige Orte	do.
Triticum repens majus	sandige Flußufer	Zucker
Triticum repens glaucum	steinige, sandige Flußufer	do.
Triticum repens litorale	auf Dünen	do.
Triticum intermedium	steinige Wegränder und Abhänge	do.
Triticum junceum	sandiger Meeresstrand	do.
Triticum repens × junceum	sandiger Meeresstrand	do.
Triticum cristatum	sonnige Plätze auf Sandboden	do.
Triticum dasyanthum	Steppen	do.

Die Standortsangaben entstammen meist den Floren von Ascherson und Gräbner (3) und Schinz und Keller (41).

b. **Das Hautgewebe.**

Es existieren zwei neuere Arbeiten über die Epidermis der Gräser. Beide beschäftigen sich in mehr oder weniger ausgedehnter Weise mit den Beziehungen von Struktur zu Standort und Klima.

Güntz (18, p. 14 u. 22) erwähnte, daß die Verdickung der Epidermiszellen mit dem Standort in Zusammenhang stehe, daß Blätter mit Zwergzellen meist eine gewellte Epidermis besitzen und daß zwischen Klima, Standort und Zwergzellen einerseits und Klima,

Standort und Wellung anderseits keine Beziehung herrsche. Große Turgorschwankungen werden durch stark verdickte Zellen ausgeglichen, u. u. Grob (17, p. 16) fand, daß die Gräser der tropischen und subtropischen Zone mehr Kieselzellen, besonders auch viel charakteristische Formen (Kreuz-, Hantel-, Sattel- und Reiszellen) besitzen. Die Gräser der kälteren Zone haben meist elliptische, rundliche und viereckige Kieselzellen. Ebenso führen nach Grob (19, p. 66) unsere Wald- und Wiesengräser regelmäßige Kieselzellen und zwar in variabler Menge. Als kieselzellfrei werden *Hierochloe alpina, Festuca thalassiaca, Philippsia, Trisetum, Colpodium, Mibora, Chaeturus, Coleanthus* angeführt. Der Feuchtigkeit des Standorts wird kein besonderer Einfluß auf die relative Häufigkeit der Kieselkörper der Epidermis zugesprochen; beweisend für ihn sind die auf sumpfigem und trockenem Substrat lebenden Oryzeen, die alle reichlich Kieselsäure besitzen. Winkelhaare und Polsterhaare fehlen den Gräsern der nördlichen Gebiete fast völlig.

Die Güntzschen Resultate (18, p. 67) sind teilweise zutreffend, doch sind sie vielfach durch die eingehenden Untersuchungen Grobs (18) überholt. Seine Resultate, die uns hier besonders interessieren, sind sehr merkwürdig, scheinen aber nur so nebenbei gewonnen. Die Bedeutung seiner Arbeit liegt besonders auf anatomischem Gebiete. Vor allem vermißt man einen Erklärungsversuch für das Vorkommen von Kork- und Kieselzellen. Grob (17, p. 87) gibt an, daß im Blatte die Kieselzellen überwiegen; im Rhizom ist das Vorwiegen der Korkzellen eine allgemeine Tatsache. Die Kieselzellen im Rhizom sind auch viel weniger mannigfaltig gebaut. Wenn auch in meinem Material die meisten von Grob (17, p. 65) beschriebenen Zellformen zu finden waren, so treten sie sowohl qualitativ als auch quantitativ gegen die Korkzellen stark zurück. Oft sind vielerlei Korkzellen in den verschiedensten, zwar meist kleinen Variationen nebeneinander vorhanden.

Stahl (51, p. 72) will die Kieselsäureablagerungen im Blatte als Anpassungserscheinung gegen Tierfraß auffassen; für das Rhizom würde diese Hypothese schon im Voraus nicht zutreffen. In neuester Zeit unterzog Heikertinger (20) diese natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß einer Kritik und kam dabei zu dem Schlusse, daß dieser Anpassung jedenfalls eine viel zu große Bedeutung bis jetzt zugesprochen wurde, indem sie meist ganz illusorisch wirkt.

Auch die Pfitzersche Hypothese (34, p. 556), daß alle Kurzzellen als stehen gebliebene Spaltöffnungsmutterzellen aufzufassen seien, kann, wenn auch richtig, nicht befriedigen; denn sofort drängt sich die Frage auf, warum haben wir hier Kieselzellen, dort aber Korkzellen?

Die Beobachtung, daß im Blatte mehr Kiesel- als Korkzellen vorhanden sind, daß aber im Rhizom das umgekehrte Verhältnis herrscht, könnte hier ev. zur Lösung beitragen. Durch Vergleich der Epidermis von Blatt, Stengel, Niederblatt und ev. auch der Wurzel sollte es möglich sein, diesbezügliche Übergänge zu eruieren. Ob die Wurzelepidermis, die ja entwicklungsgeschichtlich zur Rinde

gehört, als Endglied dieser Rinde aufzufassen ist, scheint mir nicht absolut zu verneinen. Einige Vergleichsschnitte zeigten, daß auch hier kurzzellähnliche Gebilde vorkommen, z. B. bei *Arundo phragmites*, neben den meist vorhandenen Wurzelhaaren, die nach der Pfitzerschen Hypothese (34, p. 556) auch hierher zu rechnen sind.

Es wurden die entsprechenden Epidermispräparate von *Arundo phragmites*, *Panicum virgatum*, *Phyllostachys nigra* miteinander verglichen und dabei ganz allgemein konstatiert, daß im Blatt die Kieselzellen die Korkzellen an Größe und Menge übertreffen und daß sich dieses Verhältnis bei den reinen Kurzzellreihen oft ausgleicht. Beim Halm sieht man eine Abnahme der Kieselzellen und der Kurzzellen überhaupt, die im Rhizom ein Maximum erreicht, um nur in der Wurzel übertroffen zu werden, bei der neben den Wurzelhaaren nur ganz vereinzelte kurzzellähnliche Gebilde zu treffen sind.

Güntz (18, p. 24) will die Wellung der Langzellen in den Blättern mit der Größe der Pflanze in Zusammenhang bringen, indem große Pflanzen, die weit über die Erdoberfläche herausragen, große Zugkräfte in den Blattzellen bedingen, denen die Pflanze durch Wellung ihrer Epidermiszellwände entgegenwirkt. Die von dem Autor ausgewählten 10 Pflanzen, mit denen er die Größe der Wellung erkennen will, sind sicherlich zu wenig, um eine solche Hypothese zu beweisen, die ja an und für sich ganz annehmbar scheint. Die Blattstruktur der untersuchten Gräser habe ich durch Stichproben geprüft, sie zeigten in Wellung, Kurzzellen etc. Übereinstimmung mit denen der Rhizome unter Berücksichtigung der allgemeinen, dem Organ eigentümlichen Epidermisunterschiede, sodaß ich geneigt bin, hier zu generalisieren, wenigstens was die Form anbetrifft. Ein Vergleich von *Arundo phragmites* und *Phalaris arundinacea* drängt, der Sache weiter nachzuforschen. Beide Gräser können ansehnliche Größe erreichen und gehören jedenfalls zu den größten einheimischen Arten. *Arundo phragmites* besitzt nun starkgewellte Langzellen und viele Kurzzellen. *Phalaris arundinacea* fast gar keine Kurzzellen und nur die bei der Epidermis beschriebenen Knötchen, in der Regel in den Langzellen, von Wellung ist hier also keine Rede.

In der folgenden Übersicht habe ich meine Gräser gruppiert nach Wellung und Häufigkeit an Kurzzellen etc. unter jeweiliger Beifügung der in den Floren (3 und 41) gefundenen Größenverhältnisse des Grases in Zentimetern.

A. Langzellen stark gewellt, mit zahlreichen Kurzzellen

Oryza clandestina 50—100	*Panicum undulatifolium* ± 30
Oryza hexandra	*Pennisetum villosum* 30—60
Lygeum spartum	*Gymnothrix latifolium* 200—400
Luziola peruviana	*Cynodon dactylon* 10—30
Paspalum plicatum	*Stupa calamagrostis* 30—90
Paspalum Michauxianum	*Alopecurus bulbosus* ± 50

Sporobolus arenarius
Holcus mollis 30—70
Avena filifolia 30—80
Avena alpina 30—100
Trisetum flavescens 30—80
Trisetum distichophyllum 10—20
Arundo phragmites 100—400
Melica uniflora 30—60
Melica ciliata 40—70
Aeluropus litoralis ± 20
Poa minor 5—30
Poa nemoralis 20—80
Poa compressa 20—45
Poa pratensis 30—90
Bromus inermis 30—140
Brachypodium ramosum
Brachypodium mucronatum
Triticum repens majus 20—150
Triticum repens glaucum 30—70
Triticum eurepens litorale
Triticum junceum 30—60
Triticum repens × *junceum* 30-60
Phyllostachys nigra 200—400
Hordeum europaeum 60—120

B. Langzellen schwach oder gar nicht gewellt; Kurzzellen vorhanden.

Andropogon Halepensis 60—100
Andropogon gryllus 50—100
Panicum virgatum 50—70
Panicum repens 20—60
Milium effusum 70—100
Agrostis alba 30—100
Calamagrostis arenaria 60—90
Calamagrostis neglecta 30—100
Poa Cenisia 20—40
Poa caesia 20—40
Poa hybrida 20—120
Glyzeria aquatica 90—200
Glyzeria fluitans 40—120
Glyzeria plicata 40—60
Festuca rubra genuina 20—100
Bromus inermis 30—140
Phleum nodosum ± 40
Avena pubescens 30—120
Avena elatior vulgaris 30—180
Brachypodium pinnatum 60—120
Triticum intermedium 30—60
Triticum cristatum

C. Keine oder wenige Kurzzellen, Langzellen nicht gewellt; höchstens mit einzelnen Knötchen versehen.

Phalaris arundinacea 50—300
Hierochloe odorata 20—60
Cinna mexicana
Agrostis canina 20—40
Calamagrostis tenella 50
Calamagrostis calamagrostis 60—150
Calamagrostis epigeios 70—150
Calamagrostis varia 120
Calamagrostis arundinacea 100—150
Calamagrostis pseudophragmites 80—150
Calamagrostis villosa 60—120
Trisetum spicatum 10—20
Alopecurus alpinus 10—30
Phleum pratensis alpinum 20—50
Aera flexuosa 30—70
Diplachne serotina 50—80
Briza media 30—100
Sesleria coerulea 10—45
Festuca rubra fallax 20—100
Festuca pulchella 20—50
Festuca myurus 20—50
Catabrosa aquatica 10—50
Melica nutans 30—60
Bromus erectus 30—90
Triticum dasyanthum

Die Zusammenstellung zeigt, daß die Verhältnisse der Zellwellung nicht so einfach liegen dürften; jedenfalls nur auf die Größe abzustellen, ist ganz unrichtig. Teilweise scheinen wieder systematische Beziehungen mitzuwirken. Die Anpassung an ein bestimmtes Milieu ist auch nicht allein maßgebend, indem sonst

doch zu verschiedenartige Typen zusammengestellt werden müßten, wie alle drei Reihen zur Genüge beweisen.

Die Längen der Langzellen bei einigen beliebig gewählten Gräsern zeigten so große Differenzen, daß eine genauere Untersuchung dieses Punktes mir von Interesse schien. Um einen ev. Einfluß des Bodens festzustellen, denn auf diesen lief die Sache heraus, wurden einige vergleichende Kulturversuche unternommen.

Als Versuchsfeld dienten mir vier nebeneinander liegende Parzellen im Versuchsfeld Adlisberg der Eidgen. forstlichen Zentralanstalt. Die Grundstücke waren 50—80 cm mit Erde gefüllt. Die Provenienz der Erden war folgende: zäher Jurakalkboden von Baden, reiner Sandboden aus dem Glattal bei Schwamendingen, Humus vom Oerlikerried, Ton aus dem anstehenden Moränenboden des Zürichbergs.

Als Versuchsarten dienten: *Triticum repens majus*, *Cynodon dactylon*, *Pennisetum villosum*, *Glyzeria aquatica*, *Phalaris arundinacea*, *Hierochloe odorata*. *Triticum* wurde in Töpfen aus Samen gezogen und sobald als möglich in die Versuchsparzellen versetzt. *Cynodon* stammte aus Stecklingen, die alle von einer Pflanze genommen waren. Je 1—2 Internodien von Pflanzen, die aus ihrem natürlichen Standort bei Basel geholt waren, wurden verpflanzt. Das Gleiche geschah mit den übrigen Pflanzen. Individuelle Schwankungen sollten so nach Möglichkeit vermieden werden. Sämtliche Arten waren, mit Ausnahme von *Pennisetum*, zwei Vegetationsperioden in Beobachtung; letzteres nicht, weil eine Überwinterung im Freien unmöglich gewesen wäre. Der Faktor Klima war für alle der gleiche, indem alle vier Beete nebeneinander lagen, ohne durch Besonnung etwelche Differenz aufzuweisen.

Über die Größe von Organen und ihre Zellen liegen einige wenige Arbeiten vor. Sachs (39, p. 70) war hierüber der Ansicht, daß hier keine Proportionalität bestehe. Amelung (2, p. 207 ff.) gelangte auf Grund von 1200 Messungen zu folgenden Schlußfolgerungen: Homologe Organe derselben oder verschiedener Pflanzen bestehen aus nahezu gleichgroßen Zellen, auch wenn die Organe sehr verschiedene Zellen haben. Sierp (47, p. 123) endlich kommt zu folgendem Resultate: Die Zellgröße bei ein und derselben Pflanze ist konstant, regelmäßige Schwankungen kommen vor, die mittlere Zellgröße ist nur durch viele Messungen erlangbar. Äußere Ursachen haben auf die Zellgröße einen großen Einfluß, trotzdem ist für die Zellgröße eines Gewebes einer Spezies ein Mittelwert charakteristisch und erblich festgelegt. Existiert ein Unterschied in der Größe der Pflanze bezw. ihrer Organe, so kann er auf einer entsprechenden Reduktion der Zellgröße, auf gleichzeitiger Reduktion der Zellgröße und Zellenzahl oder sogar auf einer Verminderung der Zellenzahl und einer entsprechenden Vergrößerung der Zellen beruhen. Die Sachssche (39, p. 70) Ansicht war auf Grund von Abstraktionen gewonnen, die Amelungschen (2, p. 207 ff.) Angaben werden durch die neueren Untersuchungen von Sierp (47, p. 123) teils widerlegt; jedenfalls aber stark erweitert. Für unseren Fall zeigen sie, daß die äußeren Faktoren von Bedeutung sind.

Am Beginn meiner Messungen wurden beliebige Internodien aus verschiedenen Böden genommen und davon je 60 Langzellen gemessen; dabei wurden oft schöne Übereinstimmungen erhalten, indem die Summe von je 30 Messungen beinahe gleich war. Die ersten Resultate für *Triticum* waren folgende:

Sand 159.42 μ	Ton 281.97 μ
Jurakalk 179.20 μ	Humus 342.72 μ

Dabei waren auch die verschiedenen Entwicklungslängen der Internodien aufgefallen, somit war leicht denkbar, daß zwischen Internodiumlänge und Langzellen ein Verhältnis bestehen werde. Um diese Fehlerquelle zu eliminieren, wurde das ganze mir zur Verfügung stehende Material mit dem Millimetermaßstab gemessen, das Resultat von je 200 Messungen war folgendes: Durchschnittliche Internodienlänge

Kalk 2.5 cm	Sand 2.741 cm
Ton 2.68 cm	Humus 3.465 cm

Eine Proportionalität mit dem ersten Messungsresultat war nicht vorhanden, das von Sachs (39, p. 70) aufgestellte Postulat schien sich also zu bewahrheiten. Die folgenden Messungen sollen nun zeigen, was für Zahlen sich ergeben, wenn man ein aus 200 Messungen berechnetes Durchschnittsinternodium zu Grunde legt.

Sand 167.54 μ	Ton 207.70 μ
Kalk 198.08 μ	Humus 242.91 μ

Die erhaltenen Werte zeigten eine große Annäherung, die Variationen in der Größe sind aber immer noch in der gleichen Richtung. Warum aber diese Annäherung? Meine Messungen ergaben für alle Böden und Pflanzen, daß die Ausläufer mit je 2—4 kurzen Internodien ihren Anfang nehmen; darauf tritt eine starke Streckung ein, die oft von einem Knoten zum andern eine Differenz von 1 cm betragen kann, und nachher tritt eine allmähliche Längenabnahme bis gegen die Spitze hin ein. Verschiedene Male wurden auch Rhizome angetroffen, bei denen zwei Maxima vorhanden waren und dazwischen eine Verkürzung, die durch äußere Einflüsse, wie Steine etc., im Boden zu erklären ist. Die Durchschnittsinternodien waren also alle aus der Wachstumszone genommen, wo noch nicht die größte Internodienlänge erreicht war.

Als letzte Messungsreihe wählte ich nun je gleichgroße, 4 cm lange Internodien, weil es sich zeigte, daß diese Länge nur selten überschritten wird. Die Maximallänge betrug 7,6 cm im Humus.

Sand 174.415 μ	Ton 243.125 μ
Kalk 214.257 μ	Humus 311.00 μ

In analoger Weise wurden hierauf Messungen mit *Cynodon* ausgeführt. Die beliebig gewählten Internodien ergaben folgende Werte:

Sand 38.575 μ	Ton 81.025 μ
Kalk 55.450 μ	Humus 76.00 μ

Die durchschnittliche Internodienlänge wurde hier nicht mehr bestimmt, da ich keine 200 Internodien zur Verfügung hatte und eine kleinere Anzahl für diesen Zweck nicht geeignet gewesen wäre, besonders da *Triticum* gezeigt hatte, daß diese Zahl ohne Belang sei Es wurden Internodien von 3 cm Länge gewählt. Die Resultate waren ähnliche:

Sand 56.325 μ	Ton 84.707 μ
Kalk 59.582 μ	Humus 106.33 μ

Die Resultate stimmen dem Sinne nach nicht ganz mit dem ersteren überein, dafür mit dem Resultat, wie es bei *Triticum* zu Tage trat. Das Ergebnis von Humus in der ersten Messung fasse ich als Zahl eines kleinen Internodiums auf, das noch in Streckung begriffen war; für Ton scheinen in beiden Fällen ausgewachsene Internodien gewählt worden zu sein.

In ganz ähnlicher Weise verhielt sich *Phalaris arundinacea* (beliebig gewählte Internodien):

Sand 291.93 μ	Ton 358.752 μ
Kalk 378. 954 μ	Humus 416.031 μ

Kalk und Ton haben ihre Rolle gewechselt, der Einfluß ist hier umgekehrt. Bei 1.5 cm langen Internodien ergaben sich folgende Werte:

Kalk 386.6 μ	Sand 444.6 μ
Ton 441.2 μ	Humus 556.33 μ

Pennisetum villosum ergab bei der ersten beliebigen Messung:

Kalk 57.30 μ	Humus 62.81 μ
Ton 95.20 μ	Sand 110.46 μ

Ausgewählte Internodien von 3 cm Länge änderten in gewisser Beziehung die Reihenfolge der Böden:

Humus 142.165 μ	Kalk 302.665 μ
Ton 180.625 μ	Sand 310.415 μ

Die Zahlen zeigen, daß bei den Gräsern verschiedene Faktoren bestimmend sind. Ich bin davon ausgegangen, daß das längste Internodium dort vorkommt, wo das Gras am besten gedeiht. Anderseits wäre aber auch die Erklärung möglich, daß, je schlechter ein Medium einem Gras zusagt, um so eher es andere Bedingungen zu erreichen sucht. Dies ist ihm möglich durch kräftige Rhizombildung (bewirkt durch maximale Streckung der Zellen), die der Pflanze neues Terrain, also auch neues Nährsubstrat verschafft. Dabei ist es dann ganz dem Zufall überlassen, ob besseres Terrain wirklich erreicht wird. Gegen letztere Erklärung sprechen aber die Beobachtungen an meinen Kulturen. Das Humusbeet präsentierte sich immer am besten. Alle Pflanzen waren schön entwickelt, mit Ausnahme von *Pennisetum*, das eher schwächlich aussah. Ebenso gelang es mir gar nicht, gewisse Pflanzen überhaupt zu ziehen *Hierochloe odorata* ist mir bei zweijährigen Versuchen im Kalkboden immer eingegangen, die Stecklinge sind immer bald verdorrt *Gly-*

xeria verhielt sich ganz analog, es konnte nur auf Sand- und Humusboden davon gebracht werden; die Zellmessungen wurden bei beiden Arten daher unterlassen. Ich vermute daher, daß *Triticum*, *Cynodon* und *Phalaris* auf Humus ihre beste Existenz finden und daß in absteigender Reihenfolge die einzelnen anderen Böden können, wie sie die Zahlen ergaben. *Pennisetum* als ausgesprochenes Sand- und Steppengras liebt den Sand und findet dort seine besten Bedingungen; ob dabei auch die Erblichkeit eine gewisse Nachwirkung auszuüben vermag, ist nicht ausgeschlossen. Da alle Gräser in so prompter Weise auf die Bodenunterlage reagierten, so muß der Standort der maßgebende Faktor gewesen sein, da das Klima das gleiche war.

Im anatomischen Teil wurden die Gräser nach dem Bilde der Epidermiszellen in vier Typen eingeteilt. Die Beispiele der einzelnen Typen sind nun aber in ihren Standortsbedingungen etc. so verschieden, daß es eben unmöglich ist, hier etwas Gemeinsames herauszubekommen. In jeder Gruppe kommen Hygrophyten und Xerophyten vor, die wieder durch zahlreiche Mesophyten unter sich verbunden sind. An die physiologische Trockenheit des Torfbodens zu denken, ist für unseren Fall nicht angängig, weil alle Hygrophyten gar keine Moorgräser sind, sondern Gräser stehender und fließender Gewässer, wo diese Erklärungsweise unmöglich ist. Es sind so Konvergenzen in der Epidermisausbildung geschaffen, die ganz überraschend sind. So sind z. B. *Oryza clandestina* und *Cynodon dactylon* in ihrem Hautgewebe, auf dem Querschnitt betrachtet, sehr ähnlich, wenn man die Form der Kurzzellen nicht in Betracht zieht, und doch stellen die beiden Gräser fast Extreme dar. *Oryza* muß seine Gewebe vor Wassereintritt, d. h. überhaupt sein Luftgewebe schützen. *Cynodon* bildet ein Hautgewebe in ganz analoger Weise aus, um Transpirationsschutz zu erreichen. Es hat aber auch Spaltöffnungen und Poren, beides Gebilde, die *Oryza* völlig abgehen müssen. Ähnliche Fälle ließen sich noch mehrere aufführen, sie zeigen nur, daß in der Natur die verschiedenen Bedürfnisse durch anatomisch gleiche Strukturen befriedigt werden können.

Der bei der Langzellwellung aufgestellte Typus C ist auch noch unter diesem Gesichtspunkt zu betrachten. Es wurde bereits auf die Häufigkeit der Kegelzellen in diesem Typus hingewiesen, die sich mit den Duval-Jouveschen Gebilden (9, p. 227) vergleichen lassen Von letzteren wird z. B. von Westermaier (57, p. 65) angenommen, daß sie vorhanden sind, um ein allzu starkes Kollabieren der wasserführenden Epidermiszellen zu vermeiden, und um so die Turgorschwankungen, die bei der Transpiration geschaffen werden, stets wirksam aufzunehmen. Eine gleiche Rolle schreibe ich diesen Gebilden bei den Gräsern zu. Ihr anatomisches Bild ist ja etwas anderes; hier haben wir es mit engen, knopfartigen Aufwölbungen der Epidermis zu tun; bei den Cyperaceen hingegen mit kegelförmigen Aufsätzen über Bastzellen. Ihr Vorkommen beschränkt sich nur auf kurzzellarme oder kurzzellfreie Epidermen; die hier aufgeführten Beispiele sind besonders Gräser

feuchter Standorte, die aber auch zeitweise der Trockenheit ausgesetzt sein können, ich erinnere nur an die *Calamagrostis*-Arten, an *Phalaris*, an *Hierochloe* u. a. m. Anders verhalten sich die Festucaceen, hier ist die Kurzzellarmut mehr systematischer Charakter, Kegelzellen wurden hier auch keine beobachtet.

Die Verbindung der einzelnen so durch Kurzzellen unterbrochenen Wassergewebe findet dann durch zahlreiche Poren statt. Die Funktion der Poren ist also eine doppelte. Teils dienen sie zur Kommunikation von durch Kurzzellen unterbrochenen Langzellzügen, teils als Aufnahmeöffnungen bei der Durchlüftung, teils für den Wasseraustritt bei der Transpiration.

Ist diese Funktion richtig erkannt, so ist der logische Schluß, daß die Kurzzellen vorhanden sind, um ganz allgemein dieses Kollabieren zu unterdrücken und die Wasserbahnen in der Epidermis offen zu halten. Werden aber viele Kurzzellen eingeschaltet, so sind die Langzellen aus begreiflichen Gründen entsprechend kürzer. Das trifft in der Tat auch zu. Ausgeführte Messungen an beliebig gewählten Zucker- und Stärkegräsern ergaben, daß die Langzellen bei Stärkegräsern mit ganz wenigen Ausnahmen *(Glyzeria aquatica, Pennisetum villosum)* zwischen 40—150 μ schwanken (10 untersuchte Arten). Die Größe der Langzellen von 24 Zuckergräsern bewegt sich in der Großzahl der Fälle zwischen 150 - 500 μ. Hier kamen auch mehrere Ausnahmen vor, die sich aber wieder durch den Standort der Pflanzen erklären lassen, wie *Avena filifolia, Triticum repens glaucum.* Auf die Angabe der genauen Resultate verzichte ich, weil nicht alle Zahlen sich auf Durchschnittsinternodien beziehen und daher nicht absolut miteinander vergleichbar sind.

Bei einigen Pflanzen würde demnach eine gewöhnliche aus Lang- und Kurzzellen bestehende Epidermis genügen; bei anderen Arten wäre eine starke Verdickung der Lang- und Kurzzellen nötig, und die vier aufgestellten Klassen sind unter diesem Gesichtspunkt zu betrachten. Anders die Gruppe mit $\pm$ wenigen Kurzzellen (C). Hier genügen die kleinen Kegelzellen, um ein totales Kollabieren zu vermeiden, und wieder in anderen Fällen kann die Pflanze auch dieser entbehren. Als Erklärung sind hier teils Standortsbedingungen anzugeben, teils verschiedene individuelle Turgorverhältnisse, die diesen Arten ihr Dasein ermöglichen. Für unsere Gruppe C würde eine solche Erklärung passen, indem ja teils Hygrophyten, teils aber auch besondere Waldgräser dazugehören, alles Formen, die, einige Ausnahmen abgesehen, nicht so an Wassermangel zu leiden haben.

Die Wellung und Verzahnung der Epidermen in den Gruppen A und B wären, unter diesem Gesichtspunkt aufgefaßt, nicht als Widerstände gegen die mechanische Wirkung des Windes, sondern als Widerstände gegen das Zusammenfallen der Zellen zu erklären. Es liegt ja auf der Hand, daß solche durch Wellung vielfach verzackte Wände größere Reibung, also auch größeren Zusammenhang besitzen, als bloß aneinandergelegte Zellwände, deren Berührungsfläche ja bedeutend kleiner ist.

Wie verhalten sich nun die Gräser in Bezug auf ihren osmotischen Druck?

Allgemein ist zu sagen, daß die reinen Zuckergräser höhere osmotische Drucke aufweisen werden, als die Zuckergräser mit Hemizellulosen und die Stärkegräser.

Zu Gruppe C gehören aber, mit zwei Ausnahmen, nur Zuckergräser *(Sesleria* und *Diplachne)* [1]. Die ganz ungeschützten Festucaceen sind reine Zuckergräser. Die Gräser mit Kegelzellen haben zum Teil Hemizellulosen neben Zucker, die physiologische Erklärung scheint mir zutreffend.

Von den 36 Arten der Gruppe A sind ein Drittel Stärkegräser; von den 22 Gräsern der Gruppe B sind 7 Stärkegräser. Beizufügen ist noch, daß Zucker + Hemizellulosen als Reservestoff besonders in Gruppe A und B zu treffen ist. Fünf Stärkegräser der Gruppe B zeigen noch gewisse Eigentümlichkeiten. Zuerst *Panicum virgatum* und *Andropogon Halepensis,* sie sind charakterisiert als Gräser, bei denen allgemein oder doch überwiegend eine Mehrzahl von Korkkurzzellen hintereinander vorkommen und durch relativ kurze Langzellen (*Andropogon* 64.25 μ, *Panicum* 52.16 μ). *Glyzeria plicata* ist die einzige Art, bei der reine Kurzzellreihen gefunden wurden, und alle drei *Glyzeria*-Arten sind durch relativ reichliche Kurzzellbildung ausgezeichnet. Andere Beziehungen mögen ja auch noch nebenher mitwirken, aber jedenfalls besteht zwischen Transpirationsschutz, Kurzzellhäufigkeit, Wellung und osmotischem Druck eine bestimmte Relation.

Die chemische Beschaffenheit der Langzellmembran und der Standort sind ohne Zusammenhang. Die Vertreter mit Zellulose-Membran gehören allen Formationen an, ganz gleich verhalten sich die verkorkten, verholzten und die gemischten Wände. Es müssen hier individuelle Bedürfnisse befriedigt werden, deren Bedingungen vorderhand noch nicht definierbar sind.

Etwas klarer liegen die Verhältnisse bei der Ausbildung der Hypodermis. Die Gräser, bei denen ich eine solche nachweisen konnte, lassen sich in zwei Gruppen trennen. Die einen sind alles Hygrophyten, hier funktioniert die Hypodermis jedenfalls nur als bloße mechanische Verstärkung der oft sehr zarten Rinde (z. B. *Luziola, Oryza, Arundo).* Anders Gruppe 2; hier finden wir ausgesprochene Xerophyten, wie *Cynodon, Sporobolus* und *Diplachne,* neben Fels- und Schuttgräsern wie *Sesleria, Trisetum distichophyllum.* Beide der Hypodermis zugeschriebene Funktionen müssen hier wirksam gedacht werden. Ich erinnere auch an die deutliche Längsstreckung der Hypodermiszellen, die auf Leitung in bestimmter Richtung hindeutet. Standort und Klima sind die beiden herrschenden Faktoren, die diese Verstärkung des Hautgewebes bedingt haben.

---

[1]) Die beiden Ausnahmen, *Diplachne serotina* und *Sesleria coerulea* zeigen dafür aber eine andere Anpassung. Beide Rhizome haben oft sehr genäherte Internodien, so daß die Niederblätter sich dachziegelartig überdecken. Durch das so geschaffene Luftkissen wird sicherlich auch ein großer Schutz gewährleistet, der die sonst gegenüber den anderen Arten verminderte Resistenz etwas ausgleicht. Eine gleiche Einrichtung besitzt auch *Lygeum spartum,* das aber sonst zu Gruppe A gehört.

Die spärlich vorkommenden Haare scheinen ohne größere physiologische Bedeutung zu sein. Nur ist ihnen eine bestimmte mechanische Wirksamkeit als Schubhaare zuzuschreiben, wenn sie deutlich alle in einer Richtung gestreckt sind, wie es bei *Trisetum flavescens* und *Milium effusum* der Fall ist. Bei den wenigen anderen Arten sind die Haare mehr als rudimentäre Gebilde aufzufassen, die eben auch an unterirdischen Achsenorganen vorkommen können.

c. Das mechanische System.

Schwendener (43, p. 128 ff.) hat über Standort und Rhizomstruktur Untersuchungen veröffentlicht, indem er Pflanzen aus bestimmten Standorten auswählte und deren Charaktere beschrieb. Die untersuchten Arten sind fast alles Cyperaceen. Die Charaktere betreffen teils die Ausbildungen des mechanischen Systems, teils als dessen Ursache das ± Vorhandensein von Lufthöhlen und Interzellularen in der Rinde.

Das Hauptergebnis der im ersten Teile enthaltenen Zusammenstellung der anatomischen Verhältnisse ist, daß sich in der Großzahl der Fälle der Reservestoff (Zucker und Stärke) aus der Struktur bestimmen läßt.

Wir beobachten nämlich, daß sämtliche Beispiele der Typen I—VII und XVIII Stärkegräser sind, die Arten der anderen Typen speichern inulinartige Kohlenhydrate. Zwischen reinem Zuckergras und hemizellulosehaltigem Zuckergras gelang es mir nicht, durchgreifende Unterschiede herauszufinden. Doch kommen einige wenige Ausnahmen vor. Zuerst betrifft es die drei untersuchten *Brachypodium*-Arten *(B. pinnatum, B. mucronatum, B. ramosum)*, die ihrer Struktur nach den Zuckergräsern näherstehen als den Stärkegräsern. Der osmotische Druck von *Brachypodium pinnatum* bleibt in den gleichen Grenzen wie der der anderen Stärkegräser, bildet hier also keine Ausnahme oder einen vermittelnden Übergang zwischen den beiden Gruppen. Eine weitere Ausnahme bildet *Alopecurus bulbosus*, das trotz seiner Struktur Zuckergras ist.

Allgemein ist bei den Stärkegräsern eine mehr oder weniger zentripetale Tendenz in der Anordnung der mechanischen Elemente zu erkennen, indem nur eine relativ kleine Rindenzone sich vorfindet. Die Hygrophyten unter den Stärkegräsern verhalten sich verschieden. Meist ist bei ihnen gar kein Bastring vorhanden. Oft sind dafür die Gefäßbündel kreisartig angeordnet, dabei kommen bei *Glyzeria*-Arten etwa Verschmelzungen vor. Die Rinde ist auch nur von kleinen Lufthöhlen durchzogen. Dafür tritt zum Schutz gegen radial wirkende Druckkräfte ein stark entwickeltes Hautsystem auf (Epidermis + Hypodermis: *Oryza*- und *Glyzeria*-Arten).

Bei den Arten mit großen Lufträumen, die Typen IV und VII meiner Zusammenstellung (p. 17) vermag das Hautgewebe dem Eindrücken des Ganzen zu wenig widerstehen, besonders da noch eine große Markhöhle vorhanden ist. Zum Schutze der Querschnittsform ist hier unter der lufthöhlehaltenden Rinde eine Schutzscheide

mit daran anschließendem Bastring vorhanden. Bei ganz großen Querschnittsformen, wie bei *Arundo phragmites,* wird gegen die zentrale Markhöhle noch ein zweiter Bastring angelegt.

Anders bei den xerophytischen Stärkegräsern. Sind Lufthöhlen in der Rinde vorhanden, so werden dieselben durch Schutzscheide und Bastring geschützt. Bei den übrigen Arten haben wir ein verschiedenes Verhalten. Bei *Phyllostachys nigra* und *Gymnothrix latifolium* fehlen die Schutzscheide und der Bastring, die immer das Ganze umhüllen. An ihre Stelle treten starke Bastbeläge besonders bei den mehr peripheren Bündeln auf. *Gymnothrix* geht schon einen Schritt weiter (Fig. 65), indem dort schon Verbindungen von ein bis mehreren Bündeln sich vorfinden, die sich ringförmig zusammenschließen. Als weiteres Hilfsmittel kommen zuletzt die oft durch starke Hemizelluloseauflagerungen charakterisierten Grundgewebezellen in Betracht, ob dieselben immer nur Reservestoffe oder aber auch Gerüstsubstanzen sind, läßt sich nicht beweisen, eher haben sie beide Funktionen nebeneinander zu erfüllen. Bei *Panicum virgatum, Phyllostachys nigra, Diplachne serotina* und *Sesleria coerulea* haben wir es jedenfalls besonders mit Gerüstsubstanzen zu tun. Ihr Tinktionsverhalten gegenüber Safranin gibt hier keinen Aufschluß, da sie sich intensiv rotfärben. Ihre Hydrolisierbarkeit stellt sie wieder unter den Sammelbegriff der Hemizellulosen. Die regelmäßige Auflagerung bei allen Stärkegräsern spricht nur für eine gewisse mechanische Leistungsfähigkeit. Als weiterer Faktor, der ähnlich zu erklären ist, ist noch die mehr oder weniger isodiametrische Form zu erwähnen. Diese Form ist jedenfalls mechanisch wirksamer, als die langgestreckten Zellen der Zuckergräser, die dann aber selber wieder viel besser auf andere Weise geschützt sind.

Die Zuckergräser zeigen viel mehr Übereinstimmung in ihrem Verhalten. Die Arten mit subepidermalen Rippen haben reine Stengelstrukturen; sie sind also nicht mit den übrigen Spezies in Vergleich zu setzen. Vor allem fällt bei diesen Arten eine größere Entwicklung der Rinde auf. Wie bei der Gattung *Poa* von *P. pratensis,* die oft noch vereinzelte Rippen haben kann, bis gegen *P. Cenisia* alle Übergänge vorkommen, wurde bereits erwähnt (p. 13). Eine deutliche, meist U-förmige (ein- bis mehrfache) Endodermis ist fast immer vorhanden (Ausnahmen *Catabrosa aquatica* und *Paspalum Michauxianum*). Die Entwicklung der mechanischen Zellformen ist eine größere. In der Großzahl der Fälle ist die Mehrzahl der Gefäßbündel von mechanischen Zellen zu einem Ring vereinigt, wie in der Tabelle gezeigt wurde. Große Unterschiede zwischen hygrophilen und xerophilen Arten sind nicht zu konstatieren. Die beiden einzigen untersuchten Hygrophyten *Catabrosa aquatica* und *Phalaris arundinacea* sind auch zu wenig ausgesprochene Wasserbewohner, sondern eher Mesophyten. Auch bei den Xerophyten ist wenig Allgemeines zu sagen. Es herrscht hier oft die Tendenz vor, die Rinde abzuwerfen und an Stelle der Epidermis das Endoderm treten zu lassen, eine Erscheinung, die bei Stärke-

gräsern nur bei *Diplachne serotina, Sesleria coerulea*[1]) und seltener bei *Panicum virgatum* beobachtet wurde. Eine kräftigere Ausbildung der Mark- ev. auch der Rindenzellen ist bei vielen xerophilen Arten anzutreffen (z. B. *Lygeum spartum* und einige *Triticum*-Arten). Auf mechanische Einflüsse zurückzuführen ist die verschiedenartige Rindenentwicklung bei *Trisetum distichophyllum* auf verschiedenem Substrat (p. 16, Fig. 98. 99).

Wichtig scheint eine experimentelle Prüfung der Frage, wie das mechanische System in verschiedenen Bodenarten bei ein und derselben Art geändert wird und ob noch andere strukturelle Änderungen dabei zu Tage treten.

Die nämlichen Versuchspflanzen, die mir den Einfluß des Bodens auf die Epidermis zeigten, wurden auch auf diese Verhältnisse hin untersucht. Daß ein leichter Humus- oder gar ein Sandboden eine Pflanze ganz anders mechanisch beeinflußt, als dies bei zähem Jurakalk oder tonigem Moränenboden der Fall ist, sollte ohne weiteres anzunehmen sein.

Die erhaltenen Differenzen waren aber sehr geringe. Geprüft wurden die entsprechenden sukzessiven Internodien aus vier Böden von *Triticum repens majus, Cynodon dactylon* und *Pennisetum villosum*. Es ergab sich dabei, daß die definitive Struktur in verschiedenen Internodien, also nach verschieden langer Zeit erreicht wird. So tritt bei *Triticum repens* im Humusboden zuletzt das definitive Stadium ein, sonst zeigen sich recht wenige Unterschiede. Das Auftreten einer U-förmigen Endodermis wurde auch zuletzt im Humusboden beobachtet, eine Erscheinung, die mit der vorher erwähnten also parallel geht. Ähnlich verhielten sich *Cynodon* und *Pennisetum* in den Kulturen, hier wurde wieder das Endstadium zuletzt im Sandboden erreicht. Bei den Pflanzen auf Jurakalk trat eine deutlich stärkere Verdickung des Grundgewebes als in den übrigen Bodenarten auf

Kulturen von *Cynodon dactylon* und *Panicum virgatum* auf gewöhnlichem Boden und im Wasserbassin zeigten bei den Wasserpflanzen das Verschwinden einer Hypodermis, dünneres Rindenparenchym und bedeutend kleineren Durchmesser der Rhizome (1 : 0,68 und 1 : 0,73). Sonst war das Gedeihen auch in diesem ungewohnten Medium ein gutes; sie entwickelten üppige Triebe und kamen beide zur Blüte. Die Dicke der Langzellen war auch bei den Wasserpflanzen begreiflicherweise viel geringer als bei denen natürlicher Standorte.

Anhang: Die Bohrspitze des Gramineenrhizoms.

Die Vegetationspunkte in den Rhizomen befinden sich in den sogenannten Bohrspitzen. Dieselben haben im großen und ganzen eine ziemlich konstante Form und zwar die einer Granate. Diese

[1]) Diese beiden Arten haben bekanntlich keine Kurzzellen, also eine sehr schwach und wenig geschützte Epidermis im Vergleich zu ihrer Lebensweise. Trotz der dachziegelartig angeordneten Niederblätter geht die Epidermis etwa verloren.

Form ist bedingt durch ihre Aufgabe, möglichst leicht durch den Boden dringen zu können, um für die Pflanze das nötige Terrain zu gewinnen.

Der Schutz des jugendlichen Gewebes gegen Verletzungen durch Bodenteilchen wird bewirkt durch zusammengerollte oder -gefaltete Niederblätter, die den Vegetationskegel haubenförmig umgeben. Die Versteifung wird durch zwei Faktoren bewirkt. In erster Linie sind es Bastfasern, die die nötige Festigkeit bedingen können; bei anderen Gräsern (z. B. *Holcus mollis, Glyzeria aquatica*, also bei einigen Hygrophyten; aber lange nicht bei allen, da Ausnahmen vorkommen, wie *Phalaris, Oryza* und *Arundo)* sind es hohe Turgorkräfte, die eine Stärkung des mechanisch ungeschützten Organs ermöglichen.

Nach Ortmann (32, p. 5) hat die Bohrspitze die gleiche Funktion wie die Koleorrhiza der Wurzeln, indem sie wie diese ein zartes Organ zu schützen hat. Ich fand nun auch, daß das äußerste Niederblatt um die einzelnen Bündel herum reichlich Stärke aufweist und zwar ist eine deutliche Übereinstimmung in der Lage der Körner zu sehen. In den weiter zurückliegenden Niederblättern war keine Stärke nachweisbar; sie war also absorbiert. Die Stärkekörner fanden sich bei allen hierauf untersuchten Arten (ca. 40) und zwar auch bei Zuckergräsern. Physiologische Versuche wurden keine angestellt; einzig wurden einige Bohrspitzen aus dem Boden genommen und sofort mit Alkohol fixiert, um ein Herumfallen der Stärkekörner zu verhindern und so die regelmäßige, einseitige Verteilung der Stärke konstatiert. Ihre einseitige Lage und die Beweglichkeit erinnern sehr stark an die Statolithenfunktion in der Wurzelspitze.

Die Lage der Niederblätter ist die nämliche wie bei den Laubblättern; den gefalteten Laubblättern in der Knospenlage entsprechen gefaltete Niederblätter in der Bohrspitze (z. B. *Poa*-Arten), gerollten Laubblättern: gerollte Niederblätter (Mehrzahl der Gräser).

Von Interesse schien mir bei *Glyzeria aquatica* eine Verwachsung der beiden Blatthälften zu einem ovalen Gebilde, das in der Mitte eine ovale Spalte aufwies. Daß ein solches ungeteiltes Blatt mechanisch besser wirksam ist, besonders wenn es sonst aller Bastbeläge entbehrt, ist zweifellos, indem es ja als Keil bedeutend fester ist.

d. **Das Leitungssystem.**

Über das Leitungssystem, speziell über die Bündel, sind wenig allgemeine Tatsachen zu erwähnen. Von Lecomte (25, p. 240) wurde gezeigt, daß mit der Größenzunahme der Pflanzen eine Vergrößerung der Siebröhren Hand in Hand geht, eine Ansicht, die auch Strasburger (53, p. 921) als richtig anerkennt. Auffallend sind in den Rhizomen die großen Siebröhren meines Typus IV (Fig. 90); es betrifft dies *Oryza hexandra, Luziola peruviana, Arundo phragmites* und *Phyllostachys nigra. Arundo phragmites* hat gewöhnlich ganz einfach gebautes Phloëm (Typus I), wie wir

es in der Mehrzahl der Gramineenbündel antreffen (Fig. 96). Schilfrhizome aus dem Bodensee, die einen Durchmesser von ca. 2 cm aufweisen, zeigten ein ganz verändertes Bild. Es war eine Gruppe von 3–5 größeren Siebröhren in der Mitte vorhanden, in der Umgebung finden sich wenig Siebparenchymzellen, eine Anpassung, die ich mit Lecomte (25, p. 240) als eine direkte Anpassung an die bedeutende Größe des Schilfs der Seen auffasse (Fig. 97). Die Durchschnittsweiten der Siebröhren bei Bodenseeschilf betrug ca. 41 μ, bei Rhizomen von den Ufern der Aare 15.5 μ.

Die Stärkegräser haben auch im allgemeinen die regelmäßigeren Gefäßbündel, die auch bei Verkümmerung die Anordnung ihrer Elemente beibehalten und nur an Größe abnehmen; dabei kann auch das Holzparenchym verschwinden. Der Unterschied ist aber nicht durchgreifend, da zahlreiche Ausnahmen zu finden sind. Diese sind zwar teils auch wieder erklärlich durch die Kürze der betreffenden Rhizominternodien, so daß gar keine regelmäßige Struktur zustande kommen kann *(Sesleria coerulea, Diplachne serotina)*.

Auf die Beziehungen von Endodermisbau zu Standort und Klima hat vor allem Schwendener (43) aufmerksam gemacht. Er betont, daß nur die Extreme besonders deutlich sind, daß dazwischen und aber auch sonst viele Ausnahmen vorkommen, die auch bei genauer Kenntnis aller biologischen Tatsachen doch nicht ohne weiteres erklärlich sind. Beziehungen zwischen der Form der Endodermis, d. h. ob O- oder U-förmig, und Standort und Klima bestehen keine. Beim mechanischen System habe ich zu zeigen versucht, wie vielen Hygrophyten eine Gesamtscheide überhaupt abgeht, daß dafür aber Einzelscheiden auftreten können, und wie bei Vorkommen von Lufthöhlen eine solche anzutreffen ist. Die Scheiden sind dann immer schwach ausgebildet, sie sind O-förmig. Diese Tatsache hat nur für die Stärkegräser Richtigkeit. *Phalaris arundinacea* als Zuckergras verhält sich wieder anders, es besitzt eine deutliche ein- bis zweischichtige Endodermis. Bei dieser Art wird aber auch etwa die Rinde abgeworfen, und die Schutzscheide muß die Funktion der Epidermis übernehmen.

Erst die xerophilen Stärkegräser bringen es zu einer typisch entwickelten Scheide — wie wir sie bei den Zuckergräsern so schön entwickelt sehen —, z. B. *Diplachne serotina, Sesleria coerulea, Stupa calamagrostis* u. s f., währenddem wieder *Gymnothrix latifolium* und *Phyllostachys nigra* gar keine Gesamtscheiden besitzen. *Cynodon dactylon* vom Rheinufer bei Basel weist eine ganz schwache Endodermis auf, das gleiche Gras von den trockenen Abhängen des Wallis (Visp) hat eine stark entwickelte Endodermis. *Paspalum Michauxianum*, ein Stärkegras, ist scheidenlos, wenigstens gelang es mir nicht, eine solche nachzuweisen, sondern es ist nur ein Ring von schwach verdickten, mechanischen Zellen vorhanden, der etwa noch unterbrochen sein kann. *Paspalum plicatum*, ein Zuckergras, hat eine starke Endodermis mit anschließendem, wohl entwickeltem Bastring.

Die Zuckergräser sind sehr uniform in ihrem Verhalten. *Catabrosa aquatica* ist die einzige Art, die keine Scheide besitzt.

Die drei Arten mit subepidermalen Rippen sind hierbei nicht berücksichtigt. In dieser Kategorie können einzelne Gruppen nicht getrennt werden. Bei anscheinbar noch so gut bekannten Gräsern, wie die *Poa*-Arten, treten uns Schwierigkeiten entgegen, die uns zur Zeit nicht lösbar sind. *Poa nemoralis* ist z. B. mit stärkerer Endodermis und mehrfach verkorktem Sklerenchymring ausgerüstet als *P. Cenisia*, eine Art, die durch ihre Standortsverhältnisse, sowohl mechanisch als auch gegen Trockenheit und daraus resultierendem Verlust von Reserven, viel stärker erscheinen sollte. Solche Beispiele ließen sich noch vermehren.

Die doppelte Ausbildung einer Endodermis ist bei den drei Arten verschieden zu deuten. Bei *Arundo phragmites* sind es Schutzmittel gegen das Eindrücken der Rindenluftgänge und der zentralen Markhöhle. Es sind also vor allem mechanische Faktoren, die hier Geltung hatten.[1]) Bei *Alopecurus alpinus*, *Avena alpina* und *Trisetum distichophyllum* ist die Erklärung sehr fraglich. Die beiden ersten Arten sind sicherlich Xerophyten, und so ist die Möglichkeit gegeben, die doppelte Endodermis als Schutz gegen Trockenheit aufzufassen. Bei *Trisetum distichophyllum* aus verschiedenen Böden (Felsschutt, Gerölle und Lägerboden) waren doppelte Endodermen vorhanden. An dieselbe Anpassung ist also hier nicht zu denken.

Aus dem Auftreten einer Endodermis kann nicht auf ihre Funktion geschlossen werden. Auf die Frage, ob sie rein mechanischen Zwecken dienen oder auch den Austritt von Stoffen in die Rinde regulieren soll, gestattet die Untersuchung keine Schlüsse. Es kann der Endodermis sowohl eine rein mechanische Rolle (Turgorkräfte) als auch eine solche als Schutzmittel gegen Stoffaustritt (leichteres Diffundieren von gelösten Kohlenhydraten, starke Scheide, Zuckergräser gar kein Austreten von ungelösten Stoffen, schwache oder gar keine Scheide) zugelegt werden.

e. **Das Speicherungssystem.**

Die Entleerung der Reservebehälter im Frühjahr wurde von Puriewitsch (35, p. 1) experimentell nachgeprüft und es hat sich dabei erwiesen, daß dieselbe ganz selbsttätig wie in Endospermen vor sich geht. Eine völlige Entleerung findet aber niemals statt, sondern es bleibt eine immer mehr oder weniger große Anzahl von Zellen mit Reservestoffen gefüllt. Jedenfalls findet bald nach dem richtigen Beginn der Vegetationstätigkeit wieder eine Ansammlung von Stoffen statt. Wenigstens finden sich Hemizellulose und Stärke während der ganzen Vegetationsdauer in kleinen Mengen. Als Ferment sind Inulase und Diastase gefunden worden. Währenddem die Entstehung der Stärke aus Zucker bekannt ist, so weiß man

[1]) Übrigens fehlt der innere Bastring mit seiner Scheide oft. Material vom Aareufer bei Brugg entbehrte beider Gewebe. Schilf aus dem Bodensee zeigte die gleiche Erscheinung, während bei Rhizomen aus dem Versuchsfeld der Schweizer. Samenkontrollstation in Zürich beide vorhanden waren. Ebenso spricht Schwendener (43, p. 130) von doppeltem Bastring.

über die Bildung der inulinartigen Kohlenhydrate recht wenig. H. Fischer (13, p. 93) gibt an, daß der Preßsaft von halbwüchsigen Tombinamburknollen, welche Zuckerreaktion aufwies, diese nach einiger Zeit nicht mehr gab, daß also eine Kondensierung zu Inulin stattgefunden habe. Eine genaue makrochemische Verfolgung dieser Vorgänge ist sehr wichtig.

Eine mikrochemische Untersuchung ergab aber einige bemerkenswerte Resultate, so daß eine Aufführung derselben von gewissem Interesse sein dürfte.

Als Versuchspflanzen wurden Vertreter der drei Gruppen *Cynodon dactylon*, *Hierochloe odorata* und *Triticum repens* ausgewählt. Während einer Vegetationsperiode, d. h. von Ende März bis Mitte November, wurden regelmäßig alle vierzehn Tage Rhizomstücke gesammelt und diese in Alkohol (96 %) fixiert. Die Pflanzen standen alle im gleichen Beet, hatten somit alle die gleichen Kulturbedingungen und stammten größtenteils von Stecklingen einer Pflanze, um allzu große Schwankungen zu vermeiden.

Als Reagentien dienten Chlorzinkjod für Stärke und Hemizellulose (die Natur der Membran als Hemizellulose wurde schon früher durch Hydrolyse festgestellt), sodann 96 % und 98 % Alkohol für die inulinartigen Kohlenhydrate und Kupfertartrat und 20 % Natronlauge für den Zuckernachweis. Letztere von Flückiger (5, p. 237) gefundene Methode wurde besonders von Tunmann (54, p. 184) empfohlen. Die dabei erhaltenen Resultate waren so gute, daß das Reagens der leichten Anwendbarkeit und der eleganten Resultate halber dem Fehlingschen Reagenz vorgezogen wurde.

Fruktose wirkt sofort in der Kälte, Traubenzucker und Dextrose erst bei gelindem Erwärmen reduzierend. Zum voraus ist zu erwähnen, daß nie Fruktose gefunden wurde, da Reduktion immer erst nach Erwärmen eintrat.

Es war sodann wichtig, wie später später gezeigt wird, daß immer nur völlig ausgewachsene Rhizome gewählt werden, deren Alter an Schnitten leicht an der Struktur zu beurteilen ist.

Um Zufälligkeiten auszuschalten, wurden immer mehrere Schnitte aus verschiedenen Internodien verglichen, da aber nie nichtpassende Internodien vorkamen, so glaube ich, daß die nebenstehende Übersicht von einigem Interesse ist.

Da keine genauen Grenzen feststellbar sind, wurden die drei Kategorien wenig, mittel und viel gewählt, die dann noch durch Spur eine Erweiterung erfuhren. Soviel erlaubt die mikrochemische Methode sicherlich, daß solche drei Kategorien, die durch wiederholten Vergleich der Präparate festgelegt wurden, mit einer relativen Sicherheit unter dem Mikroskop beobachtet werden können, besonders da die Reservestoffe resp. die Kupferoxydulkörner an ihrem natürlichen Platze bleiben, also immer wieder nachkontrolliert werden konnten. Beizufügen ist noch, daß die Untersuchung des fixierten Materials hintereinander geschah, so daß die Präparate leicht unter sich verglichen werden konnten. Die Menge des reduzierenden Zuckers läßt sich schon makroskopisch durch die mehr

Veränderungen der Kohlenhydrate während einer Vegetationsperiode.

Name	Zeit													
	29. III.	4. V.	15. V.	10. VI.	2. VII.	17. VII.	31. VII.	15.VIII.	31.VIII.	15. IX.	1. X.	15. X.	6. XI.	11. XI.
Cynodon dactylon	St : v RZ : O H : v	St : w RZ : O H : v	St : w RZ : w H : v	St : O RZ : w H : w	St : O RZ : w H : w	St : w RZ : m H : w	St : w RZ : m H : w	St : v RZ : m H : m	St : v RZ : m H : m	St : v RZ : m H : v	St : v RZ : v H : v	St : v RZ : v H : v	St : v RZ : v H : v	St : v RZ : v H : v
Hierochloë odorata	P : w RZ : w H : v St : O	P : O RZ : w H : w St : O	P : O RZ : s H : w St : O	P : O RZ : s H : w St : O	P : w RZ : s H : w St : O	P : w RZ : s H : w St : O	P : w RZ : s H : w St : O	P : m RZ : w H : m St : O	P : m RZ : w H : v St : O	P : v RZ : m H : v St : O	P : v RZ : m H : v St : O	P : v RZ : m H : v St : O	P : v RZ : v H : v St : O	P : v RZ : v H : v St : O
Triticum repens majus	T : w RZ : w St : O	T : O RZ : s St : O	T : O RZ : s St : O	T : O RZ : w St : O	T : w RZ : m St : O	T : w RZ : m St : O	T : w RZ : m St : O	T : m RZ : m St : O	T : m RZ : v St : O	T : v RZ : v St : O	T : v RZ : v St : O	T : v RZ : v St : O	T : v RZ : v St : O	T : v RZ : v St : O

St = Stärke; RZ = reduzierender Zucker; H = Hemicellulosen; P = Phleïn; T = Triticin; w = wenig; m = mittlerer Gehalt; v = viel; s = Spur.

oder weniger intensive Färbung des Deckglases mit Kupferoxydulkörnchen erkennen.

Das erste wichtige Resultat ist, daß die Vegetationsperiode entschieden länger dauert resp. früher beginnt, als gemeinhin angenommen wird. Das Material hätte den ganzen Winter hindurch gesammelt werden sollen, um das Verschwinden des reduzierenden Zuckers zeitlich zu bestimmen, sodann aber auch, um über das Auftreten von Fetten und Ölen in einer bestimmten Zeit Angaben machen zu können.

Die einfachsten Verhältnisse zeigt, von der technischen Seite aus betrachtet, *Cynodon*; schwerer ist schon *Triticum* zu beobachten; die größten Schwierigkeiten bietet *Hierochloë* wegen den Hemizellulosen, die das ausgefällte Phleïn oft in unliebsamer Weise verdecken.

Aus den Angaben ergibt sich, daß das Verschwinden resp. Auftreten der verschiedenen Kohlenhydrate nicht zu gleicher Zeit erfolgt. Sicher läßt sich nicht ersehen, ob der reduzierende Zucker ein wirklicher Reservestoff ist, der auch im Winter vorhanden ist, oder ob er nur ein Übergangsprodukt darstellt. Sein Verhalten bei *Cynodon*: absolutes Fehlen im ersten Frühjahr und die große Menge im Herbst lassen zwar schließen, daß der reduzierende Zucker des Herbstes im Winter ganz kondensiert wird. Auch mit dem biologischen Verhalten von *Cynodon* würde hier kein Widerspruch bestehen. *Cynodon* als wärmeliebendes Gras treibt im Frühjahr sehr spät; seine Blütezeit fällt auf die Monate August—September und so kommt es auch spät zur Ruhe. Der nachgewiesene Verlauf des Kohlenhydratstoffwechsels wäre hier begründet. — Anders verhalten sich die beiden anderen Gräser. Da beide schon sehr frühe im Jahre zu treiben beginnen, so ist der reduzierende Zucker schon als Umwandlungsprodukt anzusehen. Aus den kleinen Mengen, die von März—Juli konstatiert wurden, ergibt sich, daß nur soviel Phleïn und Triticin umgewandelt wird, als neben den neuassimilierten Stoffen zum Ausbau benötigt wird. Der Gang ist auch hier ganz plausibel: beide Gräser kommen auch im Winter nicht zur Ruhe, sondern treiben bei nicht zu kaltem Wetter ruhig weiter; der niedere Gehalt an Reserven ist bei *Triticum* so ganz erklärlich.

In der Füllung der Reservebehälter im Sommer ist bei allen drei Arten, trotz ihrer verschiedenen Blütezeit und ihrem anderen biologischen Verhalten, eine ziemliche Übereinstimmung vorhanden.

Merkwürdig scheint mir nur das Fehlen der Fruktose, die von vielen Autoren für unterirdische Speicherorgane angegeben wird und die als Abbauprodukt aller inulinartigen Kohlenhydrate gemeinhin auch erwartet werden sollte. In allen Literaturangaben wird erwähnt, daß die Graszucker Fehlingsche Lösung auch in der Wärme reduzieren. Kohlenhydrat-Präparate, die ich von *Phalaris* besitze, zeigten schwache Reduktion. Die Präparate sind aber nicht rein, sondern sind schon ihrem Aussehen nach als Gemische zu betrachten (Graminin, Phleïn, reduzierender Zucker). Aus dem positiven Verlauf der Zuckerprobe aber auf durch das

Reagens, die Erwärmung etc. bedingte Veränderungen schließen zu wollen, scheint mir nicht richtig.

Die Speicherung der Reservestoffe findet, wie viele Proben zeigten, nur in den älteren Teilen des Rhizoms statt. Schneidet man in der Nähe der Spitze, so findet man bei Stärkegräsern in den seltensten Fällen den sonst gespeicherten Reservestoff. Die diesbezüglichen Untersuchungen wurden zuerst an Stärkegräsern angestellt. Rhizomstücke von *Arundo phragmites* wurden Ende März, zu einer Zeit, wo die Pflanze noch ganz in Ruhe war, gesammelt und auf Stärke geprüft. Das erste Auftreten von Stärke wurde erst im 15. makroskopisch sichtbaren Internodium konstatiert und hier noch in kleiner Menge. Von anderen Kohlenhydraten war in den ersten 10 Internodien reduzierender Zucker zu finden und zwar auch in den die Bohrspitze bildenden Niederblättern. Ähnliche Resultate erhielt ich während der ganzen Vegetationszeit. So wiesen junge Sprosse von *Cynodon dactylon* in den 1—10 Internodien keine Stärke auf. Alle zu erwartenden Reservestoffe fehlten hier gänzlich. Wird reduzierender Zucker in sonst reservestoffreien Gewebekomplexen angetroffen, so beschränkt sich sein Vorkommen hauptsächlich auf die Siebteile. Einzelne, selten auftretende Kupferoxydulkörner sind jedenfalls meist auf Verschleppung bei der Herstellung der Präparate zurückzuführen. Gegen die Spitze hin werden sowohl die Struktur als auch die Reservestoffe andere. Die zentrale Lufthöhle verkleinert sich von Internodium zu Internodium, nachdem schon etwaige Rindenhöhlungen verschwunden sind. Dieselben scheinen weiter oben schon vorgebildet, aber die Zellen sind ganz andere wie ihre Umgebung; sie zeigen sehr starke Auflagerungen von Hemizellulosen. Dieselben nehmen gegen den Vegetationskegel hin immer mehr überhand, um zuletzt alle Zellen zu ergreifen mit Ausnahme der Bündelendigungen. Die gleiche Erscheinung wurde auch für *Cynodon* und *Andropogon Halepensis* konstatiert.

Die Befunde lassen sich mit den schönen Resultaten, die A. Fischer (12, p. 73) über die Reservespeicherung der Bäume erhalten hat, vergleichen.

Die genaue Lokalisation der Reserven auf bestimmte Elemente (Gefäße, Siebröhren) kann aus technischen Gründen nicht immer leicht festgestellt werden, da die Reserven, wenn in großer Menge vorhanden, beim Anfertigen der Schnitte leicht disloziert werden können. Von Fett- und Stärkegräsern zu sprechen, ist wegen dem wenigen untersuchten Material nicht angängig. Ebenso ist es für die Gräser sehr fraglich, ob die zwei winterlichen Stärkeminima vorkommen. A. Fischer (12, p. 158 ff.) macht hinsichtlich der zeitlichen Folge folgende Angaben: Regeneration der Stärke erst Ende Oktober, Verwandlung von Stärke in Fett im November; Minimum der Stärke: Dezember, Januar und Februar; Regeneration: Mitte bis Ende März; Frühjahrsmaximum Ende März bis April; es dauert bis Anfang Mai.

Bei *Cynodon* wurde Mitte November viel Stärke und reduzierender Zucker gefunden, die Regeneration der Stärke war also

noch nicht beendigt, da wir ja den reduzierenden Zucker nur als Übergangsprodukt aufzufassen haben. Für diese Annahme spricht mir sein gänzliches Fehlen im März. Zu erwähnen ist noch, daß im Monat November 1912, in dem das Material gesammelt wurde, trübe und nasse Witterung herrschte, nach einer Schönwetterperiode im Oktober. Hinsichtlich der frühjährlichen Speicherentleerung stimmen meine Befunde mit Fischers (12, p. 105 ff.) Angaben überein, als bei *Cynodon* eine natürliche Verspätung wegen dem späteren Austreiben des Grases vorliegt.

Für *Cynodon,* das ich nur allein verfolgte, scheint ein winterliches Minimum zu fehlen. Eine Umwandlung in Fett findet in kleinem Maße statt, es handelt sich aber hier um eine ausgesprochene Stärke- und sicher nicht um eine Fettpflanze. Bei plasmolytischen Untersuchungen in den Monaten Dezember, Januar und Februar habe ich bei allen untersuchten Stärkegräsern (10) immer reichliche Stärkeansammlungen vorgefunden. Es betrifft dies folgende Arten: *Oryza clandestina, Panicum virgatum, Gymnothrix latifolium, Pennisetum villosum, Andropogon Halepensis, Cynodon dactylon, Arundo phragmites, Glyxeria aquatica, Brachypodium pinnatum, Phyllostachys nigra.* Die anderen Stärkegräser meines Materials konnte ich, da es sich nur um Herbarpflanzen handelte, auf diesen Punkt nicht untersuchen.

Ganz anders verhalten sich auch die Knospen der Stärkegräser von denen der Bäume. Fischer (12, p. 120 ff.) unterscheidet drei Zonen: ein stärkereiches Stück hart unter dem embryonalen Gewebe, dann das sogenannte Markzwischenstück, das stärkelos ist und als Oxalnest bezeichnet wird, und dann weiter die stärkehaltigen Zellen.

Die jüngsten Embryonalgewebe enthielten, wie schon erwähnt, bei Stärkegräsern keine Stärke, solche kam in den äußersten Niederblättern vor. Der Inhalt war hier Glykose neben viel Proteïn. Bei *Arundo phragmites* überwog stark die Hemizellulose, so daß von dem Zellumen fast nichts mehr übrigblieb. Weniger stark war ihr Auftreten bei *Cynodon* und *Andropogon Halepensis* als weiteren untersuchten Arten. Oxalsäurekristalle fanden sich nie in diesen Teilen; ich traf solche überhaupt nie im Rhizom.

Bei den Zuckergräsern waren die Verhältnisse anders. Zur Entscheidung der Frage wurden einige reine Zuckergräser und einige mit Hemizellulose gewählt. Bei beiden Gruppen sind schon in der Spitze die gleichen Reservestoffe zu finden, wie in den ausgewachsenen Teilen. Hemizellulosen waren bei reinen Zuckergräsern auch in den jüngsten Teilen nicht vorhanden.

Das Problem der Zucker- und Stärkespeicherung wurde schon mannigfachen Untersuchungen unterworfen. Nach Stahl (50, p. 561, 581) sind es die trägwüchsigen Pflanzen, die Zucker, stark transpirierende, die ausschließlich Stärke assimilieren. Dabei sind die saccharophilen mykorrhizenführend, die amylophilen dagegen nicht. Nach Pfeffer (33, p. 299) muß die Konzentration des Zellsaftes einfach eine bestimmte Höhe erreichen, ehe Stärke überhaupt gebildet werden kann. Schimper (40) und Winkler

(27, p. 532, 554) hingegen sind der Ansicht, daß der Unterschied Stärke- und Zuckerpflanze bedingt sei durch die wechselnde Fähigkeit, aus konzentrierten Kohlenhydratlösungen Stärke zu bilden. A. Müller (27, p. 573 u. 491) wiederum hat die Assimilationsgröße bei beiden Gruppen untersucht und ist zu dem Schlusse gekommen, daß in der Gesamtleistung eines Tages die Zuckerblätter hinter den Stärkeblättern zurückstehen, und daß die Grenze der Anhäufung von Kohlenhydraten bei den Stärkeblättern bedeutend höher liegt, als bei den Zuckerblättern. Detmer (8) hat die Stahlsche Arbeit fortgesetzt und erweitert. Die Stärkespeicherung ist nach ihm teils der Ausdruck unmittelbarer Anpassung, teils vererbte Eigenschaft. Zuckerspeicherung als Transpirationsschutz kann durch andere xerophile Anpassungen ersetzt werden. Stärkespeicherung hinwiederum ist vererbte Eigenschaft, weil ganze Familien sich durch Stärkespeicherung auszeichnen.

Über Mykorrhizenbildung bei Gräsern finden sich in der Zusammenfassung von Volkart (55, p. 43) sehr wenig Angaben. Von den fünf Gräsern, die für uns in Betracht kommen: *Sesleria coerulea, Brachypodium pinnatum, Trisetum spicatum, Aera caespitosa, Agrostis canina* sind die beiden ersten Stärkegräser, die drei übrigen speichern Zucker und Hemizellulose.

Auch die Detmerschen Angaben (8) über vererbte Eigenschaften oder direkte Anpassung lassen sich, wenn man die Gräser in Betracht zieht, nicht beweisen. Ich habe in der Zusammenstellung im anatomischen Teil zeigen können, wie die Stärkegräser in fast allen Triben Vertreter aufweisen, wie aber hinsichtlich Hemizellulosen und systematischer Einheit gewisse Zusammenhänge bestehen. Zuckergräser hingegen kommen in allen Triben vor. Interessante Beziehungen zwischen N-haltigen Stoffen und System hat neuerdings Stieger (52, p. 24 und 44) nachzuweisen versucht; weitere Untersuchungen ganzer Familien müssen hier die definitiven Lösungen bringen.

Zwischen Standort und Reservestoff bestehen gewisse Relationen. Um Wiederholungen zu vermeiden, verweise ich auf meinen Standortskatalog.

Was zunächst die Stärke anbetrifft, so ist dieser Stoff besonders Hygrophyten und Xerophyten eigen. Mit Volkart (55, p. 17) bin ich der Meinung, daß diese Erscheinung zum Teil mit dem Austreiben im Frühjahr in Zusammenhang zu bringen ist, indem die Vertreter beider Gruppen im Frühjahr spät austreiben, also ein rasches Löslichmachen der Reservestoffe unnötig ist. Daß die Hygrophyten Stärke speichern, ein Stoff, der doch osmotisch sehr schwach wirksam ist, ist leicht begreiflich, indem doch Wassergräser auf sehr einfache Weise ihr Nährstoffbedürfnis befriedigen können, anders aber die Xerophyten. Wir finden Stärkegräser auf trockenem Sande, auf Felsen, trockenen Magermatten und in den Savannen. Sie fehlen unseren gewöhnlichen Wiesen und den Wäldern. Hier sollte man gemeinhin annehmen, daß Pflanzen trockener Standorte durch Erhöhung ihres osmotischen Drucks sich gegen zu starke Transpirationsverluste zu schützen trachten, und wir haben vielfach das

Gegenteil. Ausreichende Gründe hierfür anzugeben, ist vorderhand unmöglich. Daß das Hautgewebe hier einigermaßen Vorkehrungen trifft, wurde bereits erwähnt, ebenso daß das Grundgewebe stärker verdickt ist und daß das mechanische Gewebe hier etwas ausgleicht. Auch sind die osmotischen Drucke bei xerophilen Stärkegräsern etwas höher als bei hygrophilen.

Die Hemizellulosenspeicherung wird von Volkart (55, p. 17) gleich wie die Stärkespeicherung aufgefaßt (spätes Austreiben etc.), was ich aber bezweifle. Ich habe etwa 30 Arten nach dem strengen Winter 1913/14 auf ihr Austreiben im Frühjahr hin beobachtet. Sämtliche Pflanzen standen im gleichen Beet nebeneinander und lebten also unter den nämlichen Bedingungen. Die Reihenfolge des Austreibens war folgende: *Hierochloë odorata, Holcus mollis, Poa Cenisia, P. compressa, Phalaris arundinacea, Triticum repens majus, Agrostis alba, Trisetum flavescens. Poa Cenisia* ist eventuell noch auszuschalten, da bekanntlich alle Alpenpflanzen, in die Ebene versetzt, bei der geringsten Wärme auszutreiben beginnen. Alle anderen Arten sind aber Hemizellulosengräser neben ihrer Zuckerspeicherung mit Ausnahme von *Triticum repens majus*. Bei den Stärkegräsern erfolgt das Austreiben erst bedeutend später.

Die Bedeutung der gelösten Kohlenhydrate besteht in der Möglichkeit der sofortigen Wiederaufnahme des Wachstums in frostfreien Wintertagen und namentlich in einer raschen Entwicklung im Frühjahr.

Das Vorkommen der Hemizellulosen ist noch weniger auf Arten bestimmter Standorte lokalisiert wie die Stärke. Zuerst wären die Stärkegräser zu wiederholen, die immer hemizellulose-führend angetroffen wurden; sodann tritt sie in Verbindung mit gelösten Kohlenhydraten auf und ist hier nicht auf bestimmte Gruppen beschränkt.

Ähnliches ließe sich beim Zucker sagen. Sein Vorkommen ist besonders bei Wiesen-, Wald- und Felsengräsern ein dominierendes; ebenso führten die Xerophyten vereinzelt gelöste Kohlenhydrate; sodann aber in ganz verschwindender Zahl die Hygrophyten. Zu denken wäre bei *Phalaris* und *Catabrosa*, daß diesen beiden als wasserbedürftigen Arten, die aber der Austrocknung ausgesetzt sind, durch Zuckerspeicherung, also durch Erschwerung der Transpirationsverhältnisse, ein Äquivalent gegeben sei. Gegen zu frühes Austreiben sind beide geschützt durch die an und für sich niedere Temperatur und langsame Erwärmung der wasserreichen Böden im Frühjahr. Daß bei Xerophyten sehr viele Zuckergräser vorkommen und die Stärkegräser sich in der Minderheit befinden, ist aus den herrschenden Verhältnissen sehr wohl begreiflich. Das Gleiche gilt für die Felsengräser und z. T. auch für die Arten der Wiesenbewohner.

Vor allem wäre hier eine Untersuchung der osmotischen Verhältnisse aller Pflanzen wichtig, die einem bestimmten Wiesentypus angehören, z. B. Burstwiese, Fromentalwiese, so könnte man wahr-

nehmen, ob die Standortsverhältnisse sich so ohne weiteres in den osmotischen Drucken wiederspiegeln, wie es die Untersuchungen von Fitting (14, p. 209 ff.) und Senn (46, p. 179 – 183) erscheinen lassen.

Bei Stärkegräsern sind als letzter Punkt die Mark- und Rindenzellen mehr isodiametrisch, währenddem sie bei Zuckergräsern immer viel gestreckter sind. Ein Zusammenhang mit dem gespeicherten Reservestoff muß auch hier bestehen. Zu denken wäre, daß die Transpirationsgröße bei Stärkegräsern durch Einschaltung einer größeren Anzahl von Querwänden etwas herabgesetzt werden solle; bei den Zuckergräsern hinwiederum sind weniger zahlreiche Querwände, um die nötigen osmotischen Drucke wirksamer zu gestalten. Auf eine weitere Beziehung zum mechanischen System wurde bereits dort hingewiesen.

f. Das Durchlüftungsgewebe.

Schwendener (43, p. 128) hat für die Charakterisierung der Rhizomstruktur nach Standorten auch teilweise die Strukturen der Rinde und ihre Durchlüftungswege benützt. In den vorhergehenden Kapiteln habe ich auch zu zeigen versucht, wie die Ausbildung des mechanischen Gewebes und auch der Endodermis stark von der Beschaffenheit der Durchlüftungsräume abhängig ist.

Das Wasserleben bedingt im allgemeinen die Ausbildung von Luftgängen schon von sich aus, da stark wasserhaltiger Boden luftarm ist, und diese daher von oben durch die Spaltöffnungen der oberirdischen Teile beschafft werden muß. Wir treffen somit aus logischen Gründen bei den hygrophilen Gräsern keine Spaltöffnungen am Rhizom. Als Ausnahme fand ich hier *Arundo phragmites*, doch sind hier die Stomata meist verkümmert; die Pflanze stammte übrigens aus Sandboden, der nur zeitweise unter Wasser steht. Bei Pflanzen, die temporär von Wasser überflutet werden, tritt dann einfach eine Verkümmerung ein. Eine zentrale Lufthöhle ist immer vorhanden, die hier jedenfalls sich nicht nur aus Materialersparnis gebildet hat; sondern in erster Linie der leichteren Luftkommunikation dient. Xerophile Gräser ins Wasserbassin versetzt, ändern auch in dieser Richtung ihre Struktur: in der Rinde bilden sich viele Luftgänge und auch die Interzellularen nahmen an Größe zu.

Entsprechend der erschwerten Luftbeschaffung der Wasserpflanzen ist nach Freiberg (16) auch die Atmungsgröße dieser Gruppe entsprechend kleiner.

g. Die osmotischen Verhältnisse.

α. Osmotischer Druck und Reservestoff.

Um die osmotischen Verhältnisse der beiden Gruppen kennen zu lernen, wurden einige orientierende Versuche mittelst der plas-

molytischen Methode mit Kalisalpeterlösung ausgeführt. Es wurden Längs- und Querschnitte von den betreffenden Rhizomen angefertigt und die Schnitte in die entsprechenden Salpeterlösungen gebracht, um im Verlauf von zwei Tagen mehrere Male beobachtet zu werden. Die Resultate, die ich unter gewissem Vorbehalt anführe, zeigen, wie der Zucker und die Stärkegräser, wie nicht anders zu erwarten war, ziemliche Differenzen aufweisen. Der Hemizellulosengehalt scheint ohne Bedeutung zu sein, indem zwischen reinen und hemizelluloseführenden Zuckergräsern keine scharfe Grenze besteht, sondern es kommen allerhand Übergänge vor. Die Gräser gruppiere ich nach ihren N-freien Reservestoffen.

Name	Dezember	März
	Atm.	Atm.
a. Stärkegräser.		
Oryza clandestina	9	13
Cynodon dactylon	20	26
Pennisetum villosum	18.6	20
Gymnothrix latifolium		22.3
Andropogon Halepensis	15	17
Arundo phragmites	19	19
Glyzeria aquatica	17	17
Brachypodium pinnatum	17	18.6
Stupa calamagrostis		26
Phyllostachys nigra		22
Panicum virgatum		26
b. Zucker- + Hemicellulose-Gräser.		
Phalaris arundinacea	26	33
Hierochloë odorata	35	37
Holcus mollis	37	35
Agrostis alba		30
Poa Cenisia	37	
Poa compressa	30	32
c. Zuckergräser.		
Bromus inermis	40	
Calamagrostis pseudophragmites		35
Calamagrostis calamagrostis		40
Bromus erectus		40
Triticum repens majus		33
Triticum repens glaucum		33

β. Osmotischer Druck und Boden.

Vergleichende Untersuchungen über das Verhalten des osmotischen Druckes der gleichen Pflanze in verschiedenen Böden unter sonst gleichen Kulturbedingungen wurden bisher noch nicht ausgeführt. Die einfache theoretische Überlegung, daß in den ver-

schiedenen Böden die Wasserkapazität eine andere ist, daß die Pflanze z. B. im Humus- und Sandboden verschiedene Mühe hat, sich das nötige Wasser zu verschaffen, ließen die Wünschbarkeit einer solchen Untersuchung zutage treten. Senns Messungen (46, p. 179—183) mit Algen von Felsen und von Kulturen auf künstlichen Nährböden boten zu große Bedingungsdifferenzen, als daß die Sache für gewöhnliche Böden als meßbar sicher war.

Die Versuchspflanzen im Adlisberg wurden auch auf diese Frage hin geprüft.

Die erhaltenen Werte wurden so reduziert, daß bei jeder Art der als geringster erhalte Wert = 1 gesetzt und die Zahlen der anderen Böden auf diesen umgerechnet wurden. Die Untersuchungen wurden anfangs Oktober 1914 ausgeführt.

	Humus	Ton	Sand	Jurakalk
Phalaris arundinacea	1	1.27	1.33	1.38
Cynodon dactylon	1	—	1.17	1.09
Hierochloë odorata	1	—	1.15	—
Glyzeria aquatica	1	—	1.28	—

Der Sinn dieser erhaltenen Werte ist aber auch umgekehrt proportional den bei der Langzellmessung erhaltenen Zahlen, indem niedrigen osmotischen Drucken große Langzellwerte entsprechen u. u. (cf. p. 41 ff.). Die dort ausgesprochene Hypothese von bestehenden Relationen zwischen Transpirationsschutz, Kurzzellhäufigkeit, Langzellänge, Wellung und osmotischem Druck ist mir so bedeutend besser gewährleistet. (Für *Glyzeria aquatica* ergaben die Langzellmessungen im Sand 203.22 μ, im Humus 188.59 μ. Ebenso hatten *Panicum virgatum* und *Cynodon dactylon* im Wasserbassin bedeutend größere Langzellen, als bei Kulturen auf natürlichem Terrain)

Die erhaltenen Zahlen entsprechen ganz den theoretischen Forderungen. Ein Vergleich mit den Messungsangaben im vorherigen Abschnitte ermöglicht es leicht, sich ein Bild zu machen von dem Vorkommen der Spannungsdifferenzen in den verschiedenen Böden.

Im Sommer 1915 wurden die Versuche wiederholt. *Cynodon dactylon, Glyzeria* und *Hierochloë* waren eingegangen; konnten also nicht mehr untersucht werden. Dafür stand wieder *Triticum repens* zur Verfügung, dessen Resultate von 1914 wegen einem Versehen nicht verwertbar waren.

Von beiden Seiten wurden innerhalb zehn Tagen vier Reihen untersucht. Die Resultate sind die folgenden:

Art	Boden	Anzahl der Grammoleküle in Liter (KNO_3)						Datum
		0.8	0.9	1	1.1	1.3	1.5	
Triticum repens	Humus	—	—	+	+	+	+	19. VII.
		—	—	+	+	+	+	20. VII.
		—	+	+	+	+	+	23. VII.
		—	+	+	+	+	+	25. VII.
	Ton	—	—	—	+	+	+	19. VII.
		—	—	+	+	+	+	20. VII.
		—	—	+	+	+	+	23. VII.
		—	—	+	+	+	+	25. VII.
	Sand	—	—	—	—	+?	+	19. VII.
		—	—	—	—	—	+	20. VII.
		—	—	—	—	+?	+	23. VII.
		—	—	—	—	—	+	25. VII.
	Jurakalk	—	—	—	—	—	+	19. VII.
		—	—	—	—	—	+	20. VII.
		—	—	—	—	+	+	23. VII.
		—	—	—	—	+	+	25. VII.

? = Die Zahl der + und — plasmolysierten Zellen war ungefähr gleich.

Art	Boden	Anzahl der Grammoleküle in Liter (KNO_3)						Datum
		0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0	
Phalaris arundinacea	Humus	—	—	+	+	+	+	19. VII.
		+?	+	+	+	+	+	20. VII.
		—	+	+	+	+	+	23. VII.
		—	—	+	+	+	+	25. VII.
	Ton	—	—	—	+?	+	+	19. VII.
		—	—	—	+	+	+	20. VII.
		—	—	+?	+	+	+	23. VII.
		—	—	+?	+	+	+	25. VII.
	Jurakalk	—	—	—	—	+?	+	19. VII.
		—	—	—	+	+	+	20. VII.
		—	—	—	—	+	+	23. VII.
		—	—	—	+	+	+	25. VII.
	Sand	—	—	—	—	—	+	19. VII.
		—	—	—	+?	+	+	20. VII.
		—	—	—	+	+	+	23. VII.
		—	—	—	+?	+	+	25. VII.

Setzt man wie in der vorhergehenden Tabelle den niedrigsten Wert = 1, so erhält man die folgenden Relativzahlen:

Art	Boden			
	Humus	Ton	Jurakalk	Sand
Triticum repens	1	1.1	1.5	1.3–1.5
	1	1	1.5	1.5
	1	1.1	1.44	1.3–1.5
	1	1.1	1.44	1.66
Phalaris arundinacea	1	1.1–1.29	1.3—1.4	1.4
	1	1.3–1.6	1.3—1.6	1.6—1.5
	1	1.1—1.3	1.5	1.3
	1	1–1.1	1.14	1.1—1.3

5. Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. Die Epidermiszellen im Gräserrhizom, im Querschnitt betrachtet, können in vier Typen unterschieden werden, deren Bedeutung aber nicht bekannt ist.

2. Die Differenzierung der Epidermiszellen ist eine ähnlich große wie im Blatte; es fehlen aber die Winkelhaare, Querzellen, bastförmige Zellen und reine Kurzzellreihen. Neu dazu kommen die Knötchen- oder Kegelzellen. Typisch für das Rhizom ist die reichliche Ausbildung der Korkzellen, die relative Armut an Kurzzellen und ihre relativ einfache Ausbildung.

3. Die Kutikula ist immer vorhanden.

4. Die Trichome sind spärlich, jedenfalls meist nur rudimentäre Organe (selten Schuborgane).

5. Die Ausbildung des mechanischen Systems läßt die Einwirkung von Druck- und Zugkräften erkennen; doch spielen ernährungsphysiologische Momente für die Struktur die ausschlaggebende Rolle.

6. Die untersuchten Arten lassen sich nach ihrem anatomischen Bau gruppieren. Die erhaltenen Gruppen haben nicht nur das gleiche anatomische Bild, sondern besitzen auch die gleichen Reservestoffe (Ausnahme: Gattung *Brachypodium* und *Alopecurus bulbosus*).

7. Die Gefäßbündel der Rhizome sind von denen des Halms nicht sehr verschieden. Das Phloëm läßt sich nach seiner Ausbildung in vier Typen unterscheiden.

8. Bei der Verkleinerung der Bündel gegen die Peripherie hin ist die Reduktionsweise eine sehr variable.

9. Die Endodermis wird von O- und U-Zellen gebildet. Die nach außen angrenzenden Rindenzellen sind selten verdickt; nach innen ist meist ein Bastring vorhanden.

10. Der Verkehr zwischen Leitbündelsystem und Rinde wird in den Knoten vollzogen. Selten findet eine Unterbrechung des Bastringes innerhalb der Endodermis sowie der Schutzscheide selbst statt.

11. Die festen N-haltigen Reservestoffe sind selten anzutreffen, die Kohlenhydrate überwiegen weit (Saccharide, Öle, Fette). Stärke ist relativ selten. Meist treffen wir die gelösten Polysaccharide Graminin, Phleïn, Triticin. Die bis jetzt selten gefundenen Hemizellulosen haben in den Gräserrhizomen große Bedeutung. Sie kommen in allen untersuchten Stärkegräsern und bei vielen Zuckergräsern vor.

12. Das Grundgewebe der Stärkegräser ist mehr isodiametrisch, das der Zuckergräser langgestreckt und dünnwandig.

13. Der stomatäre Gaswechsel tritt zurück gegenüber dem kutikularen.

14. Als Durchlüftungsgewebe dienen Interzellularen und Lufthöhlen im Mark und der Rinde. Das Vorkommen von funktionierenden Spaltöffnungen ist ziemlich verbreitet.

15. Die zentrale Markhöhle und die Rindenhöhlen bei Stärkegräsern entstehen sekundär und lysigen durch Auflösen von Hemizellulosen. Die Rindenhöhlen der Zuckergräser sind schizogenen Ursprungs, ebenso die zentralen Markhöhlen.

16. Die Bedeutung der Kieselkurzzellen ist nicht ganz geklärt.

17. Zwischen Langzellenlänge und Boden besteht eine Relation. Die mesophytischen Gräser haben im Humus die längsten, im Sand die kürzesten Langzellen. Bei Xerophyten sind im Sand die längsten Zellen vorhanden.

18. Zwischen Transpirationsschutz, Kurzzellhäufigkeit, Langzellänge, Wellung und osmotischem Druck besteht ein deutlicher Zusammenhang. Hygrophyten, Wald- und andere Gräser feuchter Standorte haben wenig Kurzzellen und gerade ungewellte Langzellen. Haben sie größere Schwierigkeit, Wasser zu erhalten, so hilft ihnen ihre Eigenschaft als reines Zuckergras darüber hinweg. Sind sie Hygrophyten, so speichern sie die osmotisch wenig wirksame Stärke. Umgekehrt die xerophilen Gräser: hier Kurzzellreichtum, stark gewellte Langzellen, stark osmotisch wirkende Reservestoffe. Ein Hilfsmittel kann oft die anderen ersetzen.

19. Reservestoff und anatomische Struktur bedingen einander. Die aufgestellten Typen I—VII und XVIII sind Stärkegräser, die

Typen VIII—XVII Zuckergräser. Die Hemizellulosen vermögen das anatomische Bild wenig zu verändern.

20. Verschiedene Bodenarten können das anatomische Bild wenig beeinflussen, dazu müssen schon stärkere Faktoren wirken, wie sich bewegender Felsschutt etc.

21. Die Durchmesser der Siebröhren und die Größe der Pflanze stehen in direktem Zusammenhang.

22. Stärkegräser haben regelmäßige Bündel, die auch bei der Verkleinerung sich wenig verändern.

23. Zuckergräser besitzen fast immer wohlentwickelte Scheiden (Ausnahme *Catabrosa)*; bei Stärkegräsern schwankt ihre Ausbildung je nach ihrem biologischen Verhalten.

24. Der Beginn der Vegetation ist im Jahre sehr früh (Februar-März). Die Entleerung der Speicherorgane ist keine vollständige; schon im Juni und Juli wird ein Ansteigen der Reservemengen beobachtet. Der vorhandene reduzierende Zucker ist nicht Fruktose, wie vielfach angegeben (Reduktion von Kupfertartrat und Natronlauge erst nach Erwärmung). Das Verhalten der Gräser während der Vegetationsruhe ist ein anderes wie der Laubbäume.

25. Die Speicherung der Reservestoffe trifft man nur in älteren Rhizomteilen bei Stärkegräsern. Hier finden sich andere Formen von Reserve, wenigstens gar keine Stärke, dafür viele Proteïne und Hemizellulosen.

26. Die Gräser sind Stärke- und keine Fettpflanzen im Sinne A. Fischers.

27. Stärke findet sich besonders bei Hygrophyten und Xerophyten (spätes Austreiben und nur langsames Löslichwerden der Reserven). Die Zuckergräser kommen in allen biologischen Gruppen vor (schnelles Austreiben, schnelles Löslichwerden der Reserven). Hemizellulosen treffen wir bei Stärke- und vielen anderen Gräsern an.

28. Zwischen isodiametrischem Grundgewebe und Transpirationsverminderung (Einschalten von Querwänden) bei Stärkegräsern und prosenchymatischen Zellen bei Zuckergräsern mit hohem osmotischem Druck bestehen wahrscheinliche Beziehungen.

29. Der osmotische Druck bei Stärkegräsern schwankt zwischen 9 und 26 Atm., derjenige von Zuckergräsern zwischen 26—40 Atm. Die hemizellulosehaltigen Zuckergräser unterscheiden sich nicht von den reinen Zuckergräsern.

30. Die verschiedene Wasserkapazität des Bodens macht sich auch im osmotischen Druck geltend. Humus verlangt bedeutend niederen Druck als Ton, Sand oder gar der zähe Jurakalk.

6. Literaturverzeichnis.

1. Ambronn, H., Über Poren in den Außenwänden der Epidermiszellen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIV. 1882.)
2. Amelung, E., Über mittlere Zellgrößen. (Flora. Bd. LVII. 1892.)
3. Ascherson u. Gräbner, Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. II. Abt. I. 1898—1902.
4. Blackmann, F., Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. I and II. (Philosoph. Transact. Roy. Soc. of London. Vol. CLXXXVI. 1895.)
5. Blau, J., Vergleichend-anatomische Untersuchungen an schweizerischen Juncus-Arten. [Diss.] Zürich 1904.
6. Brockmann-Jerosch, Die Trichome der Blattscheiden bei Gräsern. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXXI. 1913.)
7. Czapek, Biochemie der Pflanzen. Bd. II. 1905.
8. Detmer, Botanische und landwirtschaftliche Studien auf Java. 1907.
9. Douliot, H., Recherches sur la croissance terminale de la tige des phanérogames. (Ann. d. Scienc. natur. Botan. Sér. VII. T. XI. 1890.)
10. Duval-Jouve, Sur une forme de cellules épidermiques qui paraissent propres aux Cyperacées. (Acad. d. Scienc. et Lettres de Montpellier. T. VIII.)
11. Eckstrand, A. G., u. Johannsen, C. F., Zur Kenntnis der Kohlenhydrate. (Ber. D. Chem. Ges. XX. 1884 u. XXI. 1888.)
12. Fischer, A., Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XII. 1889.)
13. Fischer, H., Über Inulin, sein Verhalten innerhalb und außerhalb der Pflanze. (Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanz. Bd. VIII. 1898.)
14. Fitting, H., Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. (Zeitschr. f. Bot. Bd. III. 1911.)
15. Flückiger u. Tschirch, Grundlagen der Pharmakognosie. 1885.
16. Freiberg, E., Über die Atmungsgröße der Sumpf- und Wasserpflanzen (Ber. v. A. Meyer, Landw. Versuchsstat. 1879.)
17. Grob, A., Beiträge zur Anatomie der Epidermis der Gramineenblätter. (Bibl. bot. H. 46. 1896.)
18. Güntz, Untersuchungen über die anatomische Struktur der Gramineenblätter und ihr Verhalten zu Standort und Klima. Mit dem Versuch einer auf dieselben gegründeten Gruppierung der Gramineen. [Diss.] Leipzig 1886.
19. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. 1909.
20. Heikertinger, Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tiere. (Biol. Centralbl. XXIV. 1913. H. 2.)
21. Hohnfeld, R., Über das Vorkommen und die Verteilung der Spaltöffnungen an unterirdischen Pflanzenteilen. [Diss.] Königsberg 1880.
22. Johannsen, J. F., Om gräsens quäfverfria reservnärings ämnen, särskildt de inulinartade Kolhydraten. (K. Svensk. Vet. Akad. Handl. Bd. XXIII. 1888/89.)
23. Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis. (Bibl. botan. H. 59. 1903.)
24. Laux, E., Beiträge zur Kenntnis der Leitbündel im Rhizom monokotyler Pflanzen. [Diss.] Berlin 1887.

25. Lecomte, Contribution à l'étude du liber des Angiospermes. (Ann. sc. nat. Bot. Sér. VII. T. X.)
26. Meyer, A., Drogenkunde. Bd. II. 1892.
27. Müller, A., Assimilationsgröße bei Zucker- und Stärkeblättern. (Jahrb. f. wiss. Bot. XL. 1911.)
28. Müller, H., Über den Graswurzelzucker und das Triticin, ein neues Kohlenhydrat in der Wurzel von *Triticum repens*. (Arch. f. Pharm. LII. 1873.)
29. Nägeli, Beiträge zur näheren Kenntnis der Stärkegruppe. 1874.
30. Neger, Eine abgekürzte Jodprobe. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXX. 1912.)
31. — Biologie der Pflanzen. 1913.
32. Ortmann, Beiträge zur Kenntnis unterirdischer Stengelgebilde. [Diss.] Jena 1886.
33. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 1897.
34. Pfitzer, E., Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. VII u. VIII. 1875–1876.)
35. Puriewitsch, R., Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXI. 1898.)
36. Raunkiaer, De Danske Blomster planters Naturhistorie. 1895—99.
37. Rothert, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Differenzen im primären und sekundären Bau der Stengel und Rhizome krautiger Pflanzen. [Diss.] Dorpat 1885.
38. Russow, E., Betrachtungen über die Grundgewebe und die Leitbündel aus vergleichend-morphologischem und phylogenetischem Standpunkt. (Jubiläumsschr. d. kgl. Univ. Dorpat. 1875.)
39. Sachs, J., Über einige Beziehungen der speziellen Größe der Pflanze und ihrer Organisation. (Flora. 1893.)
40. Schimper, Über Bildung und Wanderung der Kohlenhydrate in den Blättern. (Botan. Zeitg. 1881.)
41. Schinz u. Keller, Flora der Schweiz. 3. Aufl. T. I. 1908.
42. Schulze, E., Über die zur Gruppe der stickstoffreien Extraktstoffe gehörenden Pflanzenbestandteile. (Journ. f. Landwirtsch. 1904. Sep.-Abdr.)
43. Schwendener, Das mechanische Princip im Bau der Monokotylen. 1874.
44. — Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. (Abhlg. kgl. Akad. d. Wiss. z. Berlin. 1882.)
45. — Die Spaltöffnungen der Cyperaceen und Gramineen. (Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. z. Berlin. XXII. 1890.)
46. Senn, O., Der osmotische Druck einiger Epiphyten und Parasiten. (Verhdlg. d. naturf. Ges. in Basel. Bd. XXIV. 1913.)
47. Sierp, E., Über die Beziehungen zwischen Individuum, Organ- u. Zellgröße mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. (Jahrb. f. wiss. Bot. LIII. 1914.)
48. Sorauer, Über die Spaltöffnungen der Liliaceen. (Karstens botan. Untersuchungen.)
49. Stahl, E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. (Bot. Ztg. 1894.)
50. — Der Sinn der Mykorrhizenbildung. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXIV. 1900.)
51. – Pflanzen und Schnecken. (Jenaer Zeitschr. f. Naturwiss. 1888.)
52. Stieger, Untersuchung über die Verbreitung des Asparagins, des Glutamins, des Arginins, des Allantoins und der Hemicellulosen. [Diss.] Zürich 1913.
53. Strasburger, E., Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen. 1881.

54. Tunmann, Pflanzenmikrochemie. 1913.
55. Volkart, A., Gramina in: Kirchner, Loeb und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen von Mitteleuropa. 1908.
56. Wehmer, Die Pflanzenstoffe. 1911.
57. Westermaier, Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebes. (Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 1883.)
58. Winkler, H., Untersuchungen über die Stärkebildung in den verschiedenen Chromatophoren. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXII. 1889.)
59. Klein, L., Referat über Douliot 9. (Bot. Centralbl. XLVII. 1890.)

7. Figurenerklärung.

Fig. 1. Epidermisquerschnitt von *Festuca pulchella* (480)[1]).
Fig. 2. Epidermisquerschnitt von *Phalaris arundinacea* (480).
Fig. 3. Epidermisquerschnitt von *Poa nemoralis* (480).
Fig. 4. Epidermisquerschnitt von *Cynodon dactylon* (480).
Fig. 5. Epidermisquerschnitt von *Calamagrostis epigeios* (480).
Fig. 6. Epidermisquerschnitt von *Paspalum plicatum* (480).
Fig. 7. Epidermisstück von *Andropogon Halepensis* (480).
Fig. 8. Epidermisstück von *Phalaris arundinacea* (480).
Fig. 9. Langzelle von *Holcus mollis* (480).
Fig. 10. Langzelle von *Arundo phragmites* (480).
Fig. 11. Langzelle von *Calamagrostis epigeios* (480).
Fig. 12. Langzelle von *Hierochloë odorata* (480).
Fig. 13. Langzelle von *Calamagrostis arenaria* (480)
Fig. 14. Langzelle von *Poa nemoralis* (480).
Fig. 15. Langzelle von *Avena filifolia* (480).
Fig. 16—23. Korkkurzzellen von *Andropogon Halepensis* (480).
Fig. 24 - 25. do. von *Poa compressa* (480).
Fig. 26—29. do. von *Lygeum spartum* (480).
Fig. 30 - 31. do. von *Poa pratensis* (480).
Fig. 32—33. do. von *Calamagrostis neglecta* (480).
Fig. 34. do. von *Panicum virgatum* (480).
Fig. 35. do. von *Glyzeria plicata* (480).
Fig. 36. do. von *Paspalum plicatum* (480).
Fig. 37—38. Kieselkurzzellen von *Brachypodium ramosum* (480).
Fig. 39—41. do. von *Oryza clandestina* (480).
Fig. 42. do. von *Glyzeria aquatica* (480).
Fig. 43. do. von *Stupa calamagrostis* (480).
Fig. 44. do. von *Poa pratensis* (480).
Fig. 45—46. do. von *Luziola peruviana* (480).
Fig. 47. do. von *Calamagrostis neglecta* (480).
Fig. 48. do. von *Trisetum flavescens* (480).
Fig. 49—52. do. von *Andropogon Halepensis* (480).

---

[1]) Die eingeklammerten Zahlen geben die lineare Vergrößerung an.

Fig. 53, 53 A u. 54. Kieselkurzzellen von *Paspalum plicatum* (480).
Fig. 55. Verholzte Korkzelle von *Bromus inermis* (480).
Fig. 56. Trichom von *Panicum undulatifolium* (480).
Fig. 57—58. Trichom von *Milium effusum* (480).
Fig. 59. Trichom von *Phalaris arundinacea* (480).
Fig. 60. Trichom von *Trisetum flavescens* (480).
Fig. 61. Rhizomquerschnitt von *Andropogon Halepensis* (480).
Fig. 62. do. von *Alopecurus bulbosus* (22).
Fig. 63. do. von *Oryza clandestina* (22).
Fig. 64. do. von *Phyllostachys nigra* (22).
Fig. 65. do. von *Gymnothrix latifolium* (22).
Fig. 66. do. von *Glyzeria aquatica* (22).
Fig. 67. do. von *Glyzeria fluitans* (22).
Fig. 68. do. von *Glyzeria fluitans* (Detailbild) (75).
Fig. 69. do. von *Oryza hexandra* (22).
Fig. 70. do. von *Panicum repens* (22).
Fig. 71. do. von *Cynodon dactylon* (22).
Fig. 72. do. von *Luziola peruviana* (22).
Fig. 73. do. von *Poa compressa* (22).
Fig. 74. do. von *Avena pubescens* (22).
Fig. 75. do. von *Melica nutans* (22).
Fig. 76. do. von *Calamagrostis calamagrostis* (22).
Fig. 77. do. von *Bromus inermis* (22).
Fig. 78. do. von *Holcus mollis* (22).
Fig. 79. do. von *Cinna mexicana* (22).
Fig. 80. do. von *Triticum junceum* (22).
Fig. 81. do. von *Arundo phragmites* (22).
Fig. 82. do. von *Alopecurus alpinus* (22).
Fig. 83. do. von *Avena alpina* (25).
Fig. 85. Ausbildung einer doppelten Scheide von *Alopecurus alpinus* (480).
Fig. 86. Ausbildung einer doppelten Scheide bei *Avena alpina* (480).
Fig. 87. Phloëmtypus I bei *Panicum repens* (480).
Fig. 88. Phloëmtypus III bei *Poa compressa* (480).
Fig. 89. Phloëmtypus II bei *Glyzeria aquatica* (480).
Fig. 90. Phloëmtypus IV bei *Phyllostachys nigra* (480).
Fig. 91. Die beiden Gefäßbündelausbildungsarten bei *Calamagrostis epigeios* (480).
Fig. 92. Endodermis aus O-Scheiden bei *Panicum virgatum* (720).
Fig. 93. Endodermis aus U-Scheiden bei *Avena alpina* (720).
Fig. 94. Endodermis mit nach innen angrenzendem Bastring; Rinde dünnwandig: *Festuca pulchella* (480).
Fig. 95. Endodermis mit nach innen angrenzendem Bastring; Rinde auch verdickt: *Calamagrostis epigeios* (480).
Fig. 96. Ausbildung des Phloëms bei *Arundo phragmites* vom Aareufer (480).
Fig. 97. Ausbildung des Phloëms bei *Arundo phragmites* aus dem Bodensee (480).
Fig. 98. Rindenausbildung bei *Trisetum distichophyllum* aus Lägerboden, (480).

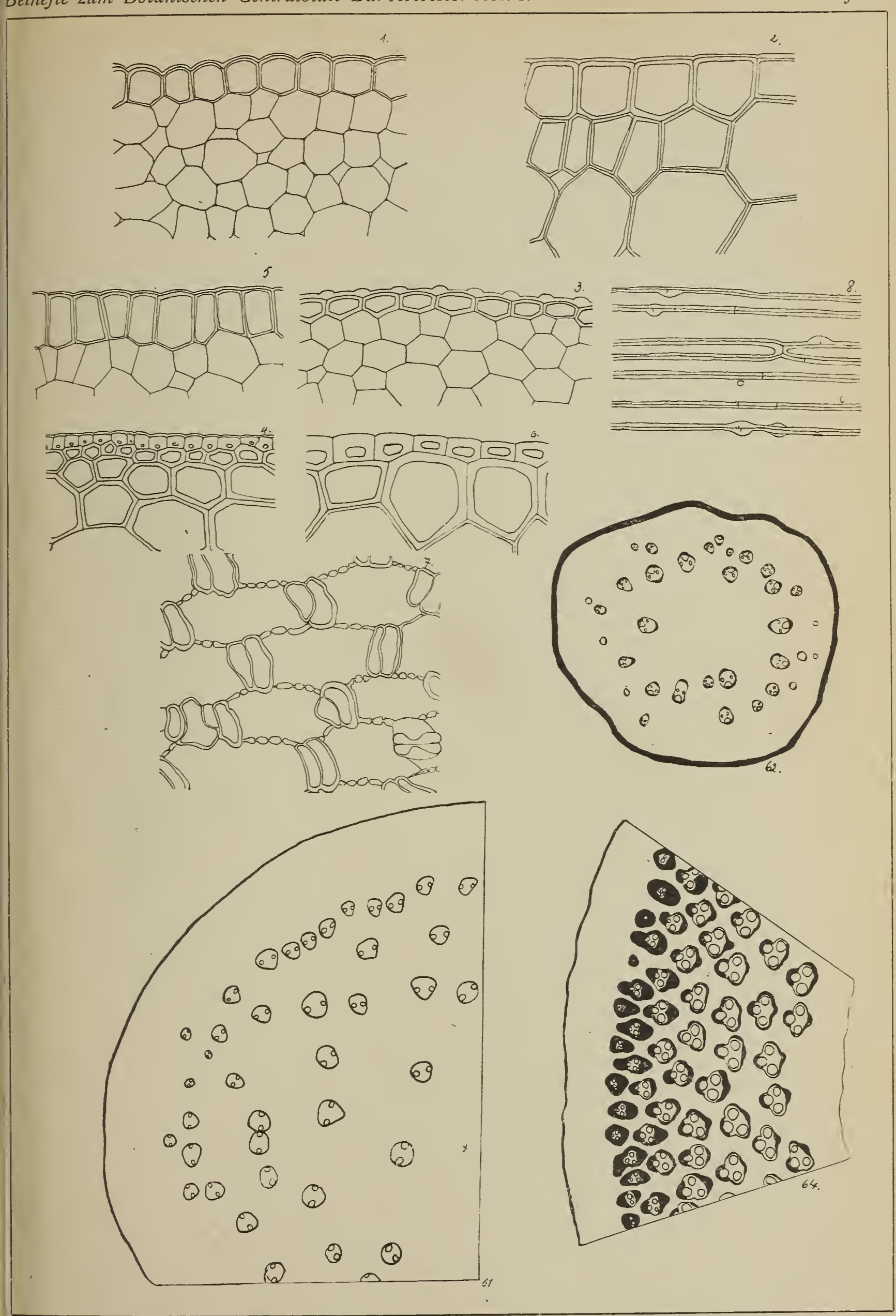
Fig. 99. Rindenausbildung bei *Trisetum distichophyllum* aus beweglichem Gerölle und Bündnerschieferschutt (480).

Fig. 100. Rindenparenchymzelle eines hemicellulosehaltigen Zuckergrases *Poa compressa* im Q. S. (480).

Fig. 101. Die nämliche im L. S. von *Hierochloë odorata* (480).

Fig. 102. Rindenparenchymzelle eines Stärkegrases: *Cynodon dactylon* im Q. S. (480).

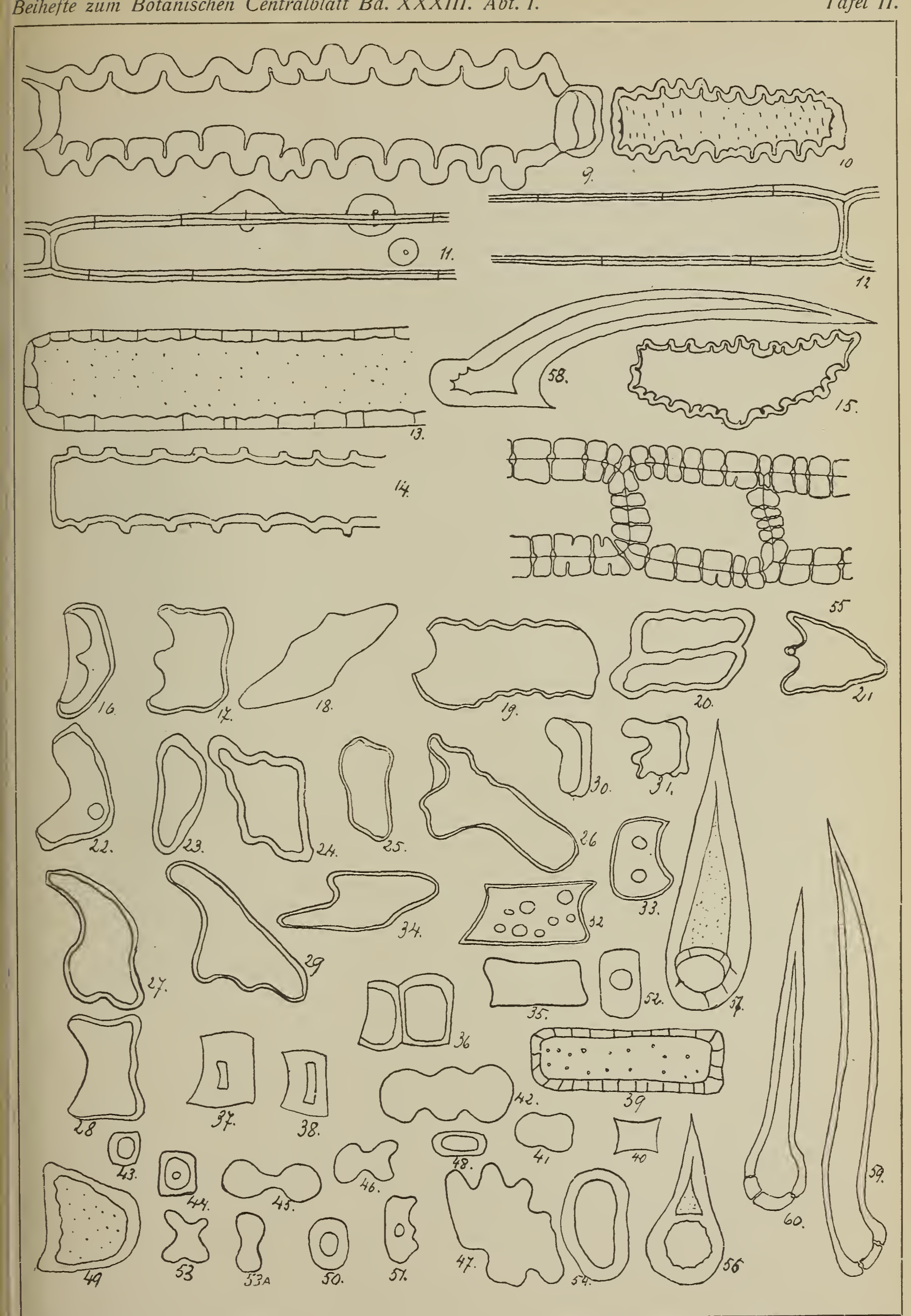
Fig. 103. Die nämliche im L. S. von *Andropogon Halepensis* (720).



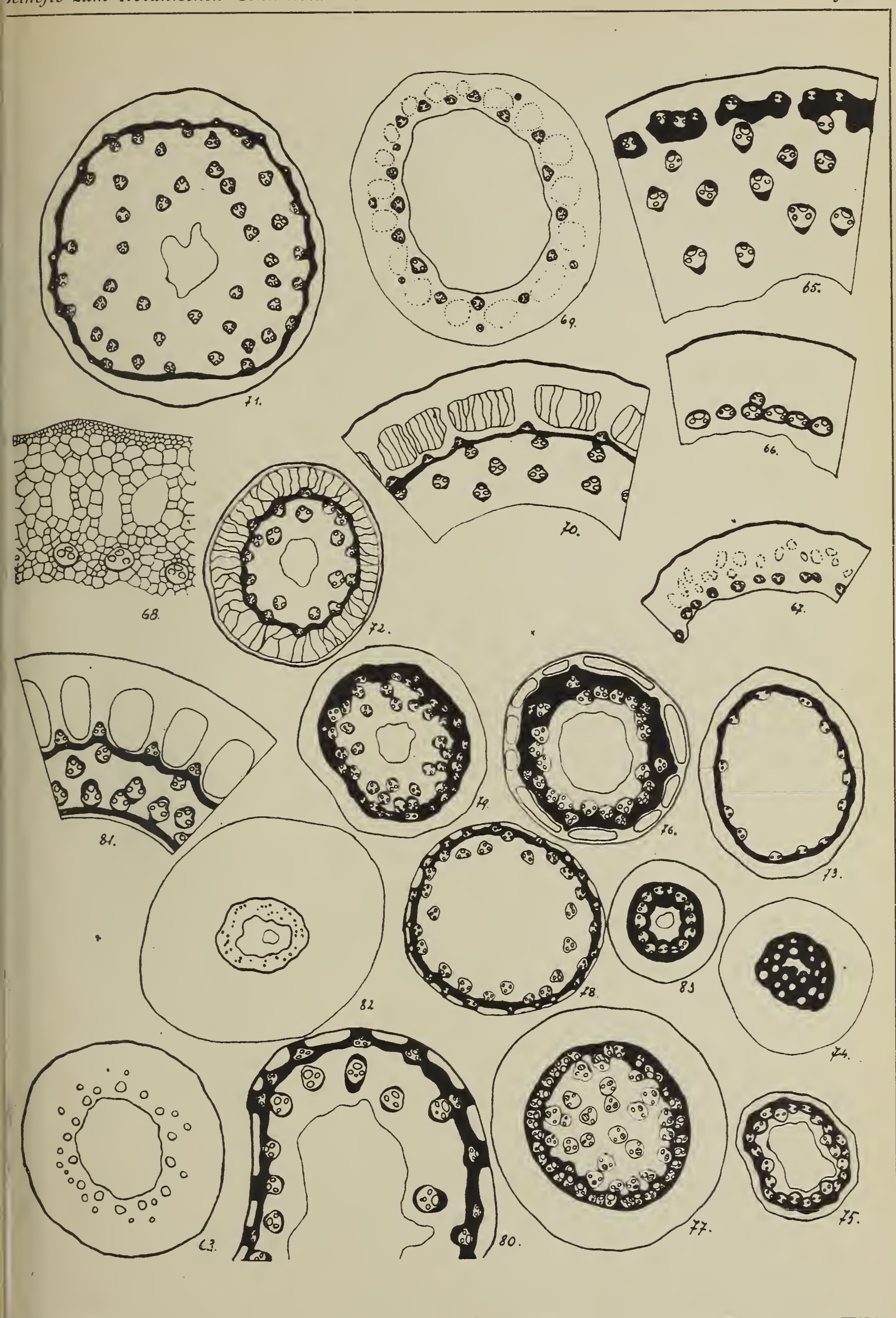
Fritz Wille gez.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY


9.
10
11.
12
13.
58.
15.
14.
55
16.
17.
18.
19.
20.
21
22.
23.
24.
25.
26
30.
31.
33.
34.
32
27.
29
35.
52.
57.
36
28
37.
38.
42.
39
43.
44.
45.
46.
48.
41
40
49
53
53A
50.
51.
47.
54.
56
60.
59.

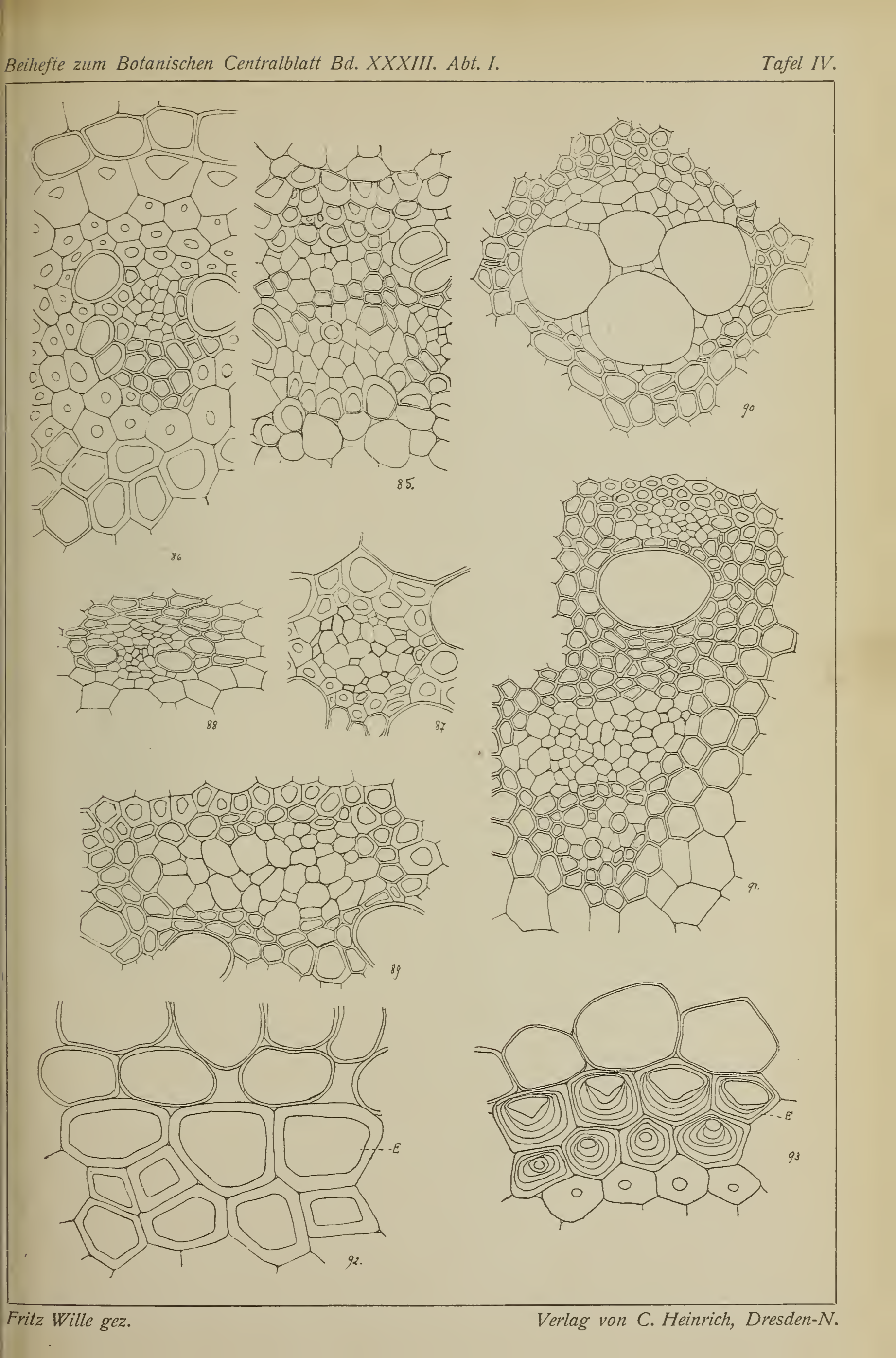
BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY



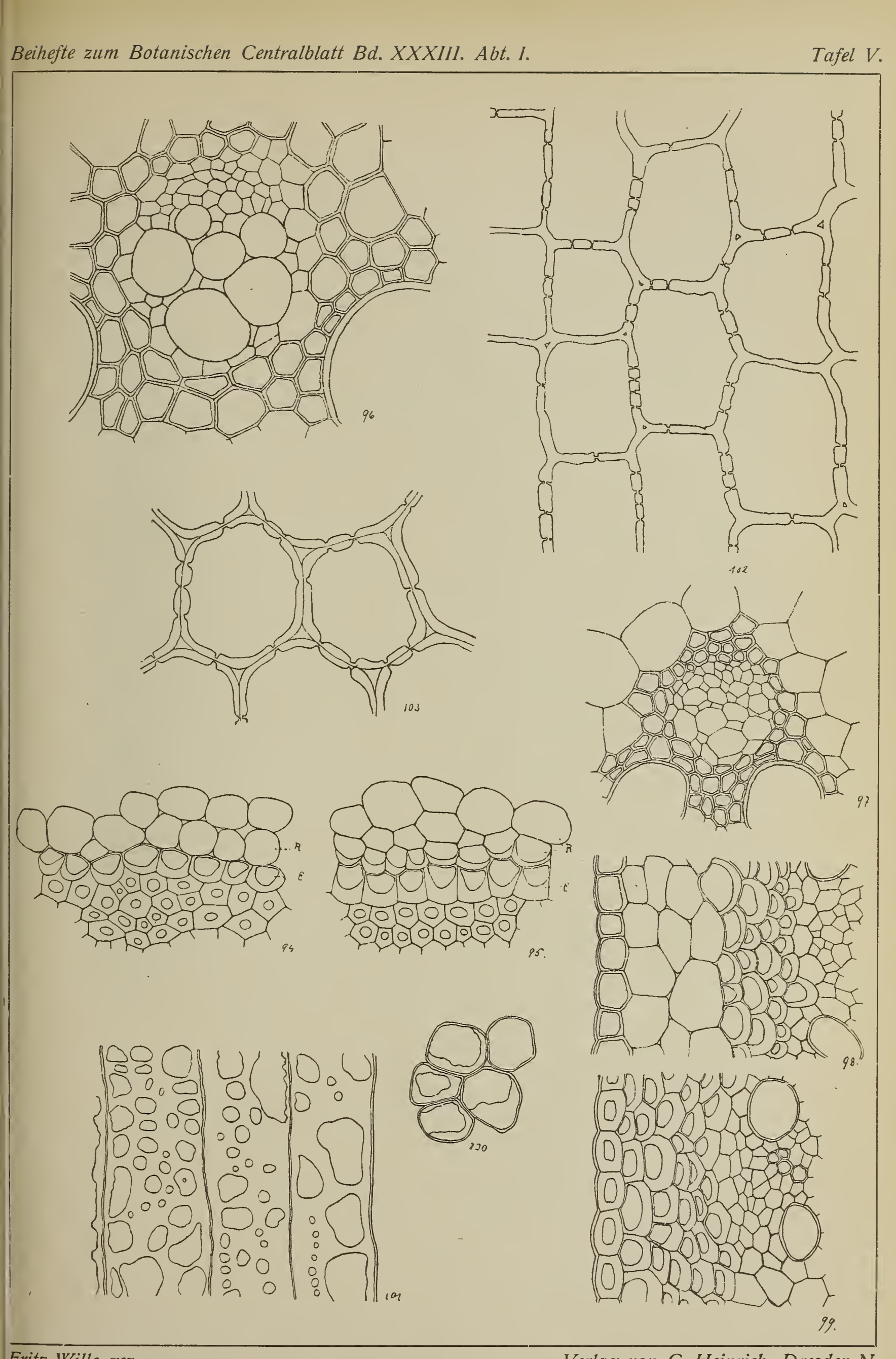
Fritz Wille gez.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY


86
85.
90
88
87
91.
89
E
92.
E
93

BRITISH MUSEUM
R D
NATURAL HISTORY



Fritz Wille gez. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: BH_33_1

Autor(en)/Author(s): Wille Fritz

Artikel/Article: Anatomisch-physiologische Untersuchungen am Gramineenrhizom 1-70