Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Pflanzen.

Von

Dr. Fritz Jürgen Meyer (Marburg/Lahn).

Mit 1 Abbildung im Text.

Inhaltsübersicht.

Einleitung 129
Kap. I. Die zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen von Professor Arthur Meyer und seinen Schülern aufgestellte und benutzte Nomenklatur 130
Kap. II. Endodermis und Zentralzylinder bei van Tieghem 140
Kap. III. Die Anfänge der Stelärtheorie bei van Tieghem und Strasburger 142
Kap. IV. Die weitere Ausbildung der Nomenklatur der Stelärtheorie . 145
Kap. V. Phylogenetische Spekulationen der späteren Stelärtheoretiker . 150
Kap. VI. Kritische Besprechung der Stelärnomenklatur und der sogenannten Stelärtheorie 153
Literaturverzeichnis 165

Einleitung.

In einer großen Reihe von Arbeiten, welche sich mit der Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Leitbündelsystemes, vorzüglich der Pteridophyten, beschäftigen, ist eine von van Tieghem erfundene Betrachtungsweise und eine im Anschluß daran entwickelte Nomenklatur benutzt worden, die mitsamt ihren Anwendungen auf die Phylogenie gewöhnlich als „Stelärtheorie“ bezeichnet wird. Die durch diese Richtung entwickelte Nomenklatur ist durch ihre Schwerfälligkeit und Verzwicktheit für die Beschreibung der Tatsachen sehr unzweckmäßig, so daß Herrn Prof. Arthur Meyer ihre weitere Anwendung in der deutschen Literatur recht

unerwünscht erscheint[1]), und er hielt es deshalb für vorteilhaft, wenn der Versuch gemacht würde, die Nomenklatur der sogenannten Stelärtheorie gleichsam zu übersetzen in eine leichter verständliche und für die Beschreibung der morphologischen Tatsachen geeignete Nomenklatur; als diese betrachtet Herr Prof. Meyer die von ihm und seinen Schülern weiter ausgebaute und an die neu gefundenen Tatsachen angepaßte Nomenklatur, welche de Bary in seiner „Vergleichenden Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne“ (1877) benutzt hat. Herr Prof. Meyer hat mir daher die Aufgabe gestellt, unter seiner Leitung die Geschichte der sogenannten Stelärtheorie und ihrer Nomenklatur kritisch zusammenzustellen, auf den Grad ihrer Brauchbarkeit zu prüfen und mit der Auffassung und Nomenklatur die des Herrn Prof. Meyer zu vergleichen.

Diese Arbeit erhält dadurch noch einen besonderen Wert, daß sie als Vorarbeit zu einer demnächst erscheinenden Abhandlung über den Bau und die Ontogenie der Wasserleitungsbahnen bei den Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen dienen soll. Das erste Kapitel dieser Arbeit muß die Grundlagen unserer Betrachtungsweise der Leitbündelsysteme, vorzüglich der Wasserleitungssysteme darlegen, da wir uns nur klar verständlich machen können, wenn wir von vornherein scharf definierte Begriffe, die den praktischen Bedürfnissen der Beschreibung angepaßt sind, zu unseren Auseinandersetzungen benutzen.

Kapitel I.

Die zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen von Prof. Arthur Meyer und seinen Schülern aufgestellte und benutzte Nomenklatur.

Die Grundlagen für eine Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Dikotyledonen sind nach Prof. Arthur Meyer im Anschluß an die de Barysche Nomenklatur schon bei Gerresheim (1912) und Rippel (1913) gegeben worden. Es ist dort die de Barysche Nomenklatur mit Rücksicht auf neuere Untersuchungen über die Leitungssysteme in Dikotyledonen erweitert worden. Für den allgemeinen Gebrauch bei der Beschreibung nicht nur der Dikotyledonen, sondern auch der übrigen Gefäßpflanzen sind diese Grundlagen nun noch weiter auszugestalten.

Ferner ist aber auch für die Beschreibung eine exakte Begriffsbestimmung von Rinde und Zentralzylinder sowie der Endo-

---

[1]) Die Nomenklatur der Stelärtheorie ist in der deutschen Literatur z. B. von Strasburger in seinen „Leitungsbahnen“ (1891), in seinem Lehrbuch (1911) und Praktikum (1902) benutzt, in den neuesten Auflagen durch die neuen Herausgeber aber schon wieder ausgemerzt (Lehrbuch, herausgegeben von Fitting, 1913; Praktikum, herausgegeben von Koernicke, 1913); ferner ist die Nomenklatur von Lotsy in seiner Stammesgeschichte (1909) und von Bower im Handwörterbuch der Naturwissenschaften (Artikel über Farne) angewandt worden.

dermis nötig. Alles dies soll deshalb in diesem Kapitel in der von Herrn Prof. Meyer angegebenen Weise von mir dargestellt werden.

Bei der Aufstellung des Systems der Begriffe wurde (Gerresheim, 1912, p. 2, und Rippel, 1913, p. 1) ausgegangen von den die Leitungsbahnen zusammensetzenden Elementen (Tracheen und Siebröhren) und fortgeschritten vom einfachen Zusammenschluß dieser einzelnen Elemente zu immer größeren Verbänden. Zweitens wurde bei jeder Gruppe zusammengehöriger Definitionen stets nur von einem bestimmten Gesichtspunkte ausgegangen. Aus Gründen der Zweckmäßigkeit sind im allgemeinen bei der Aufstellung der Begriffe alle möglichen Gesichtspunkte, der morphologische, der physiologische und der ökologische, berücksichtigt worden, mit Ausnahme des phylogenetischen, der ja nur ein rein theoretischer ist. Wie Herr Prof. Meyer schon früher (1907, p. 2; 1915, p. 2) andeutete, hält er es für notwendig, daß anstelle der einseitig physiologischen Betrachtung, wie sie z. B. in zeitweilig zweckmäßiger Weise Schwendener und Haberlandt vertreten haben, nun eine möglichst allseitige in der Anatomie Platz greifen muß, so daß, wie Herr Prof. Meyer sich ausdrückt, eine „allgemeine Anatomie“ zustande kommt. Auch wird die Morphologie immer die wichtigste und geeignetste Grundlage der Anatomie bleiben.

Wir werden zuerst die für die Leitbündel geltenden Begriffe, dann Rinde und Zentralzylinder und schließlich die Endodermis besprechen.

Die Leitbündel.

Wir werden hier die von Gerresheim (1912) und Rippel (1913) benutzte Nomenklatur zusammenstellen und da, wo es Herrn Prof. Meyer notwendig erscheint, vervollständigen.

Wir gehen aus von den einzelnen Tracheen. Diese teilen wir zunächst noch in Gefäße und Tracheiden ein (De Bary, 1877, p. 172 und 173).

Stehen mehrere Tracheen ihrer ganzen Länge nach in seitlicher Berührung, so bilden sie einen Tracheenstrang (Gerresheim, 1912, p. 2). Ist die Anordnung der diesen zusammensetzenden Tracheen eine unregelmäßige, so sprechen wir von einem Tracheenzug. Die Tracheen können dagegen auch regelmäßig in Platten angeordnet sein; liegen alle Tracheen einer solchen Platte in einer Ebene, im Querschnittsbilde also in einer Reihe, so haben wir eine einschichtige Tracheenplatte; außerdem gibt es aber auch zwei- und mehrschichtige Tracheenplatten. Tracheenzüge kommen z. B. in der Blattspindel von *Pimpinella peregrina* vor, Tracheenplatten finden sich z. B. in der Blattspindel von *Polemonium coeruleum* (Gerresheim, 1912, p. 2).

Ein Tracheenstrang kann im einfachsten Falle durch eine einzige Trachee repräsentiert werden. Solche einzelne Tracheen kommen z. B. in den Blattnerven höherer Ordnung vor.

Mehrere Tracheenstränge schließen sich zu einem Tracheenteil eines Leitbündels zusammen. Das zwischen den Tracheen-

strängen liegende Parenchym heißt Tracheenteilparenchym. Es ist in Tracheenteilen mit Tracheenplatten gleichfalls plattenförmig angeordnet, und wir sprechen daher in diesem Falle von Parenchymplatten. Nehmen in einem Leitbündel mit Tracheenzügen die trachealen Elemente einen größeren Raum ein als die parenchymatischen und werden letztere teilweise rings von Tracheen umschlossen, so entstehen Parenchymzüge (Gerresheim, 1912, p. 3).

Anstelle des Parenchyms können auch Ersatzfasern vorkommen. Ersatzfasern sind nach A. Meyer (1907, p. 99 und 191) Zwischenformen zwischen Parenchymzellen und Sklerenchymfasern. Sie sind lebend, dickwandig, spitz endigend und mit rundlichen oder spaltenförmigen Tüpfeln versehen. Ersatzfasern kommen z. B. in der Wurzel von *Levisticum officinale* und *Pimpinella Saxifraga* vor (A. Meyer, 1891, p. 350 und 353).

Drittens können in den Tracheenteilen neben den Tracheen noch Sklerenchymfasern auftreten. (Zur Definition der Sklerenchymfasern vergl. De Bary, 1877, p. 133ff., und A. Meyer, 1907, p. 51 und 99.)

Bezüglich der Anordnung der Ersatzfasern und der Sklerenchymfasern sind dieselben Fälle möglich wie bei den Parenchymzellen. Wir werden demgemäß die Bezeichnungen Ersatzfaserplatten und -züge und Sklerenchymfaserplatten und -züge anwenden.

Ein oder mehrere Sieb- und Tracheenteile setzen ein vollständiges Leitbündel oder kurz ein „Leitbündel“ zusammen (A. Meyer, 1907, p. 84, auch Gerresheim, 1912, p. 3). Besteht ein Leitbündel nur aus einem Tracheenteile oder nur aus einem Siebteile, so sprechen wir von einem unvollständigen Leitbündel (vergl. A. Meyer, 1907, p. 85). Der Zusatz „unvollständig“ soll in dem letzten Falle nie fortgelassen werden, da die einfache Bezeichnung „Leitbündel“ nur für vollständige Leitbündel angewandt werden soll.

Die Leitbündel teilen wir mit Rücksicht auf die gegenseitige Lage der Sieb- und Tracheenteile in radiale, konzentrische, kollaterale und bikollaterale ein (De Bary, 1877, p. 361ff., 352ff., 331ff.; A. Meyer, 1907, p. 85—86).

Bezüglich der gegenseitigen Lage von Sieb- und Tracheenteil in konzentrischen Leitbündeln wollen wir die von Haberlandt angewandte Unterscheidung in hadrozentrische und leptozentrische Bündel annehmen (Haberlandt, 1909, p. 318). Besitzt ein konzentrisches Leitbündel einen äußeren und einen inneren Siebteil, so soll es „bikonzentrisch“ heißen. Solche bikonzentrische Leitbündel kommen in Farnen vor.

Eine zweite Einteilung der Leitbündel beruht auf der Beobachtung der Frage, ob an der Grenze zwischen Tracheen- und Siebteil nach definitiver Ausbildung der Leitelemente noch meristematische Gewebe vorhanden sind oder nicht. Wir unterscheiden demnach offene und geschlossene Leitbündel. Bei den offenen Leitbündeln wollen wir von aktiv offenen und latent offenen

sprechen, je nachdem das vorhandene Meristem normalerweise nach der Ausbildung der primären Elemente tätig bleibt oder, wie in den Blattstielleitbündeln, seine Tätigkeit einstellt (Gerresheim, 1912, p. 3).

Eine dritte Einteilung der Leitbündel ist unter Berücksichtigung der äußeren Form der Bündel bei Gerresheim (1912, p. 4) und Rippel (1913, p. 1) gegeben worden. Diese Einteilung müssen wir ein wenig abändern. Bei Gerresheim und Rippel werden unterschieden: Zylinder-, Rinnen- und Rohrbündel. Ein Zylinderbündel soll auf allen Querschnitten kreisförmigen oder elliptischen Umriß haben und kollateral oder bikollateral sein; dagegen soll ein konzentrisches Leitbündel nicht zu den Zylinderbündeln gerechnet werden, sondern zu den Rohrbündeln. Ein Rinnenbündel besitzt einen mond- oder sichelförmigen Querschnitt. Es gehören dazu also gewisse kollaterale und bikollaterale Leitbündel. Ein Rohrbündel wird dadurch definiert, daß mindestens der Siebteil oder der Tracheenteil röhrenförmig ist. Demnach sind (nach Gerresheim) alle konzentrischen Leitbündel Rohrbündel.

Hier ist jetzt nach Herrn Prof. Meyer, wie gesagt, eine kleine Abänderung vorzunehmen. Es ist nämlich zweckmäßiger, nicht die Gestalt des ganzen Leitbündels ins Auge zu fassen, sondern nur die Form des Tracheenteiles, weil dann die in ihren Leistungen für die Wasserleitung und die mechanische Festigkeit gleichwertigen Leitbündel zu einem Typus zusammengefaßt werden. Wir definieren deshalb jetzt:

Ein Zylinderbündel ist ein Leitbündel mit auf dem Querschnitte annähernd kreisförmigem oder elliptischem Tracheenteile. Dazu gehören also gewisse kollaterale und bikollaterale Leitbündel und diejenigen konzentrischen Leitbündel, deren Tracheenteil massiv ist, d. h. in seiner Mitte kein Parenchym und keinen Siebteil enthält.

Ein Rinnenbündel ist ein Leitbündel mit rinnenförmigem Tracheenteile. Wir müssen also gewisse kollaterale und bikollaterale Leitbündel hierherstellen.

Ein Rohrbündel ist ein Leitbündel mit röhrenförmigem Tracheenteile. Dazu haben wir also alle konzentrischen Leitbündel zu rechnen, deren Tracheenteil nicht massiv ist, das sind erstens die konzentrischen Leitbündel mit einem Mark in der Mitte des Tracheenteils und zweitens die bikonzentrischen Leitbündel.

Als vierten Typus fügen wir diesen nun noch die bei Gerresheim und Rippel nicht mit berücksichtigten Leitbündel mit Tracheenteilen von plattenförmiger Gestalt hinzu, wie sie bei den Lycopodiaceen vorkommen (De Bary, 1877, p. 363). Wir bezeichnen sie als Plattenbündel.

Diese vier Typen bilden eine Gruppe für sich, welcher wir das radiale Leitbündel gegenüberstellen müssen, da es sich sowohl bezüglich seiner Wirkung bei der Wasserleitung, als auch bezüglich seiner mechanischen Leistung wesentlich von ihnen unterscheidet.

Schließlich bleibt uns jetzt noch die Zusammenfassung mehrerer Leitbündel zu einer Leitbündelgruppe übrig (Gerresheim, 1912, p. 4). Bezüglich der Anordnung der Leitbündel in Blatt und Achse können wir unterscheiden: Bündelgruppe mit unregelmäßiger Anordnung, Bündelrinne und Bündelrohr. Eine Bündelgruppe mit unregelmäßiger Anordnung ist dadurch charakterisiert, daß im Querschnittsbilde die Leitbündel unregelmäßig verteilt sind (bei den Monokotyledonen und z. B. bei *Heracleum spondylium* und anderen Umbelliferen mit vielbündeliger Blattspur; Gerresheim, 1912, p. 4). Bei Bündelrinnen und Bündelrohren sind die Leitbündel im Querschnitt auf einen Kreisbogen beziehungsweise auf einem vollen Kreise angeordnet. Es gibt naturgemäß Übergänge zwischen einem Bündelrohr und einem Rohrbündel; denn wenn die Leitbündel eines Bündelrohrs äußerst einfach gebaut sind, also im einfachsten Falle nur aus einem Tracheenstrang bestehen, so wird man das Bündelrohr nicht mehr von einem Rohrbündel unterscheiden können.

Weiterhin wollen wir Bündelgruppen, -rinnen und -rohre in lockere und dichte einteilen. Bei den lockeren nimmt das zwischen je zwei Leitbündeln liegende Parenchym einen größeren Raum ein als ein Leitbündel, bei den dichten einen geringeren. Beispiele: *Vicia* für lockere Bündelrinnen, *Erodium* für lockere Bündelrohre, *Dictamnus* für dichte Bündelrinnen und -rohre (Gerresheim, 1912, p. 4).

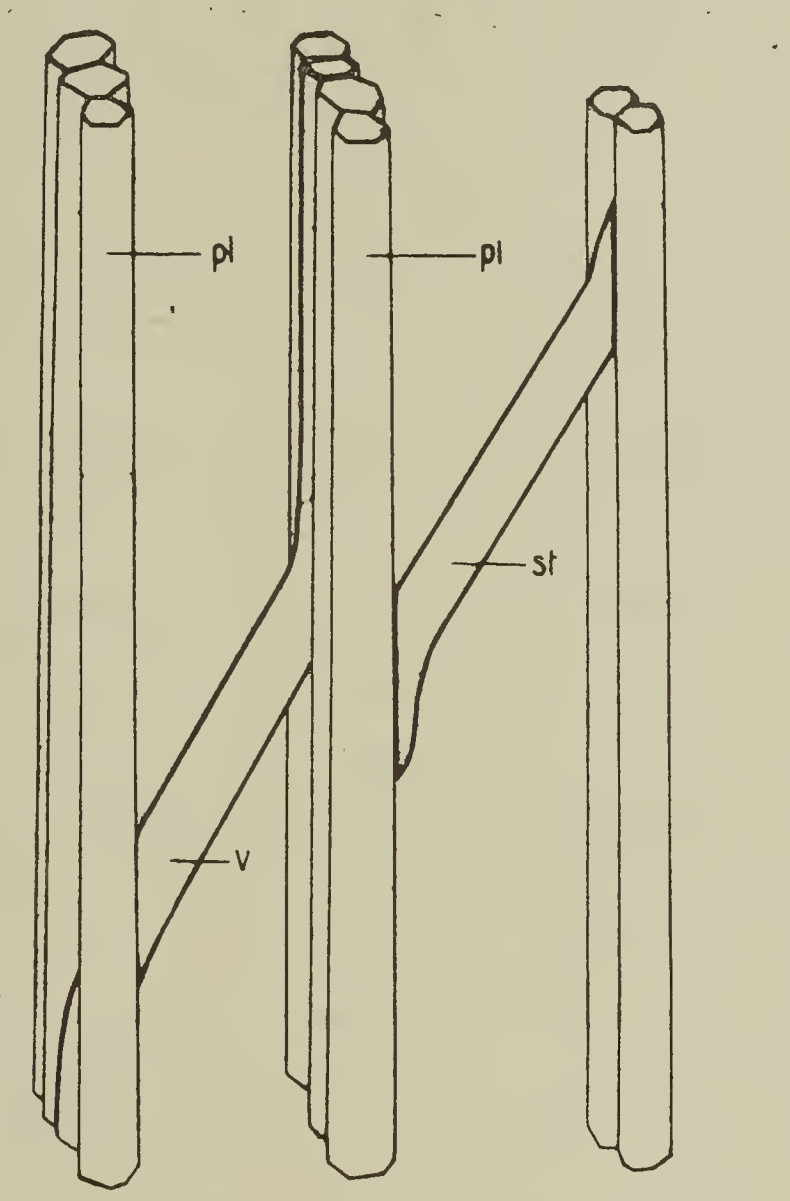
Wir gehen nun dazu über, die Bezeichnungen für die Art des seitlichen Zusammenhanges zunächst zwischen einzelnen Tracheen, dann zwischen Tracheensträngen und zum Schluß zwischen Leitbündeln zu besprechen. Dieser Teil der Nomenklatur ist auch schon in den Arbeiten von Gerresheim und Rippel entwickelt worden, muß aber nach Ansicht von Herrn Prof. Meyer etwas abgeändert und ergänzt werden. Zunächst wollen wir mitteilen, welche Bezeichnungen von Gerresheim und Rippel angegeben sind, und dann sollen die neuen und abgeänderten hinzugefügt werden.

Zwischen zwei sich berührenden Tracheen können die Tüpfelschließhäute resorbiert oder erhalten sein. Demgemäß sprechen wir von offener beziehungsweise halboffener Verbindung (Gerresheim, 1912, p. 6).

Unter den Verbindungen zwischen zwei Tracheensträngen wurde unterschieden zwischen diffusen und inneren Verbindungen. Die diffusen Verbindungen liegen im ganzen Tracheenteile zerstreut und kommen dadurch zustande, daß entweder eine Trachee aus einem Strang in einen Nachbarstrang übertritt, ohne dort sofort auszukeilen (Strangverbindung im engeren Sinne), oder indem sich eine Trachee derart zwischen zwei Stränge legt, daß sie mit dem einen Ende den einen Strang, mit dem anderen Ende den anderen Strang berührt, ohne aber auf einer längeren Strecke in einem der Stränge zu verlaufen (Strangbrücke). Die inneren Verbindungen kommen auf der dem Kambium zugewandten Seite des Tracheenteiles vor und bestehen darin, daß

sich in dem ganzen Tracheenteile zwischen je zwei Stränge eine oder mehrere Tracheen so zwischengelagert haben, daß sie mit den Strängen auf der ganzen Länge des Leitbündels in seitlicher Berührung stehen und der ganze Tracheenteil zu einem einzigen Strang wird (Gerresheim, 1912, p. 6).

Entsprechend sind dann Bündelverbindungen definiert. Es werden unterschieden Bündelverbindungen im engeren Sinne, bei denen Tracheen aus einem Leitbündel in ein benachbartes übertreten, und Bündelbrücken, die durch einzelne oder mehrere mit ihren Enden an die zu verbindenden Leitbündel angelagerten Tracheen gebildet werden (Gerresheim, 1912, p. 6).



Bei der Einteilung der Strangverbindungen sind bei Gerresheim und Rippel zwei verschiedene Gesichtspunkte gleichzeitig berücksichtigt worden. Diese wollen wir jetzt trennen. Außerdem ist infolge dieser Trennung eine Abänderung der Namen erforderlich geworden.

Zunächst wollen wir die Verbindungen nach der Art der Anlagerung der Verbindungsglieder einteilen in:

1. Strangsteg (= „diffusen Brücke“ bei Gerresheim, siehe Abbildung bei *st*).

2. Strangverbindung schlechthin (= „diffusen Strangverbindung“ bei Gerresheim, siehe Abbildung bei *v*).

3. Strangbrücken. Die Strangbrücken, die ungefähr den

„inneren Verbindungen“ bei Gerresheim entsprechen, wollen wir neu definieren:

Gerresheim (1912, p. 6—7) und Rippel (1913, p. 1) hatten von ihren „inneren Verbindungen“ ausgesagt, daß sie alle Tracheenstränge eines Tracheenteiles auf der ganzen Länge des Leitbündels miteinander verbänden, so daß ein Tracheenteil mit mehreren Tracheenplatten oder -zügen in einen einzigen Tracheenstrang übergehe. Wir wollen jetzt aber schon dann von einer Strangbrücke sprechen, wenn nur zwei Stränge durch sie miteinander verbunden sind. Überdies braucht eine Brücke sich nicht über die ganze Länge des Leitbündels zu erstrecken. Je nachdem die Brücken zwei Tracheenstränge auf der ganzen Länge des Leitbündels ohne Unterbrechung verbinden oder nur auf einer kurzen Strecke, nennen wir sie durchgehende oder unterbrochene Brücken. Unterbrochene Strangbrücken kommen z. B. in dem Blattmittelnervleitbündel von *Viola tricolor* vor (Fr. J. Meyer, 1915, p. 33). Eine durchgehende Strangbrücke scheint von Gerresheim bei *Polemonium coeruleum* beobachtet zu sein (vergl. Gerresheim, 1912, p. 16); wenigstens hat Gerresheim eine Strangbrücke über etwa 2 mm verfolgen können.

Zweitens wollen wir nun die Verbindungen nach ihrer Lage im Tracheenteil einteilen. Es kommen in dieser Hinsicht zwei verschiedene Fälle vor:

1. können Verbindungen zu jeder Zeit angelegt werden und daher in dem ganzen Tracheenteile zerstreut vorkommen; solche Verbindungen wollen wir als diffus bezeichnen.

2. können die Verbindungen auf einen bestimmten Teil des Tracheenteils beschränkt sein, und zwar sind sie dann in den bis jetzt bekannten Fällen immer auf die jüngsten, also dem Meristem zugewandten Teile beschränkt; deshalb wollen wir sie als innere Verbindungen bezeichnen.

Es hat sich — wenigstens so weit die Untersuchungen hierüber bis jetzt reichen — ergeben, daß Strangverbindungen und -stege immer diffus auftreten, die Brücken dagegen immer innere Verbindungen sind.

Die Verbindungen zwischen Tracheensträngen kommen entweder auf jeder Höhe des Leitbündels vor oder sie sind auf gewisse „Strangverbindungszonen“ beschränkt.

Analog der ersten Einteilung der Strangverbindungen führen wir auch die Einteilung der Bündelverbindungen durch; wir unterscheiden jetzt:

1. Bündelverbindungen im engeren Sinne (auch bei Gerresheim so genannt),

2. Bündelstege („Bündelbrücke“ bei Gerresheim).

Ein den Strangbrücken entsprechender Typus, der als Bündelbrücke zu bezeichnen wäre, wäre möglich, ist aber noch nicht gefunden worden.

Rinde und Zentralzylinder.

Die Begriffe Rinde und Zentralzylinder werden von verschiedenen Autoren verschieden gebraucht, zum Teil werden auch andere Bezeichnungen angewandt; deshalb wird es zweckmäßig sein, die in den wichtigsten Lehrbüchern benutzten Namen anzugeben, zuvor aber kurz auseinanderzusetzen, in welchem Sinne wir sie anwenden wollen.

Herr Prof. Meyer (vergl. 1907, p. 94, 96, 192, und Mager, 1907, p. 2) benutzte bisher wesentlich die herkömmlichen Bezeichnungen für die verschiedenen Rindenarten. Um die Unklarheit der Nomenklatur zu vermeiden, welche jetzt durch die verschiedenartige Verwendung des Namens Rinde hervorgerufen wird, will er jetzt die verschiedenen Gewebe folgendermaßen benennen:

Herr Prof. Meyer spricht zuerst von Peridrom und Zentralzylinder dann, wenn sich das Gewebe von primär gebauter Achse oder Wurzel, sowie das von Blattstiel, Blattspindel oder Blattnerv deutlich in eine zentrale und eine periphere Gewebsmasse gliedert. Peridrom und Zentralzylinder können durch eine Zylinderendodermis getrennt sein (z. B. in der Phanerogamenwurzel) oder nicht (Lycopodiaceenwurzel) (Prof. Meyer bei Mager, 1907, p. 2). Ist eine Zylinderendodermis entwickelt, so reicht also das Peridrom bei den betreffenden Organen bis zu dieser. Bei sekundär verdickten Achsen und Wurzeln bleibt diese Bezeichnung in Geltung, solange das Peridrom erhalten ist. Dann gehört unter Umständen auch das Periderm zum Peridrom. — Als Innenrinde bezeichnen wir in den Achsen der Angiospermen und Gymnospermen die Gewebe zwischen der äußeren Zentralzylindergrenze und der Innengrenze der Siebteile der primären Leitbündel. — Das vom Kambium einer Wurzel, Achse oder Blattspindel nach außen abgeschiedene, die Siebröhren enthaltende Gewebe, das früher (A. Meyer, 1907, p. 96, 99, 192) „sekundäre Rinde“ genannt wurde, ist jetzt als Siebteil eines Rohr- oder Zylinderbündels, welches sich aus einem radialen Leitbündel oder einem Bündelrohr entwickelt hat, zu betrachten und soll als sekundärer Rindenteil bezeichnet werden. Rinde in dem vom Laien und Techniker gebrauchten Sinne ist alles, was beim sekundär verdickten Organ außerhalb des Kambiums liegt.

De Bary (1877) nennt das Peridrom der im primären Bau befindlichen Achsen und Wurzeln der Dikotyledonen „Außenrinde“ (p. 418), das Peridrom der Monokotyledonen nennt er „Rinde“ (p. 384, 421), und ebenso bezeichnet er den sekundären Rindenteil der Dikotyledonenachsen und -wurzeln (p. 472). An der „Rinde“ der Dikotyledonen unterscheidet er „Bastzone“ und „Außenrinde“ (p. 472).

Van Tieghem (1898, p. 29) faßt alles, was von einer Endodermis umgeben ist, als Zentralzylinder auf und bezeichnet das außerhalb des Zentralzylinders (oder außerhalb der Zentralzylinder) liegende Gewebe ausschließlich der Epidermis als Rinde. Da van Tieghem aber die Endodermis nicht scharf definiert, so kommen

bei ihm auch Fälle vor, wo er von Rinde und Zentralzylinder spricht, ohne daß eine Endodermis existiert und ohne daß eine Gliederung in Peridrom und Zentralzylinder vorliegt.

Haberlandt (1909) unterscheidet in Achsen und Wurzeln von primärem Bau auch Zentralzylinder und primäre Rinde oder Außenrinde (p. 326, 342); unsern sekundären Rindenteil bezeichnet er als sekundäre Rinde (p. 596—97).

Ist ein Organ nicht in Peridrom und Zentralzylinder differenziert, so soll es äqual heißen. In solchen äqualen Organen liegen die Leitbündel, die von einer Endodermis umgeben sind oder nicht, in einem „homogenen“ Gewebe, d. h. in einem Gewebe, das nur nichtleitende Elemente enthält; diese brauchen dagegen nicht gleichartig zu sein, sondern können parenchymatisch, sklerenchymatisch oder kollenchymatisch sein. Als Bezeichnung für solches Gewebe findet man gewöhnlich den Namen „Grundgewebe“. Dieser ist von Sachs (1868, p. 100) eingeführt worden für „diejenigen Gewebemassen einer Pflanze oder eines Organes, welche nach Anlage und Ausbildung der Hautgewebe und der Fibrovasalstränge noch übrig bleiben“. De Bary (1877, p. 122) und spätere deutsche Autoren haben die Bezeichnung übernommen; auch französische Botaniker sprechen von einem „tissue fondamental“, daneben benutzt freilich van Tieghem auch den Ausdruck „écorce commune“ (van Tieghem et Douliot, 1886, III, p. 276; van Tieghem, 1891, p. 1370) und „masse générale du corps“ (van Tieghem et Douliot, 1886, III, p. 276).

Falls bei unseren Beschreibungen ein Name für die nichtleitenden Gewebe eines nicht in Peridrom und Zentralzylinder differenzierten Organes notwendig ist, so wollen wir auch „Grundgewebe“ anwenden; aber es sollen dann diejenigen Gewebe verstanden werden, die neben den Leitbündeln in Achse, Wurzel usw. vorkommen; also es sollen auch die Hautgewebe mit einbegriffen sein, da es sich ja nur um eine Scheidung zwischen den leitenden und den übrigen Elementen handeln soll.

Bezüglich des inneren Baues eines Organs, das sich in primärem Zustande befindet, sind nun also die folgenden drei Haupttypen zu unterscheiden:

1. Das Organ ist in Peridrom und Zentralzylinder differenziert; der Zentralzylinder besitzt eine Endodermis.
2. Das Organ ist in Peridrom und Zentralzylinder differenziert; der Zentralzylinder besitzt keine Endodermis.
3. Das Organ ist äqual.

Die Endodermis.

Unter einer Endodermis verstehen wir (vergl. A. Meyer, 1907, p. 51) eine interzellularfreie, stets einschichtige Scheide, die immer aus typischen Endodermzellen besteht. Das wichtigste Charakteristikum der Endodermzelle ist der Kasparische Streifen auf den Radialwänden. (Über die mikrochemischen Reaktionen

der verschiedenen Entwicklungsstadien der Endodermiszellen vergl. A. Meyer, 1907, p. 181.)

Je nachdem eine Endodermis einen Zentralzylinder oder ein Leitbündel umschließt, soll sie als Zylinderendodermis (A. Meyer, 1907, p. 71, und H. Müller, 1906, p. 67) oder als Leitbündelendodermis (A. Meyer, 1907, p. 84) bezeichnet werden.

Leitbündelendodermen sind nach Mylius (1912, p. 41) in Blättern im allgemeinen nicht vorhanden, wenn in der Achse keine Zylinderendodermis ist. Umgekehrt sind im Blattstiel in der Regel Leitbündelendodermen vorhanden, wenn der Zentralzylinder der Achse eine Endodermis besitzt.

Im allgemeinen sind die Endodermen geschlossene Scheiden, doch kommen auch nicht ganz geschlossene vor; solche unterbrochene Scheiden fand Müller (1906) z. B. bei *Iris*-Spezies (p. 71), *Tradescantia* (p. 72), Mylius (1912) z. B. bei *Potentilla* (p. 39).

Nach Mylius (1912, p. 39) sind die Zylinderendodermen in den oberirdischen Achsen überhaupt meist nur in den unteren Teilen ausgebildet, so z. B. bei *Potentilla alba, Spiraea aruncus* und *Spiraea Ulmaria;* bei *Sanguisorba officinalis* reichen sie bis zum letzten Viertel der Blütenstandachse, bei *Alchemilla vulgaris* bis unmittelbar an den Blütenstand heran und bei *Fragaria vesca* sogar bis in diesen hinein. Unterbrochene Leitbündelendodermen hat Mylius (1912, p. 39) z. B. bei *Potentilla fruticosa* gefunden, wo sie nur auf der Unterseite der Leitbündel ausgebildet sind.

Die Endodermen sind als selbständige Schicht aufzufassen, als physiologische Scheide zwischen den Leitungsbahnen und den diese umgebenden Geweben. Man hat keinen stichhaltigen Grund dafür, sie, wie es z. B. van Tieghem allgemein tut, zum Peridrom zu rechnen. Entwicklungsgeschichtlich kann sie nämlich erstens mit den Zellen des Zentralzylinders und zweitens mit der äußersten Peridromschicht gemeinsame Initiale besitzen. Die für diese beiden Fälle von verschiedenen Autoren gegebenen Belege sind zum Teil auf nur mangelhafte Untersuchungen gestützt; es gibt aber auch für beide Fälle vollkommen einwandfreie Beispiele. Auf exakten und zuverlässigen Untersuchungen beruhen die Angaben von Plaut (1909, p. 58), der gezeigt hat, daß bei den Equisetaceen die Endodermis und die äußerste Schicht des Zentralzylinders gemeinsame Initialzellen besitzen. Plaut hat in Längsschnitten die Endodermzellen und die diesen benachbarten äußersten Zellen des Zentralzylinders in der Richtung zum Vegetationspunkte bis dahin verfolgt, wo durch Tangentialteilung einer Zelle eine embryonale Endodermzelle (noch ohne Kasparischen Streifen) und eine Zentralzylinderzelle entstanden (siehe Zeichnung bei Plaut, p. 58). Beispiele für den Fall, daß Endodermzellen und Rindenzellen aus gemeinsamen Initialzellen hervorgehen, liefert Mager (1907, p. 8). Er hat dies nachgewiesen für Marsiliaceen und Salviniaceen. Es gibt also in der Tat sowohl Fälle, in denen die Endodermis entwicklungsgeschichtlich zum Zentralzylinder zu rechnen wäre, als

auch solche, in denen sie zum Peridrom gehörte. (Weitere Literatur besonders Bäsecke, 1908; Krömer, 1903; Rumpf, 1904, p. 7, 19, Tafel IV, Figur 94; Russow, 1873, p. 195, Figuren 183, 184, 185; aber auch Nägeli und Leitgeb, 1868, p. 74, 111; Lachmann, 1885, p. 605; Strasburger, 1891, p. 446; van Tieghem et Douliot, 1888, III, p. 366, 530, Figuren 390, 393, 572.)

Kapitel II.

Endodermis und Zentralzylinder bei van Tieghem.

Ehe ich auf die Besprechung der Begründung der Stelärtheorie durch van Tieghem eingehe, muß ich auseinandersetzen, was van Tieghem unter einer Endodermis und einem Zentralzylinder versteht, da diese beiden Begriffe von fundamentaler Bedeutung in van Tieghems Arbeiten sind.

Zum ersten Mal macht van Tieghem in seiner Arbeit „Recherches sur la symétrie de la structure des plantes vasculaires“ (1870) zahlreiche Angaben über Endodermen (vergl. z. B. p. 60, 71, 77, 78, 84, 105, 115, 124 usw.). Er bezeichnet sie dort noch im allgemeinen als „membrane protectrice“ oder in einzelnen Fällen als „gaîne protectrice“ und versteht darunter immer die innerste Rindenschicht. Die Zellen dieser Schicht sollen charakterisiert sein durch einen Rahmen von gestaffelten Falten (un cadre de plissements échelonnés) auf den Radialwänden. Als zweites Merkmal kann eine hufeisenförmige Wandverdickung hinzutreten. Diese Definition der Endodermis weicht von unserer jetzigen wesentlich dadurch ab, daß sie die Existenz des Kasparischen Streifens nicht als notwendiges und hinreichendes Kriterium fordert, sondern in erster Linie die Topographie der Endodermis als Charakteristikum betrachtet, und zweitens eine Faltung, die nicht von dem Kasparischen Streifen herzurühren braucht. Dadurch kommt es nun in der Tat, daß van Tieghem Schichten, die nicht aus Endodermzellen bestehen und somit keine Endodermen in unserm Sinne sind, als membrane protectrice und später als Endodermen bezeichnet. So z. B. soll die Wurzel von *Lycopodium* eine membrane protectrice besitzen (p. 84), aber nach Mager (1907, p. 35) kommen bei den Lycopodiaceen keine Endodermen vor.

In seinen späteren Arbeiten (von 1886 an) nimmt van Tieghem auch den Namen „Endodermis“ an; er betont aber immer noch in erster Linie, daß die Endodermis die innerste Schicht der Rinde oder des Grundgewebes ist (vergl. z. B. 1888, I, p. 377).

In seinen beiden Lehrbüchern (1891 und 1898) gibt van Tieghem kurze Zusammenfassungen der Eigenschaften der Endodermis. Die Wurzelendodermis charakterisiert er (1891, p. 674) bei der Besprechung der Wurzelrinde mit den Worten: „Enfin l'assise la plus interne et aussi la plus jeune de cette couche, exactement superposée aux précédentes, est formée de cellules à membranes subérisées, fortement unies entre elles et comme en-

grenées par un cadre de plissements échelonnés le long de leur faces latérales et traverses. . . . . C'est endoderme, qui entoure comme d'une ceinture le cylindre central." Die Achsenendodermis beschreibt van Tieghem in dem Absatz über die Achsenrinde (1891, p. 738—739) folgendermaßen: „L'assise la plus interne, qui est l'endoderme, offre fréquemment, sur les faces latérales et traverses de ses cellules, des plissements échelonnés et subérisés, qui la caractérisent comme tissu subéreux plissé et la rendent tout semblable à l'endoderme de la racine" — In seinen Eléments de Botanique (1898) gibt van Tieghem die gleiche Beschreibung der Endodermis, fügt aber noch hinzu (p. 84): „Vers le milieu des faces latérales et traverses, la membrane sans épaissir, s'est subérisée le long d'une bande étroite formant autour de chaque cellule un cadre rectangulaire."

Das wichtigste, was wir diesen Beschreibungen zu entnehmen haben, ist, daß van Tieghem stets die innerste Rindenschicht als Endodermis bezeichnet, wenn er auch sonst bei der Angabe der übrigen Eigenschaften der Endodermis nicht immer das gleiche aussagt.

Zwei Beispiele mögen zeigen, welche Konfusion durch diese Definition der Endodermis hervorgerufen wird:

Existiert zwischen dem peripheren und dem zentralen Gewebe einer Achse keine scharfe Grenze, so ist man natürlich auch nicht berechtigt, von einer innersten Schicht der Rinde zn sprechen. In diesen Fällen ist also die van Tieghemsche Definition eigentlich hinfällig; aber trotzdem konstruiert sich dann van Tieghem eine Grenze zwischen dem peripheren und dem zentralen Gewebe und bezeichnet diese innerste Schicht der „Rinde" als Endodermis, auch wenn sie keine der charakteristischen Eigenschaften der Endodermis besitzt. So z. B. behauptet er (1890, p. 365 ff.), daß die Equiseten mit einer äußeren Zylinderendodermis alle auch eine innere Endodermis besitzen. In Wirklichkeit gibt es aber auch solche Spezies, die nur eine Außenendodermis haben. Bei diesen soll nach van Tieghem aber ebenfalls eine Innenendodermis existieren, nur seien die „plissements subérisés" nicht entwickelt.

Mit diesem speziellen Beispiele steht eine allgemeine Bemerkung in den Lehrbüchern voll in Einklang. In den Eléments de Botanique (1898, p. 170) gibt van Tieghem eine Zusammenfassung der Eigenschaften der Endodermis einschließlich der möglicherweise sekundär auftretenden Eigenschaften, und zum Schluß sagt er: „Quand tous ses caractères font défaut à la fois, la distinction de l'endoderme devient plus difficile." Eine ähnliche Aussage findet sich auch in dem Traité (1891, p. 752).

Ein weiterer Fall, in dem Zellen einer van Tieghemschen Endodermis keinen Kasparischen Streifen enthalten, liegt bei der Beschreibung der „endoderme dédoublée" der Gefäßkryptogamen vor (siehe van Tieghem, 1888, II, p. 404 ff.; 1898, p. 170).

Van Tieghems Definition des Zentralzylinders läßt sich kurz folgendermaßen zusammenfassen: Ein Zentralzylinder wird zusammengesetzt aus ringförmig angeordneten Leitungselementen

und dem „conjonctif“. Das conjonctif besteht, falls es vollkommen ausgebildet ist, aus dem Mark, den Markstrahlen und dem Perizykel; es brauchen aber diese Bestandteile nicht alle vorzukommen. Jeder Zentralzylinder ist von einer Endodermis umgeben.[1]) (van Tieghem und Douliot, 1886, III, p. 275; van Tieghem, 1891, p. 674, 738—739; van Tieghem, 1898, p. 84, 160.)

Kapitel III.

Die Anfänge der Stelärtheorie bei van Tieghem und Strasburger.

Den ersten Anlaß zur Bildung des Begriffs der Stele und der Stelärtypen gab van Tieghem die Untersuchung der Achse von Primeln, bei denen er einen von dem gewöhnlichen Bau der Dikotyledonen-Achsen abweichenden Bau des Leitungssystems fand.

Nach Vaupell (1885, p. 3, 13, 15) handelt es sich bei den betreffenden Primeln um im Grundgewebe zerstreut liegende gewöhnliche Leitbündel wie bei den meisten Monokotyledonen. — Kamienski (1875, p. 24) gibt an, daß die Holzelemente von den Siebelementen außen und auf beiden Seiten umgeben werden und daß jedes Leitbündel von einer Endodermis eingehüllt wird. — De Bary (1877, p. 353) sagt, für die kleineren Leitbündel der Achse gelte die kollaterale Anordnung. „Die größeren Bündel des Stammes von *Primula Auricula* zeigen dagegen konzentrische Ordnung, die engen Erstlinge in der Mitte, die weiten Gefäße, Siebteil und Endodermis sukzessive ringsum. Es ist einleuchtend, daß dieser Bau durch die häufigen Vereinigungen der kleineren kollateralen Bündel zustande kommen mag.“

Demgegenüber meint van Tieghem (1886, I, p. 99—100), es handele sich hier nicht um konzentrische Leitbündel, sondern um Zentralzylinder. Aus der Begründung dieser Ansicht durch van Tieghem seien folgende Punkte herausgehoben: „D'abord tout autour de chaque cordon libéro-ligneux, le parenchyme dispose ses cellules régulièrement à la fois en séries radiales et en assises concentriques, avec méats quadrangulaires interposés, absolument comme il le fait autour du cylindre central de la plupart des racines et de certaines tiges. La dernière de ces assises prend les plissements caractéristiques de l'endoderme et enveloppe immédiatement le cordon. Celui commence, sous l'endoderme, par une ou deux assises de parenchyme, forment un péricycle dans lequel prennent naissance les racines adventives. Puis viennent un certain nombre de groupes libériens . . . . . équidistants sur toute la périphérie du cordon, séparés l'un de l'autre par des cellules ordinaires, continues avec celles du péricycle. A chacun de ces groupes libériens correspond, vers l'intérieur, un groupe vasculaire triangulaire, centrifuge, constituant avec lui un faisceau libéro-

[1]) Dieser letzte Satz wird zwar in dieser kurzen Form von van Tieghem nie ausgesprochen, aber er geht aus allen Beschreibungen hervor.

ligneux; seulement ces groupes sont directement en contact latéralement et au centre, et tous ensemble forment un cylindre vasculaire dans l'axe du cordon. De temps en temps l'un de ces groupes libériens avec le groupe vasculaire correspondent, quitte le cordon et traverse le parenchyme externe à l'état de faisceau libéro-ligneux bilatéral pour se rendre plus haut dans la feuille; après son départ, le cordon se renferme amoindri."

In der Annahme, daß es sich bei den Leitbündeln der *Primula Auricula* und den bei anderen Pflanzen in Achsen und Wurzeln vorkommenden Zentralzylindern um die gleichen Dinge handele, hat nun van Tieghem für die *Primula*-Leitbündel und die Zentralzylinder den für beide gemeinsamen Namen „Stele" eingeführt und zwar zunächst nur, um eine kürzere Bezeichnung zu haben; es handelte sich dabei also lediglich um eine Änderung der Nomenklatur. Das geht deutlich aus den Stellen hervor, an denen der Name „Stele" eingeführt wird: **„Pour abréger, on peut appeler stèle un cylindre central"** (van Tieghem und Douliot, 1886, II, p. 216). „Pour abréger, appelons stèle l'ensemble de faisceaux conducteurs et de conjonctif, qui compose un cylindre central" (van Tieghem und Douliot, 1886, III, p. 276).

Nachdem van Tieghem die beiden an sich verschiedenartigen Gebilde zusammengeworfen hat und für den Begriff der Stele also keine andere Definition gegeben hat als für den Zentralzylinder (siehe Seite 141), sucht er mit Hilfe des neuen Begriffes den Bau eines Organes oder speziell die Leitungssysteme in einem Organe zu beschreiben und die Organe je nach der Zahl der in ihnen enthaltenen Stelen zu klassifizieren. Er faßt die Ergebnisse seiner Überlegungen zusammen mit den Worten: „En somme, on voit que la disposition des faisceaux libéro-ligneux dans la tige peut se rattacher à trois types, suivant qu'ils sont groupés en un cylindre central, en plusieurs cylindres centraux ou isolés sans cylindre central" (van Tieghem und Douliot, 1886, II, p. 215). Für den ersten dieser drei Typen führt er dann (p. 216) den Namen „Monostelie" ein, für den zweiten „Polystelie" und für den letzten „Astelie". Die Polystelie will er noch einteilen in „Dialystelie" und „Gamostelie", je nachdem die Stelen in den Internodien isoliert sind (wie bei *Auricula ursi* etc.) oder fusionieren (wie bei *Auricula japonica* etc.).

Als Beispiele gibt van Tieghem an:

„Structure monostélique. — Toutes les racines, à l'exception de celles des Lycopodiacées, la plupart des tiges Phanérogames, le pétiole des Solanées, des Cucurbitacées etc.

Structure polystélique. — La tige des Auricules, des Gunnera, de la plupart des Fougères, des Marsiliacées, des Lycopodes etc.; le pétiole de beaucoup des Fougères; la racine des Lycopodiacées.

Structure astélique. — La tige des Nymphaeacées, de diverses Renoncules, de l'Hydrocleis; le limbe des feuilles."

Wie wir aus diesen Definitionen und Beispielen sehen können, versteht van Tieghem also zunächst unter Monostelie alle Fälle, in denen ein Zentralzylinder vorhanden ist, unter Polystelie und

Astelie die Fälle, in denen die betreffenden Organe äqual sind; der morphologische Unterschied zwischen Polystelie und Astelie besteht nur darin, daß bei der Polystelie die Leitbündel konzentrisch, bei der Astelie kollateral gebaut sind.

Entsprechend der Einteilung der Polystelie unterscheidet van Tieghem später bei der Astelie noch zwischen „Gamodesmie“ und „Dialydesmie“, je nachdem er die Leitbündel als in der phylogenetischen Entwicklung verschmolzen betrachtet oder nicht (1890, p. 371).

An Stelle der Namen Dialystelie und Gamostelie hat van Tieghem schon bald nach der Aufstellung der Stelenlehre zwei neue Bezeichnungen eingeführt, die in späteren Arbeiten allgemein angewandt werden, aber allmählich eine etwas andere Bedeutung erhielten. Er ersetzt Dialystelie durch „Dictyostelie“ und Gamostelie durch „Solenostelie“ (van Tieghem, 1891, p. 1371—1372). Die Dictyostelie besteht darin, daß die Stelen ein netzförmiges Rohr bilden (wir sprechen in diesem Falle von einem Bündelrohr mit Leitbündelverbindungen). Bei der Solenostelie sind die Maschen des Netzes so eng, daß ein großes Rohrbündel vorliegt.

Als weitere rein nomenklatorische Abänderung sei gleich an dieser Stelle noch erwähnt, daß Gibson (1902, p. 459) den bei Selaginellen vorkommenden Fall der Polystelie mit nur zwei Stelen als „Bistelie“ bezeichnen will.

Nachdem van Tieghem sich diese neue Auffassung der morphologischen Verhältnisse und seine darauf begründete Nomenklatur geschaffen hat, sucht er die Verhältnisse auch vom phylogenetischen Standpunkte[1]) zu betrachten. Er schreibt nach der Besprechung seiner drei Typen (1886, III, p. 216): „Ces trois modes de structure peuvent d'alleurs se transformer l'un dans l'autre. La polystélie, par exemple, dérive de la monostélie par division répétée; l'astélie provient, suivant les cas, de la monostélie par dissociation ou de la polystélie par réduction; la monostélie, bien qu'elle soit toujours le mode primitif, peut cependant aussi dériver de l'astélie par association latérale ou de la polystélie par association latérale suivie de réduction.“

Die diesen Vermutungen van Tieghems zugrunde liegende Meinung, daß die auf Grundlage seiner Auffassung vom Bau der Leitbündelsysteme mit Beziehung auf die Ausbildung von Zentralzylinder und Rinde gefundenen und in seiner Weise gedeuteten morphologischen Tatsachen in engster Beziehung zu der phylogenetischen Entwicklung des Pflanzenreiches ständen, hat man als Stelärtheorie bezeichnet.

Strasburger hat in seinen Leitungsbahnen (1891) die Stelenlehre angenommen und schließt sich im wesentlichen an van Tieghem an, nur in wenigen Punkten schlägt er Änderungen vor.

---

[1]) Daß die folgenden Sätze tatsächlich vom phylogenetischen Standpunkte aus gemeint sind, ist zwar nicht ausdrücklich betont, geht aber aus späteren Arbeiten van Tieghems hervor.

Bezüglich der Definition der Endodermis weicht Strasburger von van Tieghem ab. Er schreibt: „Ich stimme mit van Tieghem darin überein, daß es nötig ist, an dieser innersten Grenze (sc. der Rinde) festzuhalten, auch wo dieselbe gegen den Zentralzylinder nicht abgesetzt ist; habe aber Bedenken, die Bezeichnung Endodermis für diese innerste Rindengrenze anzuwenden“ (p. 309) . . . . „Ich halte es für richtiger, die Bezeichnung Endodermis im alten Sinne zu brauchen und sie auf alle Scheiden anzuwenden, die der Wurzelendodermis gleich gebaut sind, dagegen aber die innerste Schicht der Rinde als „innerste Rindenschicht“, wo nötig, hervorzuheben, eventuell als Rindengrenze „Phloioterma“ oder einfacher „Phloeoterma“ zu bezeichnen. Die innerste Rindenschicht wird darnach als Endodermis entwickelt sein können, oder auch nicht, andrerseits auch Endodermen in einem anderen Gewebssystem sich ausbilden. Die Bezeichnung „Endodermis“ wird so zu einem histologischen und nicht zu einem morphologischen Begriff, während „innerste Rindenschicht“ oder „Phlöoterma“ nur in morphologischem Sinne zu brauchen ist“ (p. 310).

Strasburger bleibt also bei der Definition des Zentralzylinders, welche van Tieghem gegeben hat, der ja auch eigentlich nur die innerste Rindenschicht zur Definition benutzt. Für den Begriff der Stele gibt er, ebensowenig wie van Tieghem, eine von der des Zentralzylinders abweichende Definition.

Sodann glaubt Strasburger, den Namen „Astelie“ durch „Schizostelie“ ersetzen zu müssen, da bei dem astelischen Bau in Wirklichkeit der Zentralzylinder in seine Bestandteile gespalten werde (p. 110); diese einzelnen Bestandteile, d. h. die einzelnen von Leitbündelscheiden umgebenen Leitbündel, will er als Schizostelen bezeichnen (p. 312). Den Unterschied zwischen der Schizostelie und der Polystelie charakterisiert Strasburger (ebenso wie van Tieghem) dadurch, „daß sich zur Erzeugung von Polystelie die Monostele vollständig in zwei oder mehr Stelen teilt, welche Gefäßbündel aufweisen, die um gemeinsame Zentren gruppiert sind, während bei Schizostelie die ursprüngliche Stele in ihre einzelnen Gefäßbündel zerfällt, diese, jedes für sich, von Teilen des Grundgewebes der Stele umscheidet werden und nur ein Teil des Grundgewebes der Stele in diese Umscheidung eingeht“ (p. 312).

Kapitel IV.

Die weitere Ausbildung der Nomenklatur der Stelärtheoretiker.

Nachdem van Tieghem und Strasburger den Grund zu der sogenannten Stelärtheorie gelegt hatten, wurden die Begriffe und die Nomenklatur namentlich von Engländern aufgegriffen und weiter ausgebaut. Die fünf von van Tieghem aufgestellten Typen reichten natürlich nicht aus, sobald das Leitbündelsystem genauer beschrieben werden sollte. Daher kam es, daß eine Unmenge von neuen Typen geschaffen wurde, bis die Nomenklatur so kompliziert

geworden war, daß sie nur dem verständlich werden konnte, der ihre ganze Entwicklung verfolgt hatte.

Als erster macht Jeffrey (1897, p. 869—870) den Versuch, eine zweckmäßigere Einteilung einzuführen. Er meint, die Einteilung van Tieghems entspreche nicht den morphologischen Verhältnissen. Er schlägt daher vor, folgende Einteilung der Monostelie vorzunehmen: Als Siphonostele soll eine röhrenförmige Stele bezeichnet werden, welche im Innern Mark besitzt, das von den Leitelementen durch eine innere Scheide abgegrenzt ist, nach unserer Nomenklatur also ein Rohrbündel. Einerseits soll dann zwischen einer amphiphloischen und einer ektophloischen Siphonostele unterschieden werden, je nachdem die Stele einen äußeren und inneren oder nur einen äußeren Siebteil besitzt (bikonzentrisches und konzentrisches Rohrbündel). Außer dieser Einteilung, die auf die Morphologie der Leitbündel gegründet ist, führt Jeffrey dann noch eine zweite Einteilung durch mit Rücksicht darauf, ob die in der Siphonostele (dem Rohrbündel) vorhandenen Lücken auf die Abgabe eines Blattspurbündels oder die eines in einen Zweig eintretenden Leitbündels zurückzuführen ist. Er berücksichtigt hier also die Morphologie der Pflanze. Seine beiden von diesem Gesichtspunkte aus geschaffenen Untertypen sind die phyllosiphonische und die kladosiphonische Siphonostele. Bei der Phyllosiphonie, die bei den Filicales und Phanerogamen vorliegt, sind in dem Rohrbündel durch den Austritt von Blattspuren Lücken (foliar gaps) entstanden, bei der Kladosiphonie, die bei den Lycopodiales und wahrscheinlich auch bei den Equisetales herrsche, sind gleiche Lücken durch den Austritt von Leitbündeln in Seitenzweige zustande gekommen (ramular gaps).[1])

Den Siphonostelen stellt Jeffrey die Protostele als einzelne Stele ohne Mark gegenüber (konzentrisches Zylinderbündel).

Ferner erweitert Jeffrey seine Nomenklatur in einer späteren Arbeit noch, indem er für die Polystelie der Pteridophyten den Namen Adelosiphonie einführt mit der begründenden Bemerkung, daß das Leitbündelsystem dieser Pteridophyten im Entwicklungsverlauf des Individuums aus einer Siphonostele hervorgegangen sei (1903, p. 142).

Eine andere morphologisch begründete Einteilung der Stelen gibt Gwynne-Vaughan (1897, p. 308). Er unterscheidet perfekte und imperfekte Stelen. Beide Arten kommen in der Gattung *Primula* vor. Die perfekten Stelen (z. B. im Blattstiel von *Primula japonica,* in der Achse von *Primula involucrata*) sind nach unserer Nomenklatur konzentrische Zylinderbündel; die imperfekten Stelen (z. B. im Blattstiel von *Primula denticulata*) sind kollaterale Rinnenbündel, bei denen die Flanken dicht aneinander gebogen sind, so daß das Leitbündel einen Übergang vom kollateralen Rinnenbündel zum konzentrischen Rohrbündel darstellt. Die imperfekten Stelen sind also keine Stelen im van Tieghemschen Sinne. — Die kollateralen Blattstielleitbündel sind nach

[1]) Dieser Einteilung schließt sich Scott (1902, pg. 212) an.

Gwynne-Vaughan (p. 311) als Meristelen zu bezeichnen, da sie Teile von jedem Bestandteile der Stelen, aus denen sie sich abzweigen, enthalten. Dieser Name ist später auch allgemein beibehalten worden.

Van Tieghem hält trotz der Arbeit von Jeffrey noch an seinem alten Systeme fest, freilich nimmt er noch einige kleinere Änderungen vor, die aber vollkommen unabhängig von den englischen Arbeiten sind.

In seinen Eléments de Botanique (1898) gibt er das korrigierte System seiner Stelärtypen an (p. 177 ff.):

Die Monostelie teilt er zunächst in zwei Unterabteilungen: die erste, die zentroxyle Monostelie, ist charakterisiert „par l'unité de la stèle ainsi que par le développement centrifuge des faisceaux ligneux et leur superposition aux faisceaux libériens". Dies soll der bei den Gefäßpflanzen verbreitetste Typus sein (konzentrisches Zylinderbündel, konzentrisches Rohrbündel und Bündelrohr). Ihm gegenüber steht die perixyle Monostelie, die bei den Lycopodiaceen *(Lycopodium, Psilotum* usw.*)*, verschiedenen Farnen (Achse von *Lygodium, Hymenophyllum, Trichomanes* usw., den Stolonen der *Nephrolepidae* usw.) und bei gewissen Selaginellen *(Selaginella denticulata, rupestre* usw.*)* vorliegen soll. Van Tieghem definiert sie folgendermaßen: „la tige, toujours composée d'un épiderme, d'une écorce et d'une stèle plus ou moins large, a dans sa stèle, sous le péricycle, un certain nombre de faisceaux libériens centripètes et tout autant de faisceaux ligneux qui alternent côte à côte avec les faisceaux libériens et développent leurs vaisseaux de la périphérie au centre, où, en l'absence de moelle, ils confluent en étoile" (p. 177) (radiales Leitbündel und Plattenbündel).

Hieran schließt van Tieghem nun einen neuen Typus, die Mesostelie. Bei der Mesostelie besitzt die Achse bis zur Insertionsstelle der Keimblätter eine Stele (Zentralzylinder mit Bündelrohr); unmittelbar oberhalb der Keimblätter zweigt sich von der Stele eine mehr oder weniger große Zahl von Meristelen (kollateralen Leitbündeln) ab. (Nach unserer Nomenklatur ist die Mesostelie also charakterisiert durch einen Zentralzylinder mit oder — wie z. B. bei *Vicia*[1]) — ohne Zylinderendodermis.)

Als Beispiele gibt van Tieghem an *Vicieae, Dermodesmae, Dermomyelodesmae, Calycanthaceae, Lecythidiaceae.*

Für „Astelie" führt van Tieghem jetzt — im Anschluß an Strasburger — auch den Namen Schizostelie ein. Die Definition behält er in der alten Form bei, nur gibt er noch drei Modifikationen an:

die Dialymeristelie (als Beispiel nennt van Tieghem *Ophioglossum*),

---

[1]) Bei *Vicia* ist die Differenzierung in Zentralzylinder und Peridrom dadurch bedingt, daß das periphere Gewebe stärkehaltig ist, der Stärkegehalt nach innen zunimmt, dann aber die nächst inneren Zellen vollkommen stärkefrei sind.

die Gamomeristelie mit isolierten Leitbündeln (die bei einigen Equiseten vorliegen soll),

die Gamomeristelie mit vereinigten Leitbündeln (als Beispiel nennt van Tieghem *Botrychium*).

Im ersten Falle sind die „Meristelen“ isoliert; bei der zweiten Modifikation sind die Meristelen (in der phylogenetischen Entwicklung) seitlich verschmolzen durch die radialen Teile ihrer „Peridesmen“, d. h. der aus der „Stele“ mit übernommenen Teile von „Perizykel“, Markstrahlen und Mark; bei der dritten Modifikation sind überdies noch die Leitbündel selbst (phylogenetisch) verschmolzen (p. 179). Wir müssen also in den beiden ersten Fällen von einem Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln, im dritten von einem konzentrischen Rohrbündel sprechen.

Die Polystelie definiert van Tieghem genau in der alten Weise, ohne irgendwelche Änderungen vorzunehmen (p. 179—180).

Später hat van Tieghem (1906, Bd. I, p. 181) seine Nomenklatur nochmals etwas abgeändert. Leider war es mir infolge des Krieges nicht möglich, mir diese Arbeit zu beschaffen. Eine Aufzählung seiner Bezeichnungen mit freilich sehr dürftigen Erklärungen findet sich bei Chauveaud (1911, p. 161—162). Da die Änderungen der Nomenklatur nur unbedeutend, die Ergänzungen (mit Rücksicht auf die gefäßlosen Pflanzen) völlig belanglos sind, wird es genügen, wenn ich die Stelle bei Chauveaud zitiere:

„van Tieghem propose pour les tiges la classification suivante:

Le type monostélique superposé, à bois superposé au liber, ou type général;

Le type monostélique alterné, où le bois alterne avec le liber;

Le type mesostélique, qui offre des méristèles corticales et une stèle médiane;

Le type schizostélique, qui ne présente que des méristèles;

Le type polystélique superposé;

Le type polystélique alterné;

Pour les plantes non vasculaires, il distingue en outre: le type astélique, à région centrale homogène;

Le type homogène, qui est homogène du centre à la péripherie;

Le type schizostélique peut présenter des méristèles distinctes (dialyméristèle), oufusionées(gamoméristèle). Dansle dernier cas, les faisceaux demeurent distincts (gamoméristèle dialydesme), ou sont eux-mêmes fusionés (gamoméristèle gamodesme).

Ein vollständiges System von Stelärtypen hat außerdem noch Brebner (1902, p. 522) gegeben. Seine Bezeichnungen weichen teilweise von denen anderer Autoren ab, teilweise sind sie auch neu; ich werde daher an dieser Stelle eine Übersicht über seine Nomenklatur geben, wie sie sich in seiner oben zitierten Arbeit findet:

„Eustele. The „monostele“ of a typical Dicotyledonous plant. It consists of a ring of collateral or bicollateral meristeles,

and includes the pericyclic and medullary ground tissue." (Bündelrohr aus kollateralen oder bikollateralen Leitbündeln.)

„Actinostele. The „monostele" of most roots and the similarly constructed stele of certain stems. It consists of alternating, or „radially" arranged groups of xylem and phloem, surrounded by a pericycle. Pith may or may not be present." (Radiales Leitbündel und Plattenbündel.)

„Atactostele. The monostele of typical Monocotyledons. It consists of a numbre of scattered vascular bundles imbedded in conjunctive ground-tissue. Also applied to the stele of Dicotyledons with meristeles not arranged in a single ring. In the latter, if the meristeles are all of one kind, described further as homodesmic, if of different kinds, as heterodesmic." (Bündelgruppe mit unregelmäßiger Anordnung.)

„Haplostele. A simple type of stele, frequently found in seedling Pteridophyta, rhizome of Hymenophyllaceae etc. It consists of an axial rod of tracheae surrounded by a ring of phloem. The „pericycle" is included if differentiated from the procambium-strand. If central parenchyma is present, then to be described as a medullated haplostele." (Konzentrisches Zylinderbündel bezw. konzentrisches Rohrbündel.)

„Solenostele. A continuous amphiphloic tube of vascular tissue with widely separated leaf-gaps. Pericycle present and the tube delimited by an external and internal endodermis." (Bikonzentrisches Rohrbündel mit Blattlücken.)

„Dictyostele. A vascular tube with large „overlapping" leaf-gaps, so that the whole structure becomes a network of vascular strands or meristeles. The meristeles are concentric. This is closely allied to the preceding, the difference being due to the approximation and overlapping of the leaf-gaps. The dictyostele is further defined as siphonic, when the network is simple and tubular, adelosiphonic when complex, i. e. ceasing to be obviously tubular." (Bündelrohr mit Bündelverbindungen und ev. mit akzessorischen Leitbündeln.)

„Protostele. A stele which is supposed to be primitive in structure. Has been applied to both haplo- and actinostelic types."

„Hysterostele. A stele which is supposed to be reduced in structure, e. g. in *Hippuris, Potamogeton* and *Hottonia* (aquatic stem.)"

„Meristele. The vascular bundle in the old sense, except that it does not include actino- and haplosteles as formerly. It therefore applies to the vascular bundles of the stem of Dicotyledons and Monocotyledons, the „concentric vascular bundles" of Pteridophyta, and vascular bundles of outgoing leaf-traces and leaves." (Leitbündel.)

Außer diesen in seiner Nomenklaturübersicht angegebenen Bezeichnungen hat Brebner noch zwei, durch die er „Polystelie" ersetzen will. Die Leitbündel von *Primula* und *Gunnera* sollen reduzierte Eustelen sein; daher soll der Bau der Leitungsbahnen von *Primula* und *Gunnera* als Eumeristelie, und demgegenüber der einfache Farntypus als Haplomeristelie bezeichnet werden (1902, p. 521).

Dies sind die wichtigen großen Arbeiten, die sich umfassend mit der Stelärnomenklatur beschäftigen. Ich habe nun noch einige kleinere Arbeiten zu besprechen, in denen noch weitere neue Begriffe eingeführt werden.

Boodle (1900, p. 461) hat bei der Untersuchung der Hymenophyllaceen eine bisher noch nicht bekannte Modifikation der konzentrischen Leitbündel gefunden. Er beschreibt sie folgendermaßen: „The protoxylem is in contact with the metaxylem, and is on the lower side. The stele has a phloem ring, which may be called continuous, but which tends to have larger elements on the upper side than on the lower, and is more liable to interruptions on the lower side. If the phloem were not developped on the lower side, the result would be a collateral bundle.“ Das vorliegende Leitbündel ist nach unserer Nomenklatur eine Übergangsform zwischen einem kollateralen Rinnenbündel und einem konzentrischen Zylinderbündel. Von einem normalen konzentrischen Zylinderbündel unterscheidet es sich nur durch die gegenseitige Lage der Erstlings- und der jüngeren Tracheen. Diese Modifikation des konzentrischen Zylinderbündels will nun Boodle als besonderen Stelärtypus betrachten und bezeichnet ihn deshalb als subkollaterale Stele.

Bei *Lindsaya orbiculata* haben Tansley und Lulham (1902, p. 157) eine Modifikation des bikonzentrischen Leitbündels ohne Mark gefunden; von einem normalen bikonzentrischen Leitbündel unterscheidet sich das bei *Lindsaya* vorliegende dadurch, daß der innere Siebteil exzentrisch liegt und zwar an der Dorsalseite. Eine solche „Stele“ wollen die genannten Autoren als Lindsaya-Typus bezeichnen.

Zu erwähnen ist schließlich noch, daß Worsdell (1902, p. 216ff.) den Namen Tubularstele einführt für ein Rohrbündel, wie es sonst von den Stelärtheoretikern als Siphonostele bezeichnet wird.

Kapitel V.

Phylogenetische Spekulationen der späteren Stelärtheoretiker.

Im Anschluß an die van Tieghemschen Ideen (siehe Seite 144) sind von den späteren Stelärtheoretikern zahlreiche phylogenetische Spekulationen gemacht worden. Sie alle hier einzeln zu besprechen, würde zu weit führen; ich will deshalb nur auf einige Beispiele eingehen, durch die ich die Art der Spekulationen charakterisieren kann. Es handelt sich erstens um Spekulationen, die nur auf Hypothesen über die Phylogenie basieren, und zweitens um solche, welche auf Grund des biogenetischen Grundgesetzes von der Ontogenie auf die Phylogenie schließen. Diese letzteren sind vor allem von Bedeutung, weil sie eine große Anzahl von Arbeiten über die ontogenetische Entwicklung der Wasserleitungsbahnen der Farne veranlaßt haben.

Als Beispiel für die erste Gruppe von phylogenetischen Spekulationen sei eine Arbeit von Boodle angeführt: Boodle

(1900, p. 481ff.) sucht die bei den Hymenophyllaceen vorkommenden Untertypen phylogenetisch aus einander abzuleiten. Er hält drei verschiedene Arten der phylogenetischen Entwicklung für möglich:

1) Die massive Stele (konzentrisches Zylinderbündel), wie sie in *Trichomanes scandens* vorkommt, ist die ursprüngliche; sie besitzt einen zentralen Tracheenteil und verschiedene periphere Siebteile. Von ihr ist der Typus von *Trichomanes reniforme* abzuleiten, bei dem der Tracheenteil röhrenförmig ist und im Innern dieser Röhre zwischen Parenchym die Erstlingstracheen liegen. Die weitere Entwicklung ist eine Reduktion, die zum kollateralen Bau führt. Die Reduktion innerhalb der Gattung *Hymenophyllum* läuft parallel mit der bei den *Trichomanes,* und, wie bei diesen *Trichomanes reniforme* der komplizierteste Typus zu sein scheint, sind die größeren Formen mit einer massiven Stele (konzentrischem Zylinderbündel) ausgestorben.

2) In der Gattung *Trichomanes* ist der Bau von *Trichomanes reniforme* ursprünglich und die Spezialisierung schreitet in zwei Richtungen fort; erstens findet Reduktion der Leitungsbahnen statt, sie führt zum kollateralen Bau in *Trichomanes muscoides;* oder zweitens eine Weiterentwicklung, die zu Typen mit breiter Stele (konzentrischem Zylinderbündel führt *(Trichomanes radicans, Tr. scandens)*. Dagegen bei *Hymenophyllum* gibt es nur eine Entwicklung durch Reduktion zum subkollateralen Typus (konzentrischem Zylinderbündel mit auf der Ventralseite nur schwachem Siebteile).

3) Der subkollaterale Typus ist der ursprüngliche, und die Spezialisation besteht in einer Komplikation.

Von diesen Möglichkeiten hält Boodle die zweite für die wahrscheinlichste. Auf die Einzelheiten der Beweisführung hier einzugehen, würde zu weit führen, weil dazu eine ausführliche Anatomie der Hymenophyllaceen vorausgeschickt werden müßte.

Die Idee, welche den Boodleschen Auseinandersetzungen zugrunde liegt, ist die, daß die Entwicklung der verschiedenen Typen des Achsenbaues mit dem Wechsel zwischen kriechendem und aufrechtem Wuchs des Rhizomes zusammenhängt.

In ähnlicher Weise sucht Scott (1890/1891, p. 514—517) Hypothesen über die phylogenetische Entstehung der Polystelie bei *Auricula* und *Gunnera* zu geben. Er vergleicht die Anatomie der fertigen Zustände der polystelischen (d. h. mit mehreren konzentrischen Leitbündel) *Gunnera*- und *Auricula*-Spezies mit der von *Myriophyllum* und *Hippuris* bezw. *Hottonia*. *Hottonia* besitzt in der untergetauchten Achse einen Zentralzylinder von einfachem Bau (mit einem konzentrischen Leitbündel), wie er bei *Auricula reptans* und einigen von deren Verwandten gefunden worden ist. Ebenso bestehen zwischen den monostelischen (mit einem konzentrischen Leitbündel) *Gunnera*-Arten und *Hippuris* und *Myriophyllum* Übereinstimmungen. Daher wirft Scott die Frage auf: „Ist es nicht möglich, daß die polystelischen (mit mehreren konzentrischen Leitbündeln) Dikotyledonen ihren anormalen Bau

der Abstammung von im Wasser lebenden Vorfahren verdanken?“ Diese Frage glaubt Scott bejahen zu können. Er nimmt nämlich folgende Entwicklung an: Bei der Anpassung an das Wasserleben wird der Zentralzylinder verengert und reduziert, indem das Mark verschwindet und die Leitbündel miteinander verschmelzen; außerdem geht das sekundäre Dickenwachstum verloren. Kehren nun solche Wasser-Phanerogamen zum Landleben zurück, so ist wieder eine höhere Entwicklung des Leitungssystemes notwendig. Anstatt daß dann der Zentralzylinder wieder einen größeren Umfang bekommt, werden nun mehrere Zentralzylinder (konzentrische Leitbündel) gebildet, indem sich der eine (in der ontogenetischen Entwicklung) wiederholt gabelt.

Während Scott hier die Ontogenie nur nebenbei angibt, sie aber nicht dazu benutzt, seine phylogenetischen Spekulationen wahrscheinlich zu machen, schaffen sich andere Autoren durch die Untersuchung der Ontogenie eine positive Grundlage, von der sie bei ihren phylogenetischen Spekulationen ausgehen. Die Arbeiten dieser zweiten Gruppe von Autoren beschäftigen sich hauptsächlich mit den Farnen.

Jeffrey (1899, p. 599ff.), Gwynne-Vaughan (1901, I, pg. 71ff.) und Worsdell (1902, p. 218) nehmen folgende Aufeinanderfolge der Stelärtypen in der phylogenetischen Entwicklung der Pflanzen an: Aus der Protostelie (konzentrischem Zylinderbündel) ging die Siphonostelie (konzentrisches Rohrbündel) und Solenostelie (bikonzentrisches Rohrbündel) hervor, aus dieser die Dialystelie (Bündelrohr mit konzentrischen Leitbündeln) oder die Astelie (Bündelrohr mit kollateralen Leitbündeln). Diese Reihenfolge folgern die genannten Autoren — wie schon oben gesagt wurde — aus der Ontogenie der Farn-Individuen; z. B. hatten sie gefunden, daß im jungen Stamme von *Pteridium aquilinum* die Solenostele (bikonzentrisches Rohrbündel) ontogenetisch zwischen der Protostelie (konzentrischem Zylinderbündel) in der Keimpflanze und der Dialystelie (Bündelrohr mit konzentrischen Leitbündeln) im erwachsenen Rhizome steht.

Tansley und Lulham (1902, p. 160ff.) stellen dann ihren Lindsaya-Typ (bikonzentrisches Rohrbündel mit exzentrisch liegendem inneren Siebteil ohne Mark) aus den gleichen Gründen zwischen die Protostelie (konzentrisches Zylinderbündel) und die Solenostelie (normales bikonzentrisches Rohrbündel mit Mark).

Wenn auch die genannten Autoren im allgemeinen von der Ontogenie auf die Phylogenie schließen, so kommt es doch auch bei ihnen zuweilen vor, daß sie von dieser Methode abweichen. So z. B. nimmt Jeffrey (1901, p. 779) an, daß die „medullated monostelic and astelic types“ (konzentrische Rohrbündel und Bündelrohre mit kollateralen Leitbündeln) bei den Osmundaceen (in der Phylogenie) durch Degeneration des inneren Siebteiles einer Siphonostele (bikonzentrischem Rohrbündel) entstanden sind. Seine Gründe hierfür, eine bestimmte Entwicklung der *Osmunda*-Spezies auseinander, sind aber — wie bei den oben besprochenen Arbeiten von Boodle und Scott — nur hypothetischer Natur.

Kapitel VI.

Kritische Besprechung der Stelärnomenklatur und der sogenannten Stelärtheorie.[1])

Bei der Besprechung der historischen Entwicklung der Stelärnomenklatur haben wir gesehen, wie fast jeder „Stelärtheoretiker" die ihm vorliegende Nomenklatur für unvollständig hält und glaubt, neue Bezeichnungen hinzufügeu zu müssen, entweder weil er einen neuen Gesichtspunkt in der Nomenklatur berücksichtigen und sogar in den Vordergrund gerückt wissen will, oder weil eine von ihm untersuchte Farnspezies in ihrem anatomischen Verhalten irgend welche minimale Abweichungen von den bisher beschriebenen Typen aufweist und er dann für seinen neuen „Typus" auch eine besondere Bezeichnung haben will. Etwa 50 neue Namen sind auf diese Weise eingeführt, und ein Verständnis der damit gegebenen Beschreibungen ist somit erst dann möglich, wenn man 50 Definitionen auswendig gelernt hat. Es liegen also die Fragen nahe: Bietet die Darstellungsweise der Stelärtheoretiker einen Vorteil, welcher diesen Schwierigkeiten des Verständnisses entspricht? War überhaupt die Einführung des Begriffs der Stele von Vorteil? und war sie nötig zu den phylogenetischen Spekulationen?

Die Notwendigkeit der Einführung der neuen Begriffe glaube ich schon dadurch genügend widerlegt zu haben, daß ich bei der Besprechung der Nomenklatur in Kap. III und IV und der der phylogenetischen Spekulationen in Kap. V jeden neuen Ausdruck in unsere Nomenklatur übertragen konnte. Morphologische Beschreibungen wie phylogenetische Spekulationen sind mit unseren Bezeichnungen nicht nur möglich, sondern wohl sogar verständlicher, weil unsere Nomenklatur mit scharf definierten Begriffen operiert, sie einheitlich aufgebaut ist und weil zur Definition ihrer Begriffe keine phylogenetischen Momente, also keine unbewiesenen Spekulationen, verwandt sind.

Ich will nun zunächst untersuchen, ob von der Bildung des Begriffs der Stele überhaupt Vorteile zu erwarten waren.

Vor den van Tieghemschen Arbeiten von 1886 wurden die Begriffe Zentralzylinder und Leitbündel streng geschieden, solange in einem Organe mehr als ein Leitbündel enthalten waren. Die Leitbündel wurden damals in der gleichen Weise definiert, wie wir es in Kap. I dieser Arbeit getan haben. Der Begriff des Zentralzylinders wurde von Sachs (1874, p. 116) eingeführt für das radiale Leitbündel der Wurzeln; da dieses in der geometrischen Achse der Wurzel einen zylindrischen Strang bildet, der gegen die

---

[1]) Es haben sich schon früher mehrere Arbeiten (Belli, 1896; Brebner, 1902; Schoute, 1902; Worsdell, 1903; Solms, 1903, I; Solms, 1903, II) mit der Kritik der Stelärtheorie beschäftigt. Eine vollständige Besprechung dieser Kritiken hier einzufügen, würde sich nicht lohnen; ich werde daher nur auf diese Arbeiten verweisen, wenn ich eine in ihnen schon behandelte Frage erörtere.

Rinde scharf abgegrenzt ist, nannte es Sachs „Achsenzylinder". Ebenso unterscheidet Sachs bei den meisten oberirdischen Achsen zwischen einer Rinde und einem inneren Gewebezylinder, in dem die Gefäßbündel verlaufen. De Bary (1877, p. 129, 271, 307) spricht von einem gefäßführenden Zylinder oder Bündelzylinder jedesmal dann, wenn das die Leitbündel enthaltende Gewebe von dem peripheren Gewebe scharf abgegrenzt ist, besonders wenn eine Endodermis vorhanden ist. Demnach waren zu Sachs' und de Barys Zeiten die Begriffe Leitbündel und Zentralzylinder, wenngleich sie noch nicht scharf definiert waren, schon vorhanden und wurden in der gleichen Weise gebraucht wie jetzt: Leitbündel als zusammengehörige Gruppe von Tracheen und Siebröhren, Zentralzylinder im Gegensatz zu der als Schutz-, Speicher- oder Assimilationsgewebe fungierenden Rinde als zentrales Gewebe, das die Gesamtheit der Leitelemente enthält. Die Leitbündel wurden also ohne Rücksicht auf das sie umgebende Gewebe definiert, der Zentralzylinder wurde dagegen in der Definition als zentrales Gewebe der Rinde gegenübergestellt.

Diesen Unterschied zwischen Leitbündel und Zentralzylinder hat van Tieghem außer acht gelassen und infolge davon Zentralzylinder und konzentrische Leitbündel als gleiche Dinge betrachtet und mit dem gemeinsamen Namen „Stele" belegt.[1]) Dies war der erste Fehlgriff, den van Tieghem tat, da er zwei bisher von den Anatomen vorteilhafterweise auseinander gehaltene Dinge wieder zusammenwarf. Der zweite Mangel, der dem Begriff der „Stele" anhaftete, lag in der Definition. Wie ich oben auseinandersetzte, definierte van Tieghem den Zentralzylinder mit Hilfe der Endodermis; unter der Endodermis verstand er aber nicht, wie wir es jetzt tun, eine durch ihre Morphologie und Physiologie charakterisierte Zellschicht, sondern eine Schicht, die nur durch ihre Topographie bestimmt war. Er konnte somit jede Parenchymschicht, mochte sie in der Region der Grenze zwischen Peridrom und Zentralzylinder liegen oder in einem äqualem Organe, als Endodermis bezeichnen. Und in der Tat hat sich van Tieghem jedes Leitbündel von einer „Endodermis" umgeben gedacht.[2]) Auf diese Unzulänglichkeit wie auch auf die dadurch entstandenen offenen Widersprüche (bes. bei *Equisetum*) hat schon Belli in seiner leider wenig beachteten Arbeit (1886, p. 353 ff.) hingewiesen.

Es ist interessant, daß van Tieghem in seinen Beispielen nur solche konzentrischen Leitbündel als Stelen bezeichnet, die eine Endodermis im alten Sinne besitzen, während z. B. Shove

---

[1]) Eine Konsequenz dieser Definition ist, daß er konzentrische Leitbündel als Stelen bezeichnen muß, dagegen kollaterale selbst dann nicht, wenn sie von einer Endodermis umgeben sind; und die Existenz einer Endodermis um Leitelemente war doch das wichtigste Charakteristikum der Stele.

[2]) Strasburgers „Phlöoterma" oder „innerste Rindenschicht" stimmt dem Sinne nach mit van Tieghems Endodermis überein, ändert also nichts an der Definition der Stele.

(1900, p. 497) die endodermfreien[1]) konzentrischen Leitbündel von *Angiopteris evecta* als Stelen bezeichnet und sich die Endodermen dazu konstruiert. Ähnliche Beispiele ließen sich häufen.

Die Unklarheit der Definition der Endodermis und der Stele läßt es nun auch erklären, daß Gwynne-Vaughan (1901, II, p. 776—777) in der Beschreibung des Leitbündelsystemes von *Dicksonia rubiginata* und *Pteris elata* var. *Karsteniana* sogar von Stelen innerhalb von Stelen spricht. Diese Farne besitzen nämlich zunächst ein röhrenförmiges Bündelnetz; zu diesem treten dann später noch einige innere isolierte konzentrische Leitbündel. Gwynne-Vaughan bezeichnet nun gleichzeitig erstens das primäre Netz als Solenostele, zweitens nennt er aber auch die in einem älteren Stadium der Entwicklung des Individuums auftretenden inneren konzentrischen Leitbündel Stelen. Van Tieghem würde das nicht getan haben, denn nach seinen Angaben kann eine Stele nur in einer Rinde oder einem rindenähnlichen Parenchym liegen, aber nicht in dem Mark einer Stele.

Bei der Kritisierung der Stelärtypen will ich an erster Stelle die van Tieghemschen vergleichen. Mit Hilfe der alten Nomenklatur von Sachs und de Bary hätte man unter Berücksichtigung des Vorhandenseins oder Fehlens eines Zentralzylinders zwei Typen des Organbaues unterscheiden können: Organe mit Zentralzylinder und äquale Organe; bei den äqualen Organen hätte man dann noch zwischen solchen mit kollateralen Leitbündeln und solchen mit konzentrischen Leitbündeln unterscheiden können, diese zweite Einteilung wäre aber der ersten nicht gleichwertig gewesen, sondern vom morphologischen Standpunkte unwichtig, vom physiologischen Standpunkte aus (bezüglich der mechanischen Leistung und der Wirksamkeit für die Wasserleitung) sogar vollkommen unbegründet. Van Tieghem hat nun — wie auf Seite 143 schon gesagt ist — diese Einteilung in Organe mit Zentralzylinder, äquale Organe mit konzentrischen Leitbündeln und äquale Organe mit kollateralen Leitbündeln durchgeführt mit Hilfe des Begriffes der Stele; dabei hat er aber nun scheinbar drei gleichwertige Typen bekommen. Also auch in diesem Falle ist die durch die alte Sachs-de Barysche Nomenklatur ermöglichte Darstellung wohl vorteilhafter als die durch van Tieghems Auffassung bedingte.

Bei der Darstellung der historischen Entwicklung der Stelärnomenklatur habe ich schon jedesmal bei der Besprechung eines einzelnen neuen Namens darauf hingewiesen, von welchem Standpunkte der betreffende Autor bei seiner Begriffsbestimmung ausgegangen ist. Es wurden insgesamt folgende Verhältnisse von den einzelnen Autoren berücksichtigt:

---

[1]) Bäsecke (1908, p. 35) hat an einem alten Rhizome von *Angiopteris evecta* gefunden, daß es sich bei einem etwaigen Vorkommen einer Primärendodermis nur um die Endodermis der durch das fleischige Rhizomparenchym hindurchtretenden Wurzeln handelt. An einer jungen Achse habe ich mit Schwefelsäure und nach Vorbehandlung mit Eau de Javelle mit Methylenblau keine Leitbündelendodermis nachweisen können.

1. die Morphologie der Leitungsbahnen,
2. die Ontogenie der Leitungsbahnen,
3. die Morphologie der Pflanze,
4. die (vermutliche) Phylogenie der Leitungsbahnen.

Wären diese verschiedenen Gesichtspunkte bei den Begriffsbestimmungen nicht durcheinander geworfen, so hätte wohl eine zweckmäßige Nomenklatur entstehen können; so aber mußte sich eine Nomenklatur ergeben, die wenig brauchbar ist. Es kam z. B. auf diese Weise zustande, daß die gleichen morphologischen Verhältnisse von verschiedenen Autoren mit verschiedenen Bezeichnungen beschrieben wurden. Eine am Ende dieses Kapitels angefügte tabellarische Übersicht mag dies noch im einzeln zeigen.

Über die phylogenetische Theorie van Tieghems und die daran angeknüpften phylogenetischen Spekulationen ist wenig zu sagen. Es kann niemandem das Recht abgesprochen werden, phylogenetische Theorien aufzustellen und auf Grund derer Spekulationen spezieller Art zu machen. Aber bei solchen Spekulationen müßte eine Prüfung aller denkbaren Möglichkeiten vorgenommen werden. Das hat z. B. Boodle in seiner oben (Seite 151) erwähnten Arbeit nicht getan. Er hat drei Möglichkeiten der Entwicklung angenommen, bei denen jedesmal einer der jetzt vorhandenen Typen den Ausgangspunkt für die Entwicklung bilden soll. Aber ebenso gut könnten sich doch die drei vorhandenen Typen z. B. aus einem vierten ausgestorbenen Typus abgeleitet haben. Boodles Beweisführung stützt sich überdies auf Hypothesen, deren Richtigkeit nicht einmal wahrscheinlich gemacht werden kann. Ähnlich steht es mit dem Scottschen Beweis für die phylogenetische Entstehung der Polystelie bei den Dikotyledonen, der einerseits die an feuchten Stellen wachsenden *Gunnera*-Arten, andererseits die auf Felsen vorkommenden *Auricula*-Arten von Wasserpflanzen ableitet. — Schließlich stützten sich Jeffrey, Gwynne-Vaughan usw. bei den Arbeiten über die Phylogenie des Wasserleitungssystems bei den Pteridophyten auf das biogenetische Grundgesetz. Mögen auch dadurch die Gründe etwas größeren Wert haben, so können ihre phylogenetischen Annahmen doch dadurch nicht bewiesen werden. Herr Prof. Meyer betont, daß dies aus zoologischen Tatsachen abgeleitete Gesetz bei phylogenetischen Spekulationen in der Botanik nur mit sehr großer Vorsicht angewandt werden darf, da z. B. bei den Gefäßpflanzen durch das Vorhandensein der verschiedenartigen Meristeme und durch die Leichtigkeit der Bildung von Folgemeristemen eine selbständige und unmittelbare Anpassung an äußere Verhältnisse leichter vor sich gehen kann als bei den Tieren. Wie leicht Pflanzen durch äußere Einflüsse und Eingriffe zu einer Änderung des Baues ihres Leitungssystems veranlaßt werden können, zeigen die Arbeiten von Simon (1908) und Neef (1914). Wird ein Teil des Leitbündelsystems durch irgend einen äußeren Eingriff ausgeschaltet, so ist nämlich die Pflanze fähig, sich sofort einen Ersatz zu schaffen, und zwar geschieht dies dann an Stellen, an denen normalerweise nie Leitelemente entstehen können. Vielleicht ist auch die ver-

schiedenartige Ausbildung der Endodermen bei den Equiseten auf äußere Einflüsse zurückzuführen, indem nämlich der Feuchtigkeitsgrad des Standortes entschieden haben könnte, ob eine Zylinderendodermis oder eine Zylinderendodermis und Innenendodermis ausgebildet und somit die Achse in Peridrom und Zentralzylinder differenziert wird, oder ob Leitbündelendodermen angelegt werden und dadurch die Achse äqual wird (vergl. Plaut, 1909, p. 51). Nach Wigglesworth (1907) scheint auch der Bau der Plattenbündel der Lycopodien durch den infolge der Widerstände im Boden unregelmäßigen Verlauf des Stammes beeinflußt werden zu können.

Ich werde nun noch einige Arbeiten anführen, die für die historische Entwicklung unwichtig waren und daher in den Kapiteln III—V übergangen wurden. Für die Kritik sind sie aber von Wichtigkeit, weil sie zeigen, wie die Stelärtheoretiker mit dem Begriff der Stele gearbeitet haben, welche Deutereien sie infolge der mangelhaften Definition der Stele ihren phylogenetischen Spekulationen zuliebe machen konnten und zu wie verschiedenen Ergebnissen sie dabei oft kamen.

An erster Stelle sei auf einen Widerspruch hingewiesen, der sich in den van Tieghemschen Definitionen selbst findet und dadurch zustande gekommen ist, daß van Tieghem in diesem Fall statt der Morphologie der Leitungsbahnen die von ihm vermutete Phylogenie in den Vordergrund stellt. Van Tieghem stellt *Botrychium* — wie schon auf Seite 148 gesagt ist — zur „Gamomeristelie mit vereinigten Leitbündeln", die er definiert, indem er annimmt, daß das Leitungssystem von *Botrychium* phylogenetisch durch Verschmelzung von „Meristelen" entstanden ist. Nach de Bary (1877, p. 295) besitzt aber *Botrychium* ein meist ringsum geschlossenes Bündelrohr, das nur durch oft sehr schmale Blattlücken unterbrochen ist; überdies existiert nach Bäsecke (1908, p. 34) bei allen *Botrychium*-Spezies — außer *Botrychium lanuginosum* — eine Zylinderendodermis. *Botrychium* besitzt also Zentralzylinder und Peridrom und hätte somit nach van Tieghems eigenen Definitionen bei alleiniger Betrachtung der Morphologie der Leitungsbahnen zur Monostelie gestellt werden müssen.

Ein ähnlicher Widerspruch findet sich bei der van Tieghemschen Untersuchung der Equiseten; außer van Tieghem haben sich ferner noch andere Autoren mit den Equiseten beschäftigt und sind zu anderen Ergebnissen gekommen, obgleich sie von den gleichen Voraussetzungen ausgingen. Ich will deshalb hier die verschiedenen Arbeiten kurz zusammenstellen.

Es gibt drei Typen des Achsenbaus bei den Equiseten; bei allen sind die Leitbündel kollateral:

1. Die Leitbündel sind von Leitbündelendodermen umgeben.
2. Nach außen wird das von den Leitbündeln gebildete Bündelrohr gegen das Peridrom durch eine Zylinderendodermis, nach innen gegen das Mark durch eine Innenendodermis begrenzt.
3. Die Leitbündel werden von einer gemeinsamen Zylinderendodermis umgeben.

Stets treten Leitbündelverbindungen nur in den Knoten auf. Im ersten Falle ist die Achse äqual, im zweiten und dritten ist sie in Zentralzylinder und Peridrom differenziert.

Den ersten Typus bezeichnet van Tieghem selbstverständlich als Astelie und zwar als Dialydesmie, wie es ja auch nach seinen Definitionen zu erwarten war. Bei dem zweiten Typus sollte Gamodesmie vorliegen, die dadurch entstanden sei, daß die Leitbündelendodermen seitlich mit einander zu einer inneren und äußeren Zylinderendodermis verschmolzen seien (van Tieghem, 1890, pg. 370—371). Bei dem dritten Typus sah van Tieghem zunächst Monostelie (vergl. das von 1891 datierte Lehrbuch „Traité de Botanique", p. 1415); nach den Definitionen konnte ja auch nur die Bezeichnung Monostelie die richtige sein. Aber schon vor dem Erscheinen des Lehrbuches widerruft van Tieghem diese Ansicht in seiner Arbeit über Equiseten (1890, p. 371). Er sagt dort ausdrücklich, daß auch hier Astelie und zwar wieder Gamodesmie vorliege und daß es ein Irrtum gewesen sei, diesen Fall als Monostelie zu bezeichnen. Er sucht seine neue Ansicht damit zu begründen, daß er sagt, es handele sich hier um einen Stillstand der Entwicklung; es sei freilich nicht die innere Endodermis selbst in der Entwicklung zurückgeblieben, sondern die plissements subérisés seien nicht entwickelt. Welchen Zweck diese auf nichts gestützte Deuterei hat, bleibt unklar; van Tieghem gibt keinen Grund an, der ihn zu dieser Hypothese geführt habe. Vielleicht hat er alle Spezies der Gattung *Equisetum* unter einen Typus gestellt, damit ihm nicht vorgehalten werden konnte, seine entwicklungsgeschichtlichen Theorien seien haltlos, da, wie das Beispiel der nah mit einander verwandten Equiseten zeige, den zugrunde gelegten morphologischen Typen keine phylogenetische Bedeutung zukomme.

Demgegenüber deutet Strasburger (1891, p. 441 ff.) alle bei den Equiseten vorliegenden Fälle als Monostelie. Er sucht diese Auffassung zu begründen durch folgende Betrachtung: Der kollaterale Bau der einzelnen Gefäßbündel drängt zu der Vorstellung, daß in der Tat das gesamte innere Gewebe des Stammes als ein einziger Zentralzylinder aufzufassen sei. Bei den Arten mit äußerer Gesamtendodermis entspricht diese der innersten Rindenschicht. Die Einzelendodermen und eine stellenweise vorhandene innere Gesamtendodermis sind dagegen „aus Elementen des Grundgewebes des Zentralzylinders gebildet worden. . . ." „Daß in denjenigen Fällen, in welchen die Gefäßbündel von Einzelendodermen umgeben sind, die innerste Rindenschicht sich nicht als besondere Haut um den Zentralzylinder markiert, die Grundgewebe dort vielmehr ohne Grenze in einander übergehen, darf nicht Wunder nehmen. Die physiologische Veranlassung zur Ausbildung einer Endodermis an jener Stelle fällt eben weg" (p. 442—443).

Jeffrey (1897, p. 869) hält die Gamodesmie für den ursprünglichen Zustand bei den Equiseten. Zylinderendodermis und Innenendodermis sollen zuerst vorhanden gewesen sein; die beiden

anderen Fälle sind dann hieraus (in der Phylogenie) entwickelt. Später kommt dann Jeffrey zu einem ganz anderen Ergebnis (1899, I, p. 183). Nach einem Vergleich mit ihren Vorfahren meint er, das Leitungssystem der Equiseten sei eine Siphonostele und zwar liege Kladosiphonie vor.

Campbell (1905, p. 465) lehnt diese Auffassung ab, da erstens das ganze Leitungssystem aus dem „Periblem" (ontogenetisch) entstehe und zweitens die für die Kladosiphonie charakteristischen „Zweiglücken" (ramular gaps), die Jeffrey annimmt, vorhanden seien (morphologisches Kriterium), auch wenn keine Zweige entwickelt sind.

Nach unserer Darstellungsweise müßten die Equiseten-Achsen in der auf Seite 157 angegebenen Weise beschrieben werden. Um zu zeigen, daß man sich die phylogenetische Entstehung der verschiedenen Typen der Equiseten auch noch anders vorstellen kann und zwar auf Grundlage wichtigerer durch die Paläobotanik sicher gestellter Tatsachen, mag folgendes angeführt werden:

Die Vorfahren der Equiseten, die Calaminarien, besaßen im primären Zustande wie die jetzigen Equiseten ein Bündelrohr (wahrscheinlich) ohne Zylinder- und Leitbündelendodermen. Aus dem primären Bündelrohr ging dann bei ihnen in der Ontogenie durch sekundäres Dickenwachstum ein Rohrbündel hervor (Solms, 1887, p. 304 ff.; Scott, 1909, p. 15 ff.; Potonié, 1912, p. 193). Das sekundäre Dickenwachstum ging den klein bleibenden Formen der Equiseten verloren, vielleicht weil ihr primäres Bündelrohr für die erforderlichen physiologischen Leistungen ausreichte. Zum Schutze der Leitbündel wurden dann aber Endodermen angelegt, und zwar bildete sich bei den extremsten Trockenbewohnern *(Equisetum arvense, E. pratense)* eine Zylinderendodermis, die weniger gute Abgrenzung der Leitungsbahnen, bei den an feuchten Stellen stehenden Arten *(z. B. Equ. variegatum)* Zylinder- und Innenendodermis und bei den ausgesprochenen Wasserformen *(E. limosum),* die mit wechselndem Wasserstand zu rechnen haben, Leitbündelendodermen aus (vergl. Plaut, 1909, p. 50—51).

Von der Achse der Lycopodien hatte van Tieghem zuerst, als er die Stelenlehre begründete, eine Auffassung, die er später nie wieder erwähnt. Er schreibt in seiner ersten hierher gehörigen Arbeit (van Tieghem und Douliot, 1886, III, p. 315): „Dans les *Lycopodium, Psilotum* et *Tmesipteris,* la stèle subit une série de bifurcations (morphologisch) dans des plans rectangulaires, mais chaque fois le parenchyme se divise aussitôt et la tige se dichotomise dans sa totalité; il en résulte que chaque branche ne contient jamais qu'une stèle, tandis que la tige, considérée dans son ensemble, est polystélique." Später in seinen Lehrbüchern (1891, p. 1423; 1898, p. 177) bezeichnet van Tieghem, indem er nur die einzelnen Zweige des Sproßsystemes berücksichtigt, die Lycopodien als monostel. Demgegenüber glaubt Strasburger (1891, p. 458; 1897, p. 249; 1902, p. 266), es liege Gamostelie vor, also ein Spezialfall der Polystelie. Er begründet diese Behauptung

mit der Annahme, daß das Leitungssystem bei den Lycopodien durch Verschmelzung mehrerer „Stelen", wie sie bei *Selaginella* vorliegen (in der phylogenetischen Entwicklung), entstanden sei. Campbell (1905, p. 495) teilt diese Anschauung. Dagegen vertreten Jones (1905), Wigglesworth (1907, p. 211) und Lotsy (1909, p. 433) wieder van Tieghems Auffassung, da sie meinen, es liege kein Grund vor, eine (phylogenetische) Verschmelzung von Leitbündeln hier anzunehmen. Nach unserer Bezeichnungsweise ist die Lycopodien-Achse in Peridrom und Zentralzylinder differenziert (Endodermis fehlt) uud im Zentralzylinder liegt ein endodermfreies Plattenbündel.

Bei den *Ranunculus*-Arten kommen im Stengel teils nur Leitbündelendodermen, teils nur eine Zylinderendodermis vor. Demgemäß hatte van Tieghem diese Achsen, da die Leitbündel zwar Endodermen besitzen, aber nicht konzentrisch sind, teils als astelisch, teils als monostelisch bezeichnet. Dagegen wendet Strasburger (1891, p. 311–312) ein: „Soll aber wirklich Stele gleichbedeutend mit Zentralzylinder benutzt werden, wie es ja auch van Tieghem will, so läßt sich eine derartige Auffassung des Baues der betreffenden *Ranunculus*-Arten nicht rechtfertigen. Vergleichend-morphologische Gesichtspunkte müssen über die histologischen gestellt werden und die morphologische Deutung bestimmen. Solche Vergleiche müssen aber zu dem Ergebnis führen, daß in allen *Ranunculus*-Arten die Grenze zwischen Rinde und Zentralzylinder an derselben Stelle liegt und daß diese somit monostel gebaut sind."

Als letztes Beispiel will ich nun noch die Arbeiten über Orchideen-Knollen besprechen.

Über die Entstehung der Orchideen-Wurzelknollen schreibt schon vor der Aufstellung der Stelärtheorie Weiß (1880, p. 118), es sei „wahrscheinlich, daß an der Bildung einer Wurzelknolle, wenigstens bei denen, die sich handförmig spalten, mehrere Faserwurzeln sich beteiligen, die verwachsen[1]), sich verdicken und so die Wurzelknolle darstellen." An dieser Annahme über die Entstehung halten auch die Stelärtheoretiker fest. Van Tieghem und Douliot (1886, III, p. 318) besprechen die Orchideen-Wurzeln als erste vom Standpunkte der Stelärtheorie. Sie sagen: „Les tubercules des *Orchis, Ophrys* etc., possèdent, comme on sait, un plus ou moins grande nombre de stèles distinctes dans une écorce commune, mais toutes ces stèles s'attachent indépendamment, quoique en des points très voisins, sur le rameau qui porte le tubercule; elles ne dérivent pas l'une de l'autre par voie de division. Ce tubercule est donc constitué par un faisceau de racines concrescentes et non par une racine polystélique. C'est un des exemples qui montrent le mieux combien il est nécessaire de dégager la polystélie vraie des illusions produites par la concrescence." (Vergl.

[1]) Ob eine phylogenetische Verwachsung oder ontogenetische Verschmelzung von mehreren Wurzelanlagen gemeint ist, ist aus dieser und den folgenden Arbeiten nicht zu ersehen.

auch van Tieghem, 1891, p. 689; 1898, p. 79—80). Strasburger (1891, p. 429—430) schließt sich dieser Auffassung an; er weist noch besonders hin auf die Ausbildung der Endodermen um die „Stelen". Schoute (1903, p. 156), der die Polystelie in Achsen und Wurzeln sonst überhaupt nicht mehr anerkennt, meint, daß die Orchideenknollen, gerade weil sie durch Verwachsung entstanden seien, als polystel bezeichnet werden müßten. White (1907, p. 12) kommt auf Grund eingehender vergleichend-anatomischer Untersuchungen zu dem Schluß, die Orchideen-Knollen seien nicht durch Verschmelzung zahlreicher Wurzeln entstanden, sondern aus einer Wurzel durch Anschwellung. Es liege also Polystelie vor und diese sei in der von van Tieghem für die Primeln beschriebenen Weise (ontogenetisch) entstanden.

Nach A. Meyer (1886, p. 185 ff.; 1891, p. 211) sind die Orchideen-Knollen folgendermaßen gebaut: Sie sind umgeben von einem Epiblem, das stellenweis noch Wurzelhaare trägt; darunter liegt ein sehr reduziertes Peridromparenchym in Gestalt einer einzigen Zellschicht; darauf folgt eine Endodermis (Zylinderendodermis). Innerhalb dieser Endodermis liegt nun nicht — wie bei normalen Monokotyledonen-Wurzeln — ein polyarches radiales Leitbündel, sondern es liegen dort, eingelagert in Schleimzellen führendes, stärkereiches Parenchym eine ganze Anzahl, ungefähr 30, radiale Leitbündel, welche meist in der Peripherie der Knolle verlaufen, teilweise auch in der Mitte. Jedes dieser Leitbündel besitzt nun noch eine eigene Endodermis (Leitbündelendodermis). Nach unserer Auffassung ist also der fertige Zustand der *Orchis*-Knollen folgendermaßen zu beschreiben: Die *Orchis*-Knollen sind in Peridrom und Zentralzylinder differenziert, der Zentralzylinder ist von einer Zylinderendodermis umgeben, und die in dem Zentralzylinder liegenden Leitbündel sind außerdem von je einer Leitbündelendodermis umgeben. Früher hielt es Herr Prof. Meyer für nicht unwahrscheinlich, daß die *Orchis*-Knollen nur aus einer einzigen Wurzel entstanden seien, weil eine Zylinderendodermis vorhanden ist. Es müßte dann angenommen werden, daß jede Anlage zu einem Tracheen- oder Siebstrang des Wurzelleitbündels zu einem vollständigen Leitbündel geworden wäre. Mit Rücksicht auf die unter seiner Leitung im Marburger Botanischen Institut von Krömer (1903), Rumpf (1904), Müller (1906), Mager (1907), Bäsecke (1908) und Plaut (1909) angestellten Untersuchungen über Endodermen hält er es jetzt aber auch nicht für unmöglich, daß die Knollen (phylogenetisch) aus zahlreichen Wurzeln entstanden sind, jedes Wurzelleitbündel seine Endodermis beibehalten hat, obwohl sie nicht mehr notwendig ist, und daß die Zylinderendodermis sekundär hinzugetreten ist, um die als Reservestoffbehälter dienende Knolle nach außen abzugrenzen. Somit wäre auch die periphere Lage der Zylinderendodermis und die mangelhafte Ausbildung des Peridroms erklärlich.

Ich will nun noch zwei Übersichten zusammenstellen, die nochmals illustrieren mögen, wie verfehlt die Darstellungsweise der Stelärtheorie ist:

Tabellarische Übersicht über die verschiedenen Leitungssysteme, die als „Stele“ bezeichnet sind.

Unter einer Stele wird verstanden:

Im Zentralzylinder liegendes

radiales Leitbündel mit Endodermis (Wurzel, z. B. van Tieghem und Douliot, 1886, III, p. 276),

kollaterales Zylinderbündel mit Endodermis (Rhizom von *Trichomanes muscoides,* Boodle, 1900, p. 480),

konzentrisches Zylinderbündel mit Endodermis (Achse der meisten Hymenophyllaceen, Boodle, 1900),

konzentrisches Rohrbündel mit Endodermis (verschiedene *Schizaea*-Achsen, Boodle, 1901, p. 373 ff.),

bikonzentrisches Rohrbündel ohne Mark mit Endodermis *(Lindsaya,* Tansley und Lulham, 1902, p. 157 ff.),

bikonzentrisches Rohrbündel mit Mark mit Endodermis *(Loxsoma*, Gwynne-Vaughan, 1901, I, p. 71 ff.),

Plattenbündel ohne Endodermis *(Lycopodium*-Achse, van Tieghem, 1891, p. 1423; 1898, p. 177),

Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln mit Zylinderendodermis (Phanerogamenachsen mit Zentralzylinder, van Tieghem und Douliot, 1886, III, p. 276),

Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln ohne Zylinderendodermis (Achse von *Vicia,* van Tieghem, 1898, p. 178),

Bündelrohr aus konzentrischen Zylinderbündeln ohne Zylinderendodermis (= Diktyostele von Brebner, 1902, p. 523).

Bündelrohr aus bikollateralen Leitbündeln ohne Endodermis *(Cucurbita*-Achse, Brebner, 1902, p. 520),

Bündelgruppe aus kollateralen Zylinderbündeln oder aus konzentrischen (leptozentrischen) Rohrbündeln und kollateralen Zylinderbündeln — mit oder ohne Zylinderendodermis (Monokotyledonen-Achsen, Brebner, 1902, p. 522);

in äqualen Organen liegendes

konzentrisches Zylinderbündel mit Endodermis *(Auricula,* van Tieghem, 1886, I, p. 99),

konzentrisches Zylinderbündel ohne Endodermis *(Ceratopteris*-Achse, Shove, 1900, p. 497),

kollaterales Rinnenbündel mit Endodermis (Blattstiel von *Primula denticulata*, Gwynne-Vaughan, 1897, p. 308 ff.),

Bündelrohr aus kollateralen Zylinderbündeln mit Leitbündelendodermen (Equiseten-Achsen, Strasburger, 1891, p. 441).

Demgegenüber wurde in folgenden Fällen, in denen eine Differenzierung im Peridrom und Zentralzylinder vorliegt, der Zentralzylinder nicht als Stele angesehen, sondern anders gedeutet:

Zentralzylinder der Equiseten mit Zylinderendodermis (van Tieghem, 1890, p. 371),

Zentralzylinder der Lycopodien (Strasburger, 1891, p. 458 u. a. a. O.),

Zentralzylinder der *Botrychium*-Achse (van Tieghem, 1898, p. 179),

Zentralzylinder der Orchideen-Wurzeln (van Tieghem u. a.).

Tabellarische Übersicht über die Stelärnomenklatur.

Stelärbezeichnung:	Übertragung in unsere Nomenklatur:	Bemerkungen:
Monostele:	1. Zentralzylinder von beliebigem Bau mit oder ohne Endodermis.	Nach van Tieghems Definition.
	2. Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln mit Leitbündelendodermen.	Beispiel: Equiseten mit Leitbündelendodermen.
Polystelie:	Es sind mehrere Rohr- oder Zylinderbündel in äqualem Organe vorhanden.	Nur Querschnittsbild ist berücksichtigt.
Dialystelie:	Die konzentrischen Leitbündel in einem äqualen Organ sind isoliert	
Gamostelie:	Konzentrisches Rohrbündel oder Plattenbündel.	Phylogenetische Entwickl. berücksicht.
Astelie:	Ein äquales Organ enthält nur kollaterale Leitbündel.	Querschnittsbild berücksichtigt.
Schizostelie:	desgl.	
Astelie:	Die Achse enthält nur prosenchymatische Leitelemente.	Nur von van Tieghem (1906) für Moose angewandt.
Gamodesmie:	Bündelrohr oder Rohrbündel, das durch phylogenetische Verschmelzung entstanden sein soll.	Phylogenie berücksichtigt.
Dialydesmie:	Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln.	Nur Querschnittsbild berücksichtigt.
Bistelie:	Zwei konzentrische Leitbündel in äqualem Organe.	Nur Querschnittsbild berücksichtigt.
Siphonostele:	Rohrbündel.	Räumliche Gestalt berücksichtigt.
Ektophloische Siphonostele:	Konzentrisches Rohrbündel.	Querschnittsgestalt berücksichtigt.
Amphiphloische Siphonostele:	Bikonzentrisches Rohrbündel.	desgl.
Phyllosiphonie:	In einem Rohrbündel sind Blattlücken vorhanden.	Morphologie der Pflanze berücksichtigt.
Kladosiphonie:	Zweiglücken vorhanden.	
Adelosiphonie:	Bündelrohr mit Verbindungen.	Räumliche Gestalt und Ontogenie berücksichtigt.
Perfekte Stele:	Konzentrisches Zylinderbündel.	Querschnittsbild berücksichtigt.
Imperfekte Stele:	Stark gewölbtes kollaterales Rinnenbündel.	desgl.
Meristele:	Kollaterales Leitbündel, auch konzentrisches.	Ontogenie berücksichtigt. (bei Brebner, 1902, p. 523).

Zentroxyle Monostele:	Konzentrisches Leitbündel oder Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln.	Nur Querschnittsbild berücksichtigt.
Perixyle Monostele:	Radiales Leitbündel oder Plattenbündel	desgl.
Mesostelie:	Ein Organ enthält einen Zentralzylinder und peridromständige Leitbündel.	desgl.
Dialymeristelie:	Siehe Dialydesmie.	
Gamomeristélie dialydesme (oder Gamom. mit isolierten Leitbündeln):	Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln mit gemeinsamer Innen- und Zylinderendodermis oder nur mit Zylinderendodermis.	Vermutliche Phylogenie berücksichtigt.
Gamomeristélie gamodesme (oder Gamom. mit vereinigten Leitbündeln):	Konzentrisches Rohrbündel mit Endodermis oder sehr dichtes Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln mit Zylinderendodermis.	desgl.
Monostélie superposée:	Siehe zentroxyle Monostelie.	
Monostélie alternée:	Siehe perixyle Monostelie.	
Polystélie superposée: / Polystélie alternée:	Unterschied nicht zu ermitteln, da die Definitionen und Beschreibungen mir nicht zugänglich waren.	
Eustele:	Bündelrohr aus kollateralen oder bikollateralen Leitbündeln.	Nur Querschnittsbild berücksichtigt.
Aktinostele:	Radiales Leitbündel oder Plattenbündel.	desgl.
Ataktostele:	Bündelgruppe aus kollateralen oder konzentrischen und kollateralen Leitbündeln od. Bündelrohr aus bikollateralen Leitbündeln.	desgl.
Homodesmische Ataktostele:	Bündelgruppe, die nur eine Art von Leitbündeln enthält.	desgl.
Heterodesmische Ataktostele:	Bündelgruppe, die zwei Arten von Leitbündeln enthält.	desgl.
Haplostele:	Konzentrisches Zylinderbündel.	desgl.
Medullated haplostele:	Konzentrisches Rohrbündel.	desgl.
Solenostele:	Konzentrisches oder bikonzentrisches Rohrbündel mit Blattlücken.	Räumliche Gestalt berücksichtigt.
Diktyostele:	Bündelrohr mit Bündelverbindungen.	desgl.

Siphonische Diktyostele:	Bündelrohr aus konzentrischen Leitbündeln m. Verbindungen.	desgl.
Adelosiphonische Diktyostele:	desgl., aber mit akzessorischen Leitbündeln.	desgl.
Protostele:	Identisch mit Haplo- und Aktinostele.	Ontogenie berücksichtigt.
Hysterostele:	Konzentrisches Zylinder- oder Rohrbündel.	desgl.
Eumeristelie:	Bündelgruppe aus konzentrischen Rohr- oder Zylinderbündeln (für *Auricula*).	Querschnittsgestalt und vermutliche Phylogenie berücksichtigt.
Haplomeristelie:	desgl. (für Farne).	desgl.
Subkollaterale Stele:	Übergangsform zwischen kollateralem Rinnenbündel und konzentrischem Zylinderbündel.	Querschnittsbild berücksichtigt.
Lindsaya-Typus:	Bikonzentrisches Rohrbündel mit exzentrisch liegendem Siebteil ohne Mark.	desgl.
Tubularstele:	= Siphonostele.	
Type homogène:	= Thallus.	

Wollte man nun aber für alle möglichen Fälle einen Spezialnamen vom Standpunkte der Stelärtheorie haben, so würde diese Nomenklatur von etwa fünfzig Namen nicht einmal ausreichen. Ich möchte nur noch auf einige besonders auffällige derartige Beispiele hinweisen:

Es gibt in der Stelärnomenklatur keine Möglichkeit, radiale Leitbündel und Plattenbündel zu unterscheiden. Sie werden unter den Namen „perixyle Monostelie“ oder „monostélie alternée“ oder „Aktinostelie“ zusammengefaßt. — Ebenso werden unter homodesmischer Ataktostele erstens verschiedene Fälle, die bei den Monokotyledonen-Achsen vorkommen, verstanden, und zweitens das Bündelrohr der Cucurbitaceen-Achsen mit bikollateralen Leitbündeln. — Sodann fehlen schließlich Bezeichnungen für das in einem Zentralzylinder liegende kollaterale Zylinderbündel z. B. bei *Trichomanes muscoides* und das in einem Zentralzylinder liegende bikollaterale Leitbündel, z. B. bei *Asplenium obtusifolium*. Beide werden einfach als „Stelen“ bezeichnet.

Literaturverzeichnis.

1. de Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
2. Bäsecke, P., Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Filicinen-Achsen und -Wedel sowie über den Ersatz des Korkes bei den Filicinen. (Botanische Zeitung. Bd. 66. p. 25—88. Leipzig 1908; auch Dissertation Marburg.)
3. Belli, S., Endoderma e periciclo nel genus *Trifolium* in rapporta colla teoria della stelia di van Tieghem e Douliot. (Mem. della Reale

Accademia delle Science di Torino. Serie II. Tom. XLVI. p. 353—443. Turin 1896.)

4. Boodle, L. A., Comparative Anatomy of the *Hymenophyllaceae, Schizaeaceae.* and *Gleicheniaceae.* I. On the Anatomy of the *Hymenophyllaceae.* (Annals of Botany. Vol. XIV. p. 455. 1900.)
5. — II. On the Anatomy of the *Schizaeaceae.* (Annals of Botany. Vol. XV. p. 359—422. 1901.)
6. Bower, F. O., „Farne im weitesten Sinne. Pteridophyten." (Im Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. III. p. 912—991. 1913.)
7. Brebner, G., On the Anatomy of *Danaea* and other *Marattiaceae.* (Annals of Botany. Vol. XVI. p. 517. 1902.)
8. Campbell, D. H., The Structure and Development of Mosses and Ferns. New-York 1905.
9. Chauveaud, G., L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les principales de son évolution. (Annales des sciences naturelles. Botanique. Sér. 9. T. 13. p. 113—439. 1911.)
10. Gerresheim, E., Über den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dikotyledonen. (Bibliotheca botanica. Heft 81. 1912. Auch Dissertation Marburg.)
11. Gibson, R. J. H., Contributions towards a Knowledge of the Anatomy of the Genus *Selaginella.* Part. IV. (Annals of Botany. Vol. XVI. p. 449. 1902.)
12. Gwynne-Vaughan, D. T., On Polystely in the Genus *Primula.* (Annals of Botany. Bd. XI. p. 307—325. London 1897.)
13. — Observations of the Anatomy ofSolenostelic Ferns: I. *Loxsoma.* (Annals of Botany. Vol. XV. p. 71—98. 1901.)
14. — Some Observations upon the vascular Anatomy of the *Cyatheaceae.* (Annals of Botany. Vol. XV. p. 776—777. 1901.)
15. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1909.
16. Jeffrey, E. C., The Morphology of the Central Cylinder in Vascular Plants. (Report of the British Association for the Advencement of Science. p. 869—870. Toronto 1897.)
17. — The Development, Structure and Affinities of the Genus *Equisetum.* (Mem. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. V. Nr. 5. p. 155—190. 1899.)
18. — The Morphology of the Central Cylinder in the Angiosperms. (Trans. Canad. Inst. VI. p. 599. 1899.)
19. — The Anatomy and Development of the Stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. (Annals of Botany. Vol. XV. p. 779. 1901.)
20. — The Structure and Development of the Stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. (Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B. Vol. 195. p. 119—146. 1903.)
21. Jones, C. E., The Morphology and Anatomy of the Genus *Lycopodium.* (Trans. Linn. Soc. 1905.)
22. Kamiensky, Zur vergleichenden Anatomie der Primeln. Diss. Straßburg 1875.
23. Krömer, K., Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. (Bibliotheca botanica. Heft 59. 1903. Auch Dissertation Marburg.)
24. Lachmann, P., Recherches sur la morphologie et l'anatomie des Fougères. (Comptes Rendus. T. 101. p. 603. Paris 1885.)

25. Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. II. Jena 1909.
26. Mager, H., Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten. (Bibliotheca botanica. Heft 66. 1907. Auch Diss. Marburg.)
27. Meyer, A., Beiträge zur Kenntnis pharmakognostisch wichtiger Gewächse. VIII. Über die Knollen der einheimischen Orchideen. (Archiv der Pharmazie. Bd. 24. p. 185—285. 1886.)
28. — Wissenschaftliche Drogenkunde. Berlin 1891.
29. — Erstes mikroskopisches Praktikum. 2. Aufl. Jena 1907; 3. Aufl. 1915.
30. Meyer, Fr. J., Bau und Ontogenie des Wasserleitungssystemes der vegetativen Organe von *Viola tricolor var. arvensis*. Dissertation. Marburg 1915.
31. Müller, H., Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen. (Botan. Zeitg. Bd. 64. 1906. Auch Diss. Marburg.)
32. Mylius, G., Das Polyderm. Eine vergleichende Untersuchung über die physiologischen Scheiden Polyderm, Periderm und Endodermis. (Bibliotheca botanica. Heft 79. 1912. Auch Diss. Marburg.)
33. Nägeli u. Leitgeb, Entstehung und Wachstum der Wurzeln. (Beiträge zur wiss. Bot. H. 4. 1868.)
34. Neef, F., Über Zellumlagerungen. Ein Beitrag zur experimentellen Anatomie. (Zeitschr. f. Bot. Bd. VI. p. 465—547. 1914.)
35. Plaut, M., Untersuchungen über die physiologischen Scheiden der Gymnospermen. Equisetaceen und Bryophyten. Diss. Marburg 1909.
36. Potonié, H., Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Lichte der Paläontologie. Jena 1912.
37. Rippel, A., Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Wasserbahnen der Dikotylen-Blätter mit besonderer Berücksichtigung der handnervigen Blätter. (Bibliotheca botanica. Heft 82. 1913. Auch Diss. Marburg.)
38. Rumpf, G., Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel. (Bibliotheca botanica. Heft 62. 1904. Auch Diss. Marburg.)
39. Russow, E., Vergleichende Untersuchungen der Leitbündel-Kryptogamen. (Memoires de l'Academie impérial des sciences de St. Pétersbourg. Sér. 7. T. 19. p. 1—207. 1873.)
40. Sachs, J., Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1868; 4. Aufl. 1874.
41. Schoute, J. C., Die Stelärtheorie. Jena, Groningen 1903. Auch Diss. Jena 1902.
42. Scott, D. H., Origin of Polystely in Dicotyledons. (Annals of Botany. Vol. V. p. 514. 1890—91.)
43. — Studies in Fossil Botany. 1909.
44. — Prof. Jeffrey's Theory of the Stele. (The New Phytologist. Vol. I. p. 207—212. 1902.)
45. Shove, R. F., On the Structure of the Stem of *Angiopteris evecta*. (Annals of Botany. Vol. XIV. p. 497—525. 1900.)
46. Simon, S., Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen. (Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. Bd. 26. (Festschrift.) 1908.)
47. Solms-Laubach, H. Graf zu, Einleitung in die Paläophytologie vom botanischen Standpunkte aus. Leipzig 1887.

48. Solms-Laubach, H. Graf zu, Referat über „Brebner, On the Anatomy of *Danaea* and other *Marattiaceae*.“ (Botan. Zeitg. Bd. 61. Abt. 2. p. 37. 1903.)
49. — Referat über „Schoute, Die Stelärtheorie“. (Botan. Zeitg. Bd. 61. Abt. 2. p. 147. 1903.)
50. Strasburger, E., Histologische Beiträge. Heft III: Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.
51. — Das botanische Praktikum. 3. Aufl. Jena 1897. 4. Aufl. 1902.
52. — u. M. Koernicke, Das botanische Praktikum. 5. Aufl. Jena 1913.
53. —, L. Jost, H. Schenk u. G. Karsten, Lehrbuch der Botanik. 11. Aufl. Jena 1911.
54. Fitting, H., L. Jost, H. Schenk, C. Karsten, Lehrbuch der Botanik. 12. Aufl. Jena 1913.
55. Tansley, A. G., u. R. B. Lulham, On a new Type of Fernstele, and its probable phylogenetic Relations. (Annals of Botany. Vol. XVI. p. 157—164. 1902.)
56. van Tieghem, Ph., Recherches sur la symétrie de la structure des plantes vasculaires. (Ann. des scienc. natur. Botan. Sér. 5. T. 13. p. 5—314. 1870—71.)
57. — Structure de la tige des Primevères nouvelles du Yun-nan. (Bull. de la soc. botan. de France. T. 33. p. 95. 1886.)
58. — et H. Douliot, Sur les tiges à plusieurs cylindres centraux. (Bull. de la soc. botan. de France. T. 33. p. 213. 1886.)
59. — — Sur la polystélie. (Ann. d. scienc. natur. Botan. Sér. 7. T. 3. p. 275—322. 1886.)
60. — Sur la limite du cylindre central et de l'écorce dans les Cryptogames vasculaires. (Journ. de Botan. T. 2. p. 369. 1888.)
61. — Sur le dedoublement de l'endoderme dans les Cryptogames vasculaires. (Journ. de Botan. T. 2. p. 404. 1888.)
62. — et H. Douliot, Recherches sur l'origine des membres endogenes dans les plantes vasculaires. (Ann. d. scienc. natur. Botan. Sér. 7. T. 8. 1888.)
63. — Remarques sur la structure de la tige des Prêles. (Journ. de Botan. T. 4. p. 366—373. 1890.)
64. — Traité de Botanique. 2. éd. Paris 1891.
65. — Eléments de Botanique. 3. éd. Paris 1898; 4. éd. Paris 1906.
66. Vaupell, Untersuchungen über das peripherische Wachstum der Gefäßbündel der dikotylen Rhizome. Leipzig 1855.
67. Weiß, J. E., Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln. (Flora. Bd. 63. p. 81 - 123. 1880.)
68. White, J. H., On the Polystely in Roots of *Orchidaceae*. (University of Toronto Studies, Biological Series. No. 6. 1907.)
69. Wigglesworth, G. A., The young Sporophytes of *Lycopodium complanatum* and *Lycopodium clavatum*. (Annals of Botany. Vol. XXI. p. 211—234. 1907.)
70. Worsdell, W. C., The Evolution of the vascular Tissue of Plants. (Botan. Gaz. Vol. 34. p. 216. 1902.)
71. — The Stelar Theory. (The New Phytologist. Vol. 2. p. 140—144. 1903.) [Besprechung von Schoutes Stelärtheorie.]

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): Meyer Fritz Jürgen

Artikel/Article: Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Pflanzen 129-168