

# Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gefäße und Tracheiden

von

**Theodor Lange.**

(Hierzu Tafel XI und XII).

Wenige Gewebeelemente haben eine so mannigfache Bearbeitung erfahren, wie die Gefäße und Tracheiden. Es mag daher überflüssig erscheinen einen neuen Beitrag zur Kenntnis von den Tracheen zu liefern, und besonders zu deren Entwicklungsgeschichte, einer Lehre, über die die Akten bereits geschlossen erscheinen. Nachdem durch die grundlegenden Untersuchungen von Mohls, Nägelis, Sanios u. A. die Entstehung der primären und secundären Gefäße aus Plerom und Cambium bekannt geworden war, fand in den Lehrbüchern der Botanik ungefähr folgender Satz Aufnahme: Sobald die Wandverdickung der Gefäße und Tracheiden ausgebildet ist, schwindet das Plasma aus diesen, ohne dass auch nur eine Spur davon zurück bleibt. Untersuchungen über den genaueren Zeitpunkt des Verschwindens sind bisher nicht gemacht worden, und nur ganz vereinzelt finden sich in der Litteratur Angaben über das Vorkommen von Plasma in älteren längst ausgebildeten Tracheen. Da es für die Entscheidung mehrerer physiologischer Fragen von Interesse ist, den Zeitpunkt des Verschwindens des Plasmas festzustellen, und da das in einigen Fällen bemerkte Vorkommen von Plasma in älteren Tracheen zu der Annahme berechtigte, dass derartige Vorkommnisse sich öfters finden würden, so schien es wünschenswerth in eingehenden Untersuchungen die erwähnten Punkte zu behandeln. Auf Anregung des Herrn Geheimen Hofrath Professor Dr. Pfeffer in Leipzig habe ich diese Untersuchungen vorgenommen. Ich habe Vertreter der verschiedensten Gruppen der Gefäßpflanzen untersucht, und es ist mir gelungen genügendes Material zusammenzubringen, um zu beweisen, dass der oben angeführte Satz der Lehrbücher in dieser strengen Form nicht richtig ist. Es giebt vielmehr Pflanzen, deren Gefäße und Tracheiden noch lange Zeit nach der Ausbildung der Wandverdickung Plasma führen, oder bei denen einzelne dieser Gewebeelemente überhaupt das Plasma behalten, so lange der betreffende Pflanzentheil lebendig bleibt.

Ich habe mich bemüht Angaben der Litteratur über diesen Gegenstand möglichst vollständig zu sammeln, doch mögen mir immerhin einzelne Angaben entgangen sein, die sich zerstreut in der ungeheuren Menge anatomischer Bearbeitungen der Gefäßbündel finden.

Bei den Untersuchungen ergaben sich von selbst nach verschiedene Nebenfragen, deren Lösung für die Lösung der Hauptfragen erforderlich war. Ehe ich daher zu den eigentlichen Untersuchungen übergehen kann, muss ich eine Erörterung der Fragen voranschicken.

Die Entwicklungsgeschichte des Gefässes, wie sie sich nach den bisherigen Untersuchungen darstellt ist folgende: Wenn eine Cambiumzelle anfängt sich zum Gefäss umzubilden, so ist dies zuerst in einer bedeutenden Vergrößerung des Volumens der einzelnen Zellen kenntlich. Sobald die ersten Anfänge der Wandverdickung sichtbar werden, zeigt auch der Protoplasmaschlauch Zeichnungen, die der Wandverdickung oder den dazwischen liegenden Membranen entsprechen. Mit der Ausbildung der Wandverdickung verdicken sich auch die Querwände der Zellen in der Weise, dass ein oder mehrere Tüpfel gebildet werden; die unverdickten Teile der Querwände werden dann aufgelöst, während die Verdickungen erhalten bleiben. Mit der Fertigbildung der Gefässe verschwindet der Protoplasma-körper, »ohne, wie etwa in vertrocknenden Zellen, Rudimente zurückzulassen«<sup>1)</sup>.

Eine gleiche Entwicklung zeigen die Tracheiden. Hier ist natürlich ein Auflösen von Querwänden nicht nöthig, ausser bei jenen sogenannten Tracheiden, die Kny<sup>2)</sup> z. B. bei *Yucca* als kurze Gefässe bezeichnete.

Bisher glaubte man also gesehen zu haben, dass das Plasma mit Ausbildung der Wandverdickung verschwinde und zum Theil nahm man an, dass es vollständig zur Herstellung der Verdickungsschichten verbraucht werde. Zur Prüfung dieser Annahmen ist zuerst die Frage zu lösen: Wann verschwindet der Protoplasma aus den Gefässen und Tracheiden? Um die Zeitpunkte des Verschwindens festzustellen, war es vor Allem nöthig, diese in einer Weise zu markieren, dass sie sich zum Vergleiche miteinander eignen. Als Marke diente erstens die Beendigung der Wandverdickung und der Verholzung. Als weitere Marke benutzte ich bei Gefässen der noch in Streckung befindlichen Pflanzentheile die Beendigung des Längenwachsthums. Ein primäres Gefäss zum Beispiel kann sein Plasma verlieren, ehe die Streckung des Internodiumtheiles beendet ist oder es kann im ausgewachsenen Theile noch Plasma führen. Das gleiche gilt von secundären Gefässen. Bei primären Gefässen kann auch der Beginn des secundären Dickenwachsthums als Marke verwendet werden. Ferner lässt sich bei secundären Gefässen feststellen, wie weit die plasmaführenden Gefässe von Cambium aus markwärts reichen. Da aber zwischen die einzelnen Gefässe vom Cambium nach andere Elemente abgefordert werden, zwischen denen die Gefässe meist unregelmässig zerstreut liegen, so ist diese Marke nur eine ungenaue. Besser schon lässt sie sich bei denjenigen Nadelhölzern verwenden, wo zwischen den Tracheiden nur wenig Holzparenchym liegt. Hier lässt sich zum Beispiel sagen: das Plasma verschwindet in der fünften oder sechsten Tracheide vom Cambium ausgerechnet. Doch auch hier lassen sich gegen die Genauigkeit der Marke

1) De Bary, Vergleichende Anatomie 1887. pag. 177.

2) Kny, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tracheiden. Ber. d. deutschen bot. Gesellschaft. 1886. pag. 275.

verschiedene Einwände machen. So kann die Schnelligkeit des Dickenwachstums bei verschiedenen Pflanzen specifisch verschieden sein; dann kann diese in den verschiedenen Theilen einer Pflanze verschieden sein, und endlich ist die Schnelligkeit des Dickenwachstums abhängig von physikalischen Einflüssen und nimmt bei normalem Witterungsverlauf vom Frühling bis zum Herbst bedeutend ab. Als äusserste Marke diente bei Holzgewächsen die Zahl der Jahresringe vom Cambium an gerechnet, in denen sich Plasma führende Tracheen finden, und bei alljährlich absterbenden Pflanzentheilen die Jahreszeit.

Fand sich Plasma in ausgebildeten Tracheen, so war zu untersuchen, ob dasselbe lebend oder todt sei. Als beste Untersuchungsmethode ergab sich hierbei die Anwendung der Plasmolyse.

Für die Erkennung der ersten Marke machte es die Untersuchungsmethode nothwendig, festzustellen, ob Ausbildung der Wandverdickung und Verholzung Hand in Hand gehen oder, ob die Verholzung später erfolgt. Die Methode, die ich zumeist anwenden musste, gestattete nämlich nicht den gleichzeitigen Gebrauch von Holzreagentien. Es wurden daher für diesen Zweck eine Reihe von Vorversuchen gemacht. Ferner war es von Interesse zu erfahren, ob die Perforation der Querwände immer erst eintritt, wenn die übrige Ausbildung des Gefässes vollendet ist. In diesem Falle kann die Perforation im gleichen Sinne, wie die Beendigung der Wandverdickung als Marke verwendet werden. Diese Frage wurde gleichzeitig mit den oben erwähnten Voruntersuchungen gelöst, und konnte das Resultat auch bei den weiteren Untersuchungen bestätigt werden.

Da es sich bei der Lösung der Hauptfrage herausstellte, dass in allen Fällen nach Ausbildung der Wandverdickung und Verholzung noch Protoplasma nachgewiesen werden konnte, so entstand die Frage: Was geschieht mit diesem Protoplasma?

Bei Gelegenheit der Untersuchung wachsender Internodien verschiedener Pflanzen zeigte es sich, dass, während das Längenwachsthum noch nicht beendet ist, schon secundäres Dickenwachsthum mit Ausbildung von Tüpfel-, Netz- und Treppengefässen statt hat. In einzelnen Fällen wurde sogar constatirt, dass sich im wachsenden Theile plasmafreie Tüpfel- und Netzgefässe finden. Es waren daher noch folgende Fragen zu erörtern: Wächst ein in dem sich streckenden Internodiumtheile befindliches Gefäss, das noch in der Ausbildung begriffen ist auch in die Länge? Ferner, wie verhält sich das plasmafreie Gefäss im Internodiumtheile, der noch im Längenwachsthum begriffen ist?

Die Resultate verschiedener Forscher, die für meine Untersuchungen von Wichtigkeit sind, schicke ich jetzt voraus, und gebe gleichzeitig einen kurzen Ueberblick über die historische Entwicklung unserer Kenntnisse von der Bildung der Tracheen zur Charakterisierung des bisherigen Standpunktes.

## I. Ueberblick über die einschlägige Litteratur.

Die Vorstellungen, die sich die älteren Botaniker von dem anatomischen Bau der Pflanzen machten, waren, wie bekannt, sehr unklar. Am Anfange des Jahrhunderts förderten Treviranus und Moldenhawer die anatomischen Kenntnisse bedeutend, aber erst Hugo von Mohl<sup>1)</sup> war es vorbehalten, eine neue Aera der Pflanzenanatomie durch seine äusserst sorgfältigen Untersuchungen anzubahnen. Mohl wird mit Recht als der Begründer unserer heutigen anatomischen Kenntnisse angesehen; seine Untersuchungen sind für die Arbeiten der Anatomen immer noch grundlegend. Ihm verdanken wir auch unser Wissen von der Entwicklungsgeschichte der Gefässe in seinen Hauptzügen. Er leitet die Gefässe »von dünnhäutigen geschlossenen Zellen ab, auf deren inneren Seiten sich später Membranen und Fasern ablagern, und deren Querwände entweder völlig resorbiert oder in netz- oder treppenförmiger Form durchlöchert werden«. Er stellte fest, »dass die Tüpfel dünnere Stellen der Gefässwandung seien« und wies auch darauf hin, »dass bei den getüpfelten Gefässen der meisten Pflanzen die einzelnen Gefässschläuche nicht ringsum einen gleichförmigen Bau besitzen, sondern, dass ihre Wandungen, je nachdem sie mit verschiedenartigen Elementarorganen in Berührung stehen, nicht unbedeutende Modificationen in ihrer Structur zeigen«, und führt dann des weiteren aus, dass die Tüpfel des Gefässes genau mit den Tüpfel des Nachbarorganes correspondiren. Die irrige Ansicht über die Entstehung der Ringgefässe aus Spiralgefässen durch Zerreissung der Spiralfaser und Verwachsen von je zwei Windungen zu einem geschlossenen Ringe, wie diese sein Zeitgenosse Schleiden vertheidigte, widerlegte er auf Grund directer Beobachtungen an Gefässen der Wurzel von *Commelina tuberosa*. Schleiden und Unger liessen auch die Netzgefässe aus Spiralgefässen hervorgehen; auch diese Hypothese widerlegte Mohl. Der Zellwand und ihren Verdickungsschichten, wandte er grosse Aufmerksamkeit zu und unterschied zuerst eine primäre, secundäre und tertiäre Membran. Weiterhin beschäftigte sich Mohl mit der chemischen Natur der Zellhaut und führte die Ansicht von Payen<sup>2)</sup>, dass die primäre Membran der Zellen Cellulose und bei der Verdickung durch incrustirende Substanzen verunreinigt sei, weiter aus. Auch den Inhalt der Zellen studierte er genauer, nachdem Nägeli<sup>3)</sup> schon die stickstoffhaltigen Substanzen der Zelle beschrieben und ihre Bedeutung hervorgehoben hatte. Mohl

1) Seine bis 1845 erschienenen Arbeiten, gab er 1845 gesammelt unter dem Titel: »Vermischte Schriften botanischen Inhalts« heraus. Von seinen späteren Schriften ist für die Kenntniss der Gefässe von Wichtigkeit: Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle. Braunschweig 1851.

2) Payen, Mémoires sur les développements des végétaux. Paris 1845.

3) Nägeli untersuchte namentlich die Vorgänge bei der Zelltheilung und widerlegte Schleidens Zellbildungstheorie.

führte die Bezeichnung Protoplasma ein, entdeckte den Primordialschlauch, unterschied den Zellsaft vom Plasma und wies nach, wie die Vermehrung der Zellen durch Theilung vor sich geht, und die Zelle das Grundorgan der Pflanze ist. Nicht das geringste Verdienst Mohls ist es, den Verlauf der Gefässbündel in der Pflanze, über den bis dahin nur unklare Vorstellungen verbreitet waren, genau untersucht zu haben. Dies sind in Kurzem die Errungenschaften Mohls, so weit sie sich auf unsere Kenntniss der Gefässe beziehen. Es sollte sich bald zeigen, dass sie, wie alles Andere, was er für die Pflanzenanatomie leistete, geeignet waren eine üppige Entwicklung dieser Wissenschaft hervorzurufen. Die zahlreichen folgenden anatomischen Untersuchungen basiren alle auf Mohls grundlegenden Arbeiten.

Auf die Unzahl von Schriften, die sich mit Gefässen beschäftigen, hier einzugehen, kann nicht der Zweck dieses historischen Ueberblickes sein; ich kann im Folgenden nur die Arbeiten erwähnen, die unsere Kenntnisse von der Gefässbildung wesentlich förderten und diejenigen, die sich mit dem Inhalt der Tracheen beschäftigen.

Von den Anatomen der Folgezeit sind vor Allen zu erwähnen Nägeli, Hanstein, Unger, Hofmeister, Schacht, Th. Hartig und Sanio.

Nägeli<sup>1)</sup> wies die erste Entstehung der Gefässbündel im Urmeristem nach. Er<sup>2)</sup> und Hanstein<sup>3)</sup> waren es, die die Zusammensetzung des Holzkörpers der Laub- und Nadelhölzer aus einzelnen Gefässbündeln klarlegten und diese Gefässbündel als Blattspuren bezeichneten.

Von besonderer Wichtigkeit sind die Arbeiten Sanios<sup>4)</sup>, in denen die primäre Anlage des Gefässbündels im Urmeristem und das secundäre Dickenwachsthum als zwei getrennte Vorgänge aufgefasst werden. Schon Mohl hatte die Bedeutung des Cambiums erkannt; Sanio wies nach, das dasselbe nur aus einer Zellreihe besteht. Er<sup>5)</sup> war es auch, der die Bezeichnung Tracheide einführte. Als besonderes Verdienst Schachts<sup>6)</sup> ist zu erwähnen, dass er den Bau der Hoftüpfel wesentlich richtig darstellte, wenn er auch fälschlich annahm, dass die Scheidewand später ver-

1) Schleiden und Nägeli, Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik. Zürich 1844—1846.

2) Nägeli, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Leipzig 1858.

3) Hanstein, Ueber den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dicotylen Holzringes. Berlin 1857.

4) Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. Botan. Zeitung 1863. pag. 357 ff.

5) Sanio, Einige Bemerkungen über den Bau des Holzes. Bot. Zeitung 1860. pag. 201.

6) Schacht, De maculis in plantarum vasis. Bonn 1860.

schwinde. Sanio<sup>1)</sup> hat später die Entwicklungsgeschichte der Hoftüpfel verfolgt und durch schöne Zeichnungen klargelegt.

Inzwischen beschäftigte man sich auch mit dem Zustandekommen der Verdickungsschichten der Zellwand, und es entbrannte ein heftiger Streit über Apposition und Intussusception, der ja auch jetzt noch nicht geschlichtet ist. Für meine Untersuchungen ist es gleichgültig, wie die Wandverdickung zu Stande kommt; das gleiche gilt bezüglich der ersten Zellmembran und der Stoffe aus denen sie entsteht. Eingehende Erörterungen dieser Fragen mit den Angaben der Litteratur finden sich bei Pfeffer<sup>2)</sup> und Strasburger<sup>3)</sup>.

Wie erwähnt waren es Payen und Mohl, die zuerst eine Veränderung der Eigenschaften der Zellhaut wahrgenommen hatten; sie untersuchten dieselbe mit Schwefelsäure und Jod. Durch Burgerstein, Wiesner, Höhnel wurden bald eigentliche Holzreagentien bekannt, und als Singer<sup>4)</sup> dann nachwies, dass in verholzten Membranen neben Coniferin auch Vanillin vorkomme, wurden Reagentien<sup>5)</sup> gefunden, mit denen sich die Anwesenheit des einen oder des anderen der beiden Stoffe feststellen und der chemische Vorgang in der Membran genauer verfolgen liess. Ob der Verholungsprozess unter dem direkten Einfluss des Protoplasmas sich abspielt oder in anderer Weise, darüber sind die Ansichten getheilt. Strasburger<sup>6)</sup> behauptet, dass die Verholung der Coniferen-Holzzellen »der Hauptsache nach« vor sich geht, nachdem die Zellen sich völlig vom Plasma entleerten, aber doch nur in der lebenden Pflanze. Dagegen nehmen Wiesner<sup>7)</sup> und Krasser<sup>8)</sup> an, dass die Verholung unter dem Einfluss von Eiweiss stattfindet. Sie fanden dasselbe in der Zellwand (Dermatoplasma), geben aber nicht an, ob zu der Zeit, wo die Wand noch Plasma führt, das Lumen der Zelle schon völlig entleert ist.

Mohl hatte die Inhaltsstoffe der Zelle zuerst genauer studiert. Unter Anderem erwähnt er, dass sich in den jungen Gefässzellen Plasma und je ein Zellkern befinde, und dass mit der Verdickung der Wandungen das

1) Sanio, Anatomie der gemeinen Kiefer. Pringsheims Jahrbücher. Bd. IX. pag. 77 ff.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. I. Cap. VI. pag. 286 ff. Bd. II. Cap. IV. 1881. pag. 50 ff.

3) Strasburger, Ueber den Bau und das Wachstum der Zellhäute. 1882.

4) Singer, Beiträge zur näheren Kenntniss der Holzsubstanz. Sitzungsber. d. Wien. Acad. Bd. 85. 1882. pg. 345 ff.

5) Vergl. Hegler, Histochemische Untersuchungen verholzter Membranen. Flora 1890. pag. 33 ff.

6) Strasburger, l. c. pag. 190.

7) Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhäute Sitzungsber. d. Wien. Acad. Bd. 93. 1886. pg. 39 ff.

8) Krasser, Ueber das Vorkommen von Eiweiss in der Zellhaut. Sitzungsber. d. Wien. Acad. Bd. 94. 1886. pag. 118 ff.

Plasma (>der Primordialschlauch<) verschwinde<sup>1)</sup>. »Er (der Primordialschlauch) heftet sich in den meisten Fällen an die Zellwandung fest an und kann anfänglich noch unter der Form eines dünnen Ueberzuges, der sich mit Jod gelb färbt, aufgefunden werden, wenn die Zellwand in Schwefelsäure aufgelöst wird; in einzelnen Fällen schien er mir, ohne eine solche feste Verbindung einzugehen, aufgelöst zu werden und vor dem Verschwinden die Form eines unregelmässigen Netzes von faserähnlichen Streifen anzunehmen.« Die Vorgänge im Plasma während der Ausbildung der Wandverdickung wurden bald genauer untersucht. Crüger<sup>2)</sup> fand in den Tracheiden der Luftwurzelhüllen der Orchideen Plasmaströmungen, die den verdickten Stellen der Wand entsprachen. Er giebt an, dass mit fortschreitender Verdickung das Protoplasma verschwindet. Dippel<sup>3)</sup> sah später, dass der Protoplasmaschlauch Zeichnungen zeigt, die den Wandverdickungen entsprechen. Schmitz<sup>4)</sup> untersuchte diese Tracheiden ebenfalls und bemerkte, dass beim ersten Sichtbarwerden der Verdickungen die von Dippel gesehene Zeichnungen auftreten. »Etwas ältere Zellen zeigten die faserige Verdickung der Zellmembranen vollständig ausgebildet, die parallelfaserige äussere Schicht des Protoplasmaschlauches aber war nun verschwunden (offenbar zur Verdickung der Membran verwendet) und nur die dünne innere, vielfach netzig gestaltete Schicht desselben zusammt dem eingelagerten Zellkerne zurückgeblieben. Noch ältere Zellen liessen von dem Protoplasmaschlauche nur noch ganz vereinzelt Reste an der Innenfläche der Zellmembran fest anhaftend erkennen, und nur der Zellkern war noch deutlich als flache Scheibe der Zellwand anliegend wahrzunehmen«. Aehnliches beobachtete er im Mark, Gefäss- und Sclerenchymzellen: »Der Protoplasmaschlauch wird immer dünner und immer schwieriger durch Contractionsmittel von der Zellwand ablösbar; schliesslich sind nur noch ganz vereinzelt Reste des Protoplasmaschlauches und der Zellkern übrig, die der Innenseite der Zellwand fest anhaften: Die Substanz des Protoplasmaschlauches ist nach und nach zur Verdickung der Zellmembranen aufgebraucht worden«. Bei seinen Studien über das Membranwachsthum der Coniferenholzellen verfolgte Strasburger<sup>5)</sup> die Vorgänge im Protoplasma. Er fand den grossen abgeflachten Zellkern dem Wandplasma der Cambiumzellen anliegend. Die

1) l. c. Vegetabil. Zelle pag. 41.

2) Crüger, Zur Entwicklungsgeschichte der Zellwand. Botan. Zeitung 1855. pag. 601 ff.

3) Dippel, Die Entstehung der wandständigen Plasmaströmchen. Abhandl. d. nat. Ges. zu Halle. Bd. X. 1867.

4) Schmitz, Untersuchungen über Structur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. für Natur- und Heilkunde. 1880. pag. 10 u. 11, 32.

5) Strasburger, l. c. pag. 50 ff. und weiterhin pag. 79—81.

zahlreichen Microsomen des Wandplasmas nahmen mit zunehmenden Wachsthum der Wand ab und ordneten sich in aufsteigenden Schraubelinien, die mit dem Streifensystem der Wand übereinstimmten. Später war der Protoplasmaschlauch nicht mehr deutlich zu sehen, wohl aber noch die der Wand anhaftenden Microsomen. Dann schwanden auch diese. Bei der Ausbildung des Torus der Tüpfel sammelte sich hier besonders viel Plasma an. Der Zellkern hielt sich am längsten in der Zelle, wurde blass und inhaltsarm, nahm oft zerlappte Formen an und zerfiel in einzelne Körnchen, »die aller Wahrscheinlichkeit nach sich nicht mehr an dem Aufbau der Wand betheiligen«. Zu ähnlichen Resultaten kam Strasburger auch bei der Untersuchung der Gefäße von *Bryonia dioica* und *Impatiens glandulosa*. Bezüglich der Perforation der Scheidewände sagt er: »Eine vollständige Resorption der Querwand erfolgt erst nach vollendeter Verdickung. Die Plasmakörper der Zellen verschmelzen nicht miteinander«. An ältern Stadien der mit schraubenförmigen Bändern versehenen Zellen der Sphagnumbblätter fand er den Protoplasmaschlauch »nur noch in einzelnen Ueberresten, welche sicher nicht mehr zur Wandverdickung verbraucht werden, vielmehr desorganisieren. Der Zellkern ist noch vorhanden und schwindet ganz zuletzt, indem er zuvor meist zu einem kleinen glänzenden Gebilde zusammenschrumpft. Die Stellen der Zellwand, die durchlöchert werden sollen, markieren sich kurz vor Vollendung der Verdickung. Durchbrochen werden sie erst, während der Desorganisation des Plasmaschlauches; der Zellkern überdauert noch eine zeitlang deren Ausbildung«. Russow<sup>1)</sup>, der den Bau der Hoftüpfel im ausgebildeten Holz untersuchte fand bei dieser Gelegenheit den Torus von *Picea excelsa*, *Larix europaea* und *Pinus silvestris* »von der Fläche betrachtet nicht homogen, sondern in 6 bis 10 polygonale Felderchen differenziert, ähnlich einer fein gegitterten Siebplatte.« »Ob diese Erscheinung mit der von Sanio a. a. O. pag. 84<sup>2)</sup> erwähnten identisch ist, möchte ich vorläufig dahingestellt sein lassen, denn es kommen Körnelungen und Punktierungen ausserdem auf der Schliesshaut vor, die von eingetrocknetem Plasma herrühren. Dann und wann habe ich ein zierliches Netzwerk eingetrockneter, zarter Plasmafäden auf den Schliesshäuten beobachtet, wodurch diese einer fein gegitterten Siebplatte äusserst ähnlich sehen; in letzterem Falle beschränkt sich die Netzzeichnung nicht auf den Torus, sondern erweitert sich meist über die ganze Schliesshaut«. Später<sup>3)</sup> sah

1) Russow, Zur Kenntniss des Holzes, in Sonderheit des Coniferenholzes. Bot. Centralblatt. Bd. XIII. 1883. Sep. pag. 17 ff.

2) l. c. Anatomie etc. Sanio sah dunkle Punkte, die den Platten ein siebartiges Aussehen gaben und hält es für möglich, dass hier den Siebplatten ähnliche Apparate vorliegen.

3) Russow, Ueber den Zusammenhang des Protoplasmakörper benachbarter Zellen. Sitzungsber. d. Dorp. nat. Ges. 1883. Sep. pag. 14 ff.



er, dass die Primordiantüpfel der Cambiumzellen von ziemlich dicken Plasmafäden durchsetzt sind. In den ausgebildeten Hoftüpfeln konnte er keine Verbindungen mehr nachweisen, er nimmt daher an, dass die Kanälchen mit der Zeit durch Zellhautsubstanz verstopft werden. Die von Pfuertscheller<sup>1)</sup> in den Markstrahlzellen, Gefässen, Tracheiden und Librifibrillen beobachtete Innenhaut hält Russow<sup>2)</sup> für die Reste der Protoplasmawandbelege und wies diese dann in den Tracheiden des Splintes der Eiche nach. In den Tracheiden von Pinus, Larix, Abies und Cedrus sah er häufig dieses zarte Häutchen, das zahlreiche Körnchen von der Grösse der Microsomen enthielt. Fischer<sup>3)</sup> fand in zahlreichen Spiralgefässen und Tüpfeltracheiden von Plantago Stärkekörner und zwar in den völlig ausgebildeten Organen der Blattstiele alter Blätter. Die Wandungen waren vollständig verholzt, die Querwände der Spiralgefässe perforirt; auch die Tracheiden zeigten häufig seitliche Perforation. Die Stärke trat auf mehrere Millimeter lange Strecken füllend oder in kleineren Nestern. Die stärkehaltigen Tracheiden lagen gewöhnlich in einer Längsreihe hintereinander; doch führte eine Reihe nicht durch den ganzen Blattstiel hindurch Stärke. Später gelang es Fischer überall da, wo er Amylum fand, auch Protoplasma nachzuweisen und zwar in den Tracheiden als Wandbeleg, oft mit Zellkernen oder als Netzwerk. In den Gefässen sah er das Plasma nur als Netz oder in Resten. Stärkebildner fand er nicht. Wenn er in den Blattstielen Stärke nicht nachweisen konnte, so fand er doch regelmässig Plasma. Schrenk<sup>4)</sup> sucht dieses Vorkommen durch Thyllen zu erklären, eine Annahme, die sicher unrichtig ist, und der auch Molisch<sup>5)</sup> entgegentritt. Die Entwicklungsgeschichte der »Tracheiden« von Yucca, Aloe, Dracaena, Dioscorea und Aletris wurde durch Kny<sup>6)</sup> bekannt. Diese entstehen durch Fusion der Querwände von Procambiumzellen. Die Protoplasmakörper verschmelzen mit einander und in der jungen »Tracheide« liegen dann mehrere Zellkerne. Die Längswände verdicken sich erst nach vollendeter Fusion der Querwände. Röseler<sup>7)</sup> glaubte, dass Knys Resultate unrichtig seien und suchte zu beweisen,

1) Pfuertscheller, Ueber die Innenhäute der Pflanzenzelle. Wien 1883.

2) Russow, Ueber die Auskleidung der Intercellularen. Sitzungsber. der Dorp. nat. Ges. 1884. Sep. pag. 10 ff.

3) Fischer, Ueber abnormes Vorkommen von Stärkekörnern in Gefässen. Bot. Zeit. 1885. — Neue Beobachtungen über Stärke in den Gefässen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. IV. Heft 2. 1886. pag. XCVII ff.

4) Schrenk, Ueber die Entstehung von Stärke in Gefässen. Bot. Zeit. 1887. pag. 152 u. 153.

5) Molisch, Zur Kenntniss der Thyllen nebst Beobachtungen über Wundheilung der Pflanze. Sitzungsber. d. Wien. Acad. Bd. 97. 1888. pag. 264 ff.

6) Kny, l. c.

7) Röseler, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der secundären Gefässbündel bei Yucca etc. Dissert. Berlin 1888.

dass die erwähnten Tracheiden durch Auswachsen ihre endliche Länge erreichen. Dass ihm dies nicht gelungen ist zeigte Wieler<sup>1)</sup>. Hedwig Lowén konnte Knys Resultate bestätigen, wie Wieler erwähnt. In den Blattgelenken von *Malva verticellata* fand Vöchting<sup>2)</sup> zahlreiche Tracheiden mit protoplasmatischem Inhalt und Chlorophyll. In einzelnen der scheinbar leeren Tracheiden war es durch contrahirende und färbende Mittel möglich ebenfalls Plasma nachzuweisen, Thyllen waren nicht vorhanden. Bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über den Gerbstoff erhielt Büsgen<sup>3)</sup> im Cambium von *Silphium perfoliatum* und verwandten Pflanzen deutliche Gerbstoffreactionen. Der Gerbstoff bleibt auch nach der Verholzung der Gefässmembranen noch eine Weile erhalten und schwindet mit dem lebenden Protoplasma, nachdem zuletzt der der Gefässwand angeschmiegte Plasmarest mit Kaliumdichromat noch eine deutliche Reaction gegeben hatte. Es ist fraglich, ob der Gerbstoff auswandert oder an Ort und Stelle verbraucht wird. In einer jüngst erschienen Arbeit behandelt Kienitz-Gerloff<sup>4)</sup> die Plasmaverbindungen benachbarter Zellen. Einmal sah er, dass auch ein junges Spiralgefäss von *Evonymus* mit dem benachbarten Parenchym durch Plasmafäden verbunden war und ist der Meinung, dass nach Ausbildung des Gefässes das Plasma auf dem Wege der Plasmafäden auswandern kann.

Aus dieser Zusammenstellung der Litteratur geht hervor, dass nur wenige Fälle bekannt geworden sind, in denen ein ungewöhnlich langes Verweilen vom Plasma in ausgebildeten Gefässen und Tracheiden vorkommt. Es sei mir gestattet noch einige Untersuchungen zu erwähnen, die als Resultat des Erhaltenbleiben des Plasmas in Dauergeweben ergaben. Diese Vorkommnisse dürften als Analoga für das Vorkommen von Plasma in Tracheen gelten.

Dass die echten Holzzellen von *Berberis vulgaris* und *Sambucus nigra* im Winter Stärke führen, sah zuerst Sanio<sup>5)</sup>. Strasburger<sup>6)</sup> unterwarf diese Pflanzen einer erneuten Untersuchung und konnte in allen den stärkeführenden Zellen einen Zellkern nachweisen, was ihm um so wunderbarer erscheint, als sonst die Holzzellen schon in der Nähe des Cambiums Plasma und Kern verlieren. In den ausgebildeten Bastzellen von *Pelar-*

1) Wieler, Ref. Bot. Zeitung. 1889. pag. 701 ff.

2) Vöchting, Ueber die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeit. 1888. pg. 509 ff.

3) Büsgen, Beobachtungen über das Verhalten des Gerbstoffs in den Pflanzen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIV. N. F. XVII. pag. 42.

4) Kienitz-Gerloff, Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebeelementen in der Pflanze. Bot. Zeit. 1891. Heft 1—5.

5) Sanio, Untersuchungen über die im Winter Stärke führenden Zellen des Holzkörpers dicotyler Holzgewächse. 1858. pag. 12.

6) Strasburger, l. c. pag. 243.

gonium gibbosum fand Haberlandt<sup>1)</sup> intakte Plasmakörper mit Zellkern und Nucleolus. Bei Andern war das Plasma abgestorben und in unregelmässige Partien zerfallen oder in ähnlicher Weise erhalten wie bei Pelargonium, so bei Geranium und Tradescantia. Die Bastzellen von Nerium Oleander können nach Krabbe<sup>2)</sup> bis zum 12. Jahre und länger lebend bleiben. An den jungen Korkzellen von Evonymus alatus erhielt Koeppen<sup>3)</sup> mit Glycerin noch deutliche Plasmolyse; bei stärkerer Verkorkung zog sich der Plasmaschlauch nur noch von der inneren Wand zurück. Noch ältere Korkzellen gaben keine Plasmolyse mehr. Bei Platanus occidentalis zeigte die innere Tangentialwand der jungen Korkzelle eine starken Cellulosebelag, der sich allmählig verdickt, aber Poren frei lässt, durch die eine Nahrungszufuhr von statten gehen kann. In den Fällen, wo Koeppen Plasmolyse nicht mehr erhielt, musste die Zelle doch noch lebendes Plasma enthalten, da er bewies, dass noch Wachsthum dieser Korkzellen statthat<sup>4)</sup>.

## II. Specieller Theil.

### Die Untersuchungsmethoden.

Um die bei den Voruntersuchungen zu lösende Frage, ob Wandverdickung und Verholzung Hand in Hand gehen, in Angriff zu nehmen, war es nöthig ein brauchbares Holzreagens zu wählen. Ich verwandte Phloroglucin-Salzsäure; mit diesem kennzeichnen sich die Grade der Verholzung durch verschiedene Farbentöne, man kann also ziemlich sicher entscheiden, ob im speciellen Falle die Verholzung beendet ist oder nicht.

Zum Nachweise von Plasma wurden die Schnitte mit Methylgrünessigsäure oder bei der Herstellung von Dauerpräparaten mit Borax-Carmin oder Eosin gefärbt. Es stellte sich aber bald heraus, dass hierbei dünne Wandbelege übersehen werden können und dass sich namentlich nicht feststellen lässt, ob das Plasma lebend oder todt ist. Um nun lebendes Plasma vom todtm unterscheiden zu können, wurden die Schnitte mit fünfprocentiger Salpeterlösung behandelt. Es ergab sich ferner der Uebelstand, dass bei der Herstellung der Schnitte viele Zellen verletzt und deren Plasma getödtet wurde, ehe ich mittels Plasmolyse den Nachweis des Lebendigseins führen konnte. Um dies zu vermeiden nahm ich das Plas-

1) Haberlandt, Die Entwicklung des mechanischen Gewebesystems. Leipzig 1879. pag. 54.

2) Krabbe, Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthumsvetab. Zellhäute. Pringsheim's Jahrb. Bd. 18. pag. 381.

3) Koeppen, Ueber das Verhalten der Rinde unserer Laubbäume während der Thätigkeit des Verdickungsringes. Nova Acta Leop. Bd. LIII. 1889. pag. 476 ff.

4) Nachdem diese Arbeit abgeschlossen war, erschien: Strasburger, Ueber den Bau und die Verrichtung der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891. — Strasburger sagt darin pag. 469, dass, soweit seine Erfahrungen reichen, alle Gefässe und Tracheiden im fertigen Zustande todt und plasmaleer sind.

molisieren vor der Herstellung der Schnitte und zwar durch Injection unter der Wasserluftpumpe vor. Die Salpeterlösung drang dabei auch in die innersten Gewebe der Pflanzentheile ein. Zur Fixirung des contrahirten Plasmas wurde nach einiger Zeit eine verdünnte Pikrinsäurelösung zugesetzt. Plasmolysierte Pflanzentheile eignen sich in Folge des mangelnden Turgors nicht zur Anfertigung von Dünnschnitten. Ich wollte sie deshalb vor dem Schneiden in Paraffin einbetten und hatte sie zu dem Zweck aus Alcohol in Nelkenöl gebracht. In diesem gewannen die Pflanzentheile ein bernsteinartiges Aussehen und eine derartige Consistenz, dass ich mich versucht fühlte diese Stücke ohne sie einzubetten zu schneiden. Der Versuch ergab, dass mit Nelkenöl durchtränkte Pflanzentheile sich ganz vorzüglich zur Herstellung feiner Schnitte eignen. Nur die Knoten von Gräsern lassen sich nicht in dieser Weise zerlegen, da sie im Nelkenöl eine hornartige Beschaffenheit erhalten. Es ergab sich so für die Herstellung der Präparate ein bestimmter Gang, den ich immer angewendet habe. Derselbe ist folgender:

Die Pflanze wurde in grössere Stücke zerlegt, und diese unter der Luftpumpe mit fünfprocentiger Salpeterlösung behandelt; wenn die Luft aus den Intercellularen verdrängt war, wurde verdünnte Pikrinsäurelösung zugesetzt. In dieser Mischung verweilten die Abschnitte ca. eine Stunde. Nach dem Auswaschen mit Wasser und verdünntem Alcohol brachte ich sie in absoluten Alcohol, in dem sie gewöhnlich zwölf Stunden liegen blieben. Werden sie früher heraus genommen, so wird das Wasser oft nicht vollständig verdrängt, und die Stücke schrumpfen dann im Nelkenöl. In diesem liess ich sie liegen, bis sie das bernsteinartige Aussehen gewonnen hatten. Da der Siedepunkt des Alcohol bedeutend niedriger liegt als der des Nelkenöls, so kann man unter der Luftpumpe die Ersetzung des Alcohol durch Nelkenöl beschleunigen. Nun wurden radiale Längsschnitte hergestellt, und zwar nicht zu dünne, um unverletzte Tracheen zu erhalten; sogar ziemlich dicke Schnitte konnten verwendet werden, da Nelkenöl und Canadabalsam dieselben ja bedeutend aufhellen. Zur Entfernung des Nelkenöls und der Pikrinsäure wurde mit Alcohol und Wasser ausgewaschen und schliesslich mit Borax-Carmin oder Eosin gefärbt. Nach Uebertragung in Alcohol und Nelkenöl habe ich dann die Präparate in Canadabalsam eingebettet. Mit dieser Methode erhielt ich stets gute Resultate.

Um bei Milchsaft führenden Pflanzen ein Eindringen des Milchsaftes im Augenblick des Schneidens in die verdünnte Luft führenden Gefässe zu vermeiden und somit vor Irrthümern geschützt zu sein, habe ich die Stengeltheile mit einem Doppelmesser aus der lebenden Pflanze herausgenommen; da nun der Luftdruck an beiden Enden der Gefässe wirkt, so findet ein Austreten und Einsaugen von Milchsaft in die Gefässe nicht statt.

## Wandverdickung und Verholzung.

Die Ausbildung der Gefäßwand erreicht ihre Vollendung mit beendeter Verholzung. Aus den in der Einleitung erörterten Gründen war es nöthig festzustellen, ob die Beendigung der Wandverdickung und die der Verholzung zusammen fallen. Es ergab sich immer das gleiche Resultat und es ist daher überflüssig, auf die einzelnen Fälle einzugehen. Am übersichtlichsten ist das mikroskopische Bild bei Coniferen. Hier kann man zur Zeit des lebhaften Dickenwachsthums vom Cambium ausgehend alle Entwicklungsstadien der Tracheidenwände neben einander sehen. Beim ersten Auftreten der Wandverdickung ist beim Zusatz von Phloroglucin und Salzsäure noch keine Holzreaction sichtbar. Der Anfang der Wandverdickung und der Anfang der Verholzung fallen also nicht zusammen. Die folgende Tracheide giebt schon eine schwache Reaction und so fort, bis die sichtbar stärkste Verdickung auch die intensivste Rothfärbung zeigte. Die Beendigung beider Vorgänge scheint also zusammenzufallen. Da ich bei allen untersuchten Pflanzen dieses Resultat erhielt, so bin ich berechtigt die Tracheidenwand, die die sichtbar grösste Verdickung zeigt, als ausgebildet zu betrachten, ohne in jedem speciellen Falle durch ein Holzreagens die Vollendung der Verholzung nachgewiesen zu haben. Jedoch muss ich zugeben, dass die Verholzung noch nicht ihr Ende erreicht zu haben braucht, wenn mit Phloroglucin keine weitere Farbenänderung eintritt. Wesentlich aber werden etwa noch vor sich gehende Veränderungen nicht mehr sein, und ich darf daher die Vollendung der Wandverdickung als Marke benutzen.

Zu einem scheinbar abweichenden Resultat kommt Sanio<sup>1)</sup> bei *Pinus silvestris*. Er fand, dass stets mehrere hintereinanderliegende Zellen unverholzte Wandungen zeigen, und dass die Verdickung eine ziemlich bedeutende wird, ehe ihre Verholzung eintritt. Dagegen sah er, dass die Verholzung der primären Membran eintritt, bald nachdem sich die ersten Verdickungsschichten zeigen. Auf diesen Unterschied zwischen primärer und secundärer Membran habe ich hier nicht geachtet. So erklärt es sich, dass nach meinen Untersuchungen die Zellen schon kurz nach Beginn der Wandverdickung Holzreaction geben.

### Die Perforation der Scheidewände der Gefässzellen.

Die Wandverdickung lässt sich nicht in allen Fällen als Marke benutzen, dann nämlich nicht, wenn nicht auf einem Schnitte mehrere gleichgestaltete Gefässe in verschiedenen Entwicklungsstadien zu sehen sind. Man wird dann nicht feststellen können, ob die Verdickung der Zellwand beendet ist. Wenn jedoch, wie zu vermuthen war, die Fusion der Scheidewände erst nach vollendeter Ausbildung der Gefäßwand erfolgt, dann

1) Sanio, l. c. Anatomie etc. pag. 63 ff.

darf man annehmen, dass überall da, wo man Fusion beobachtet, die Ausbildung der Wandverdickung beendet ist.

Für den Zeitpunkt des Eintritts der Fusion sind drei Fälle denkbar: Die Perforation erfolgt erstens, ehe die Zellwand sich zu verdicken beginnt, zweitens während des Dickenwachstums der Wand und drittens nach Beendigung dieses Vorganges. Der erste Fall wurde, wie erwähnt, von Kny bei baumartigen Liliaceen nachgewiesen. Der zweite Fall ist bisher noch nicht beobachtet worden. Der dritte Fall ist der häufigste; ich konnte denselben bei allen von mir untersuchten Gefässpflanzen constatiren. Es wird dabei nicht die ganze Querwand gelöst, sondern nur ein oder mehrere, verschieden gestaltete Tüpfel, während der verholzte Theil erhalten bleibt. Ueber die verschiedenartigen Formen der Tüpfel auf den Querwänden und über die Lage der Querwände sind schon längst von Mohl<sup>1)</sup> und Sanio<sup>2)</sup> Untersuchungen angestellt worden.

Nach dem Vorhandensein oder der Abwesenheit der Perforation an der ausgebildeten Trachee unterscheidet man bekanntlich zwei Arten derselben, Gefässe und Tracheiden. De Bary<sup>3)</sup> bezeichnet als Tracheiden Tracheen, deren Wand, welches auch ihre Struktur sein mag, eine überall geschlossene Membran ist. Ist die Trachee durch Zellfusion entstanden, so nennt er sie Gefäss. Diese strenge Scheidung in Gefäss und Tracheide kann heutzutage nicht mehr eingehalten werden, da es sich gezeigt hat, dass bisher Tracheiden genannte Organe durch Zellverschmelzung<sup>4)</sup> entstanden sein können, und dass Zellen, die im übrigen Grösse und Gestalt der Tracheiden besitzen, eine seitliche Perforation haben können, wie bei *Cephaelis Ipecacuanha*<sup>5)</sup>. Beide Vorkommnisse müssten also zu den Gefässen gerechnet werden. Die Spiralgefässe von *Plantago major* werden von Zellreihen begleitet, die man allgemein als Tracheiden bezeichnete. Fischer<sup>6)</sup> konnte bei einigen derselben seitliche Perforation nachweisen. Als ich mit Hülfe der Wasserluftpumpe flüssige Cacaobutter, die mit Alkanaextract roth gefärbt war, durch die Blattstiele saugte, zeigte es sich, dass die Tracheiden ebenso Cacaobutter aufzunehmen vermochten, wie die Gefässe. Es müssen also wohl Perforationen der Tracheidenwände vorhanden sein. Später fand ich dann derartige Tüpfeltracheen, bei denen Fusion der Querwände erfolgt war (Taf. XI, Fig. 11).

Unter den Tracheiden der Luftwurzelhüllen von Orchideen<sup>7)</sup> finden

1) v. Mohl, Vermischte Schriften.

2) Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. Bot. Zeit. 1863. pag. 122 ff.

3) De Bary, l. c. pag. 172.

4) Kny, l. c.

5) Möller, Lehrb. d. Pharmacognosie. pag. 450.

6) Fischer, l. c.

7) Mohl, Verm. Schriften. pag. 322. — De Bary, Anatomie pag. 240.

sich auch solche, die Perforationen zeigen. Nach De Bary<sup>1)</sup> kommen im secundären Holz von Leguminosen Uebergänge zwischen Gefäßen und Tracheiden vor, indem bei sonst völlig gleichen Eigenschaften der Organe, die Löcher das eine Mal fehlen, das andre Mal vorhanden sind. Für zahlreiche Pflanzen weist Sanio<sup>2)</sup> das Vorkommen von Uebergängen zwischen Gefäßen und Tracheiden nach. So finden sich bei Papilionaceen, Moreen und andern Tracheiden, die mit den Gefäßen in Länge, Form und Verdickung übereinstimmen, aber einen kleinern Querdurchmesser besitzen. Sie gehen dadurch in Gefäße über, dass sie manchmal an einem Ende durchbohrt sind. Bei andern Pflanzen, wie *Ligustrum vulgare* und *Syringa vulgaris* liegen nach Sanio zwischen dem Libriform des Herbstholzes faserförmige Tracheiden, von denen einige sich der Gefäßform nähern und dann an einem Ende ein kleines Loch zeigen. Bei *Casuarina* und *Eleagneen* sah Sanio Tracheiden, die ganz die Form langer Faserzellen annehmen, aber zuweilen an einem Ende perforiert sind. Wie Koch<sup>3)</sup> nachwies bleiben die Querwände der Gefäße im Stengel von *Cuscuta* erhalten. Hier müssen die einzelnen Gefäßglieder also eigentlich als Tracheiden bezeichnet werden. In den Rhizomen von *Pteris aquilina* und *Athyrium fitix femina* sind, wie Russow<sup>4)</sup> angiebt, Zellfusionen vorhanden, während die übrigen Farnkräuter, so weit die Untersuchungen reichen, nur Tracheiden besitzen sollen. Die Gefäße von *Pteris* und *Athyrium* sind aber den Tracheiden sonst gleich gestaltet.

Alle die angeführten Fälle zeigen, dass der Unterschied zwischen den beiden Formen der Trachee kein durchgreifender ist. Es scheinen hier dieselben Organe in verschiedenen Entwicklungsstufen vorzuliegen, zumal ihre physiologische Bedeutung dieselbe zu sein scheint. Man darf wohl annehmen, dass die Gefäße gleichsam weiter entwickelte Tracheiden sind, und dass diese Weiterentwicklung mit Functionen, die uns noch unbekannt sind, im Zusammenhang steht.

Ich habe diese Zusammenstellung der beobachteten Uebergänge zwischen Gefäßen und Tracheiden gegeben, um es zu rechtfertigen, dass ich im Folgenden die Untersuchungen über diese beiden Elemente nicht von einander getrennt habe.

Wann schwindet das Protoplasma aus den Gefäßen und Tracheiden?

Das Verschwinden des Plasmas aus den Tracheen geht bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden schnell vor sich. Während bei der einen

1) De Bary, l. c. pag. 172.

2) Sanio, Elementarorgane etc. pag. 117.

3) Koch, Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuteen. Hanstein, Bot. Abhandlungen. Bd. II. Heft III. pag. 62 u. 63.

4) Russow, Vergleichende Untersuchungen betreffend die Histologie der Leitbündelcryptogamen. St. Petersburg 1872. pag. 103.

Pflanze bald nach der Ausbildung der Wandverdickung sich die Trachee entleert, führt diese bei einer Andern stets Plasma. Zwischen diesen beiden Extremen kommen zahlreiche Uebergänge vor. Ich würde danach die untersuchten Pflanzen in eine fortlaufende Reihe ordnen können, wenn sich in jeder Pflanze alle Tracheen gleich verhielten. Das ist aber keineswegs der Fall. Einmal verhalten sich namentlich die primären und secundären Tracheen einer Pflanze sehr verschieden bezüglich des Schwindens des lebenden Inhalts, sodann zeigen sonst anscheinend gleichwerthige Tracheen ein verschiedenes Verhalten, schliesslich kann auch eine Verschiedenheit stattfinden zwischen den Tracheen der Wurzel, des hypocotylen Gliedes und der epicotylen Organe. Es wird sonach vorkommen, dass ich ein und dieselbe Pflanze bei mehreren der verschiedenen Gruppen, die ich aufstelle, erwähnen muss. Um dabei Wiederholungen zu vermeiden, stelle ich das Ergebniss der Untersuchungen voran. Der Uebersichtlichkeit wegen ordne ich die untersuchten Pflanzen nach dem natürlichen System.

Anfangs sollten sich die Untersuchungen auf alle Pflanzentheile erstrecken; es zeigte sich aber bald, dass die Tracheen der Laub- und Blütenblätter, sowie der Fructificationsorgane sich wegen ihres oft engen Lumens nicht zur Untersuchung eigneten. Täuschungen würden dabei nicht ausgeschlossen sein. Ich beschränke mich daher hier auf die Wiedergabe der Resultate, die ich bei Wurzeln, Rhizomen, hypocotylen Gliedern, epicotylen Stammtheilen und Blattstielen erhielt.

Die Pflanzen sind, wenn nichts Anders bemerkt ist dem botanischen Garten in Leipzig entnommen. Die Datumsangaben beziehen sich auf den Tag, an dem die Pflanzen geschnitten wurden.

### Filices.

#### *Aspidium alpestre* Mett.

22. 5. 90. Der untersuchte Wedel ist zum grössten Theile ausgewachsen, wie durch Wachsthumsmarken festgestellt worden war. Der oberste Theil ist noch in Streckung begriffen, die Spitze des Wedels noch umgebogen. Im ausgewachsenen Theile sind die Tracheidenwände der Wedelaxe völlig verdickt und verholzt. In den meisten der Spiral-, Netz- und Treppen-tracheiden konnte ich Plasma <sup>1)</sup> nachweisen. Einige enge Spiraltracheiden sind sicher leer. In dem oberen noch in Streckung befindlichen Wedeltheile führen alle Tracheiden Plasma.

#### *Aspidium filix mas* Sow. var. *cristatum*.

22. 5. 90. Der Wedel ist ausgewachsen. Es wurden Präparate aus allen Theilen der Axe hergestellt. Die Tracheiden sind sämmtlich verholzt. Frei von Plasma sind die Spiraltracheiden und ein Theil der weiten Netz- und

1) Wenn nichts Anderes angegeben, so ist unter Plasma stets lebendes Plasma zu verstehen, das sich beim Behandeln mit Salpeterlösung noch sichtbar contrahirt hat.



Treppentracheiden. Von letzteren beiden zeigen einzelne dünne Plasmahäutchen, andere führen reichlich Plasma (Taf. XI, Fig. 1 u. 2). Ebenso sind die meisten der engeren Tracheiden reich an Plasma.

Von beiden Formen untersuchte ich dann am ersten November geschnittene Wedel derselben Exemplare. In diesen enthalten nur wenige Tracheiden lebenden Inhalt, einzelne auch nur plasmatische Reste oder den der Wand anliegenden Zellkern.

### Coniferae.

#### *Taxus baccata* L.

12. 6. 90. Vierjähriger Ast. Vom vierten Jahresringe sind erst zwei bis drei<sup>1)</sup> Tracheidenreihen entwickelt, die alle noch Plasma führen. Im Herbstholz des zweiten Jahresringes finden sich immer einige Tracheiden, die Plasmareste der Wand anhaftend enthalten; nie aber sah ich einen zusammenhängenden Plasmaschlauch.

#### *Gingko biloba* L.

12. 6. 90. Siebenjähriger Ast. Das Frühlingsholz des zweiten Jahresringes zeigt mehrere Tracheidenreihen, die reichlich Plasma führen (Taf. XI, Fig. 3). Dagegen sind alle jüngeren Tracheiden bis auf zwei oder drei des jüngsten Zuwachses leer.

1. 7. 90. Einige von den Spiraltracheiden eines einjährigen Astes enthalten noch Plasma, während schon vier bis fünf Tüpfeltracheiden gebildet sind.

#### *Sequoia sempervirens* End.

12. 6. 90. Nur die jüngsten Tracheiden und das zahlreiche Holzparenchym enthalten lebenden Inhalt.

#### *Picea alba* Lam.

12. 6. 90. Aelterer Zweig. Von den zehn bis zwölf Tracheiden des Jungholzes enthalten vier bis fünf Plasma. Die jüngste der Letzteren zeigt noch die Primordiantüpfel, die ältern bilden allmählich die Hoftüpfel aus, die älteste enthält nur wenig Protoplasma.

#### *Picea excelsa* Lam.

2. 5. 90. 1. Mehrjähriger Ast. Von den Tracheiden des jüngsten Jahresringes führen immer nur die Hälfte Plasma. So sind von elf Frühlingstracheiden die sechs jüngsten noch plasmahaltig. Alle zeigen schon deutliche Tüpfel, bei den vier ältesten ist die Wandverdickung vollendet. In einem andern Falle enthalten von vierzehn Frühlingstracheiden sieben Plasma und sechs von diesen zeigen deutliche Tüpfel.

1) Es wurden nur radiale Längsschnitte der Hölzer untersucht. Die Angaben, wie viel Tracheiden oder Gefäße entwickelt sind oder Plasma führen, beziehen sich daher immer auf die hintereinander liegenden Elemente einer Radialreihe.

16.10.90. 2. Siebzigjähriger Stamm aus dem Voigtlande. Alle Tracheiden, auch die des jüngsten Ringes, sind frei von Plasma. Die Bildung des Herbstholzes ist abgeschlossen.

3. Im Frühjahr vor beginnendem Dickenwachsthum geschnitten. Stammholz eines jungen Baumes. In mehreren Tracheiden des letzten Herbstholzes fand ich Plasma. Da das Stammstück trocken aufbewahrt worden war, liess sich nicht entscheiden ob das Plasma zur Zeit des Schneidens lebend war. Auch die Tüpfel des letzten Rings enthalten plasmatische Reste.

*Pinus silvestris* L.

16. 10. 90. Achtzigjähriger Stamm aus dem Voigtlande. Die untersuchten Tracheiden entstammen einer Scheibe, die direkt über dem Boden geschnitten war. Von den fünfzig Tracheiden des jüngsten Ringes enthalten die letzten Siebzehn lebendes Plasma (Taf. XI, Fig. 4). Weiterhin führen bis zur zehnten Frühlingstracheide einzelne lebenden Inhalt. Zahlreiche Tüpfel der sonst plasmafreien Tracheiden, auch derjenigen mehrerer vorhergehenden Ringe sind mit plasmatischen Massen bedeckt.

Das Dickenwachsthum dieses Stammes scheint zur Zeit des Schneidens noch nicht abgeschlossen gewesen zu sein; wenigstens zeigen die letzten fünfzehn Herbstholztracheiden noch nicht dieselbe starke Wandverdickung wie die Vorhergehenden.

*Pinus pinea* L.

9. 7. 90. In Töpfen gezogene Keimpflanzen, bei denen die Kotedonen ausgebreitet waren und die weitere Entwicklung der Achse begonnen hatte. Es wurden die dickeren Theile der Wurzel und das hypokotyle Glied untersucht.

Wurzel: Von den Spiraltracheiden enthalten einzelne Plasma. Verschiedene der zehn ausgebildeten secundären Tracheiden, die sowohl auf der radialen als auch auf der tangentialen Wand Hoftüpfel zeigen, führen ebenfalls Plasma, in der Weise, dass jüngere Tracheiden schon leer sind, während ältere noch lebenden Inhalt besitzen. Hier muss ich auf ein eigenthümliches Vorkommniss aufmerksam machen, das bisher meines Wissens noch nicht beobachtet wurde. Neben den primären Netz- und Spiraltracheiden finden sich typische Tüpfelgefässe. Bei den Coniferen sind bisher keine Tüpfelgefässe beobachtet worden.

Hypokotyles Glied: Durch äquidistante Tuschmarken wurde festgestellt, dass der obere Theil des Gliedes noch in Streckung befindlich war. Es wurde in drei Stücke zerlegt, von denen die beiden Unteren dem ausgewachsenen Theile entsprachen. Im unteren ausgewachsenen Theil sind die primären Netz- und Spiraltracheiden leer; Tüpfelgefässe fehlen hier. Dagegen folgt auf die primären Tracheiden häufig eine solche mit zweireihigen, alternierend gestellten einfachen Tüpfeln. Die folgenden secundären Tracheiden zeigen dieselbe Tüpfelung, wie die der Wurzeln. Ein-

zelne führen Plasma. Im oberen ausgewachsenen Theile enthalten sowohl einige primäre Netz- und Spiraltracheiden, als auch die folgende Tracheide mit einfachen Tüpfeln und die Hoftüpfeltracheiden noch Protoplasma.

Streckungszone: Die meisten primären und die wenigen Hoftüpfeltracheiden führen noch lebenden Inhalt.

*Pinus laricio* Poir.

12. 6. 90. Dreijähriger Ast. Von den neben dem Cambium liegenden ausgebildeten Tracheidenreihen enthalten drei bis vier Plasma, ebenso einzelne der übrigen Tracheiden bis zur Grenze des nächsten Ringes. In einem Falle sind die acht jüngsten ausgebildeten Tracheiden lebend. Von den Frühlingstracheiden des zweiten Ringes zeigen ebenfalls einige Plasma.

*Abies alba* Mill.

16. 10. 90. Fünfundneunzigjähriger Stamm aus dem Voigtlande. Die Herbstholzbildung ist abgeschlossen. Die acht Tracheiden auf dem Radialschnitt durch den jüngsten Ring sind frei von Plasma. Nur auf einzelnen Hoftüpfeln dieses und einiger älteren Ringe finden sich plasmatische Reste.

*Larix europaea* D. C.

August 1889. Holz eines älteren Stammes. Letzter Jahresring: Es sind 160 Tracheiden gebildet. Die letzten 25 derselben enthalten alle reichlich Plasma, dann nimmt dasselbe ab, bis nur noch auf den Tüpfeln Plasma vorhanden ist. In der Mitte des Ringes treten wieder zehn bis zwölf Tracheidenreihen mit lebendem Inhalt auf (Taf. XI, Fig. 5, 6). Vorletzter Ring: In einigen Frühlingstracheiden finden sich lebende Protoplastkörper, in den übrigen aber nur Reste von Plasma; namentlich sind die Hoftüpfel dicht damit bedeckt. Gegen das Herbstholz hin werden die Plasmareste geringer und fehlen endlich ganz, bis sich in einigen der letzten Tracheiden wieder zusammenhängende Plasmakörper zeigen. Drittlletzter Ring: Die Tüpfel der mittleren Tracheidenreihen und zum Theil auch die der Frühlingstracheiden sind mit Plasma bedeckt.

16. 10. 90. Neunzigjähriger Stamm aus dem Erzgebirge. Von den 25 Tracheidenreihen, die auf Radialschnitten durch den jüngsten Ring zu sehen sind, enthalten die letzten sechs lebendes Plasma. Nur auf einigen Schnitten waren alle oder fast alle Tracheiden leer. Zahlreiche Tüpfel, namentlich die der Frühlingstracheiden sind mit Plasmaresten bedeckt. Bis zum elften Ringe, vom Cambium an gerechnet, habe ich derartige Reste verfolgt.

17. 5. 90. Fünfjähriger Ast. 1. Von acht Tracheiden des Jungholzes sind zwei leer. Die fünf ältesten der plasmahaltigen Tracheiden zeigen ausgebildete Hoftüpfel. Im folgenden Jahresringe führen mehrere zerstreut liegende und acht aufeinander folgende Tracheiden in der Mitte des Ringes Plasma (Taf. XI, Fig. 7).

2. In allen fünf Tracheiden des Jungholzes, in drei des vorhergehenden Ringes und in einer des drittletzten Ringes findet sich lebendes Plasma.

3. Es enthalten Plasma die sieben Tracheiden des Jungholzes, fünf in der Mitte des vorhergehenden Ringes und einzelne des zweiten Jahresringes.

4. Von sieben Jungholztracheiden ist die älteste leer. Im dritten Ringe führen einzelne Tracheiden Protoplasma.

15. 6. 90. Wald bei Leipzig. 1. Fünfjähriger Ast. Von neunzehn Tracheiden des Jungholzes besitzen fünf viel Plasma, bei den vorhergehenden nimmt der Gehalt an Plasma ab, bis schliesslich auch die Tüpfel frei sind. In der zweiten Frühlingstracheide findet sich wieder reichlich Plasma. In älteren Ringen führt nur das die Harzkanäle umgebende Parenchym, sowie die aus Parenchym bestehende letzte Reihe des Herbstholzes lebenden Inhalt.

2. Sechsjähriger Ast. Von zehn ausgebildeten Tracheiden des Jungholzes führen drei Plasma; bei den übrigen ist nur auf den Tüpfeln Plasma zu finden, den ersten fehlt es ganz. Im vorhergehenden Ringe zeigen ausser dem Parenchym mehrere Herbstholztracheiden und eine Tracheide aus der Mitte des Ringes lebendes Plasma; auch die meisten Tüpfel der übrigen Tracheiden zeigen Plasmareste. Die älteren Ringe sind leer.

23. 9. 90. Sechzehnjähriger Ast eines älteren Stammes aus dem Erzgebirge. An den verschiedenen Seiten des letzten Ringes enthalten die Radialreihen vier bis acht Tracheiden. Das Dickenwachstum erscheint abgeschlossen. Nur einzelne dieser Tracheiden führen Plasma. Dagegen sind auf den Tüpfeln der meisten Tracheiden dieses und der hervorgehenden Ringe Plasmareste zu finden.

An einem zehnjährigen Aste von einem Baume desselben Standortes sind auf den verschiedenen radialen Längsschnitten durch den jüngsten Ring sechs bis dreizehn Tracheiden gebildet. Die Herbstholztracheiden, sowie einzelne des Frühjahrsholzes und des vorletzten Ringes enthalten Plasma. Auch zahlreiche Tüpfel sind wieder mit Plasma bedeckt.

#### *Cedrus Deodara* Loud.

11. 7. 90. Die letzten sechs Tracheiden des Jungholzes eines mehrjährigen Astes führen Plasma. Alle älteren Tracheiden sind leer.

#### *Araucaria Cunninghamsi* Ait.

11. 7. 90. Astholz. Die Tracheiden sind bis auf die letzten fünf des Jungholzes leer.

#### *Dammara alba* Rumph.

11. 7. 90. Astholz. Nur die vier jüngsten Tracheiden führen Plasma. In den älteren Theilen ist nur das Holzparenchym plasmahaltig.

## Typhaceae.

*Typha latifolia* L.

19. 6. 90. In einem ausgebildeten Treppengefäß des Rhizoms fanden sich plasmatische Reste.

## Gramineae.

*Hordeum vulgare* L.

26. 6. 90. Von den zahlreichen Tracheiden, die im Knoten sich an die Gefäße ansetzen führen viele Plasma, während andre leer sind. Eine bestimmte Vertheilung der plasmahaltigen Tracheiden konnte ich nicht wahrnehmen. Die Gefäße sind leer. Die Knoten waren Stengeltheilen entnommen, bei denen die Streckung der Internodien beendet war (Taf. XI, Fig. 8).

*Secale cereale* L.

20. 6. 90. In den Knoten ausgewachsener Internodien finden sich zahlreiche Tracheiden mit lebendem Protoplasma.

*Triticum vulgare* Vill.

20. 7. 90. Die mikroskopische Untersuchung ergab dasselbe Resultat, wie bei Secale und Hordeum.

## Cupuliferae.

*Corylus tubulosa* Lam.

25. 4. 90. Einjähriger Zweig: Das neben dem Cambium liegende Gefäß enthält reichlich Plasma, die Wandverdickung ist noch wenig entwickelt, die Querwand noch nicht durchbrochen.

Das vorhergehende Gefäß zeigt bei ausgebildeter Wandverdickung und Fusion der Querwand Plasmakörper, die sich durch die Perforationen hindurch vereinigt haben. An einem andern Präparat findet sich Plasma in dem äussersten, noch keine Verdickung zeigenden Gefäß und den beiden vorhergehenden Spiralgefässen mit Perforation und ausgebildeter Wandverdickung.

Älterer Zweig: Die beiden jüngsten, völlig ausgebildeten Tüpfelgefäße führen Plasma. Auf einem andern Schnitt sind im jüngsten ausgebildeten Tüpfelgefäß die Plasmakörper zu einem langen Strange verschmolzen.

*Corylus laciniata*.

25. 4. 90. Von den Spiralgefässen eines jüngsten Zweiges führen einzelne Plasma.

## Juglandaceae.

*Juglans regia* L.

Zweijähriger Ast, der vor beginnendem Dickenwachsthum geschnitten wurde. Die Gefäße des ersten Jahresringes sind mit Thyllen verstopft. Die Leitergefäße beider Jahresringe zeigen stellenweise körnige Massen, die mit Jod gebräunt wurden und Farbstoffe speicherter, daher für plasmatische Reste anzusehen sind.

## Salicaceae.

*Salix fragilis* L.

30. 4. 90. Von zahlreichen untersuchten älteren Zweigen führt immer nur das jüngste Gefäß Plasma.

*Populus balsamifera* L.

25. 4. 90. Zumeist ist nur im jüngsten Gefäß Plasma vorhanden, seltener im älteren, in einem Falle im drittletzten.

## Tiliaceae.

*Tilia alba* W. et R.

28. 4. 90. Aelterer Zweig: 1. Neben dem Cambium liegt ein junges Gefäß, das reichlich Plasma enthält, aber noch keine Wandverdickung zeigt. Die darauf folgenden Herbstholzgefäße des vorhergehenden Ringes sind mit Holzgummi verstopft, aber nicht so die Frühlingsgefäße.

2. Die zwei radial hintereinander liegenden Gefäße haben beide noch geschlossene Scheidewände, das ältere zeigt ausgebildete Wandverdickung. Beide führen Plasma.

3. Es sind zwei Gefäße gebildet, von denen das jüngste noch nicht perforiert ist. Das ältere zeigte Fusion und einen langen Plasmastrang.

4. Das älteste Gefäß ist leer. Das jüngere ist ausgebildet, zeigt aber noch ein dünnes Plasmaband. Zwischen ihm und dem Cambium liegt Holzparenchym.

5. Vier junge Gefäße, von denen das jüngste erst schwach verdickt ist. Das folgende ist stärker verdickt, zeigt aber noch keine Fusion. Das nächste ist völlig ausgebildet, enthält nur noch wenig Plasma und das älteste ist leer.

6. Vier junge Gefäße, von denen die beiden ältesten leer sind. Das folgende zeigt ausgebildete Wandverdickung, aber noch keine Fusion und das jüngste ist unverdickt.

7. Vier Gefäße, von denen die beiden ältesten leer sind, die beiden jüngsten noch keine Wandverdickungen zeigen.

Jüngster Zweig: Die Ausbildung von Tüpfelgefäßen hat noch nicht begonnen. Die gedehnten Spiralgefäße sind leer; von den nicht gedehnten mit vollendeter Wandverdickung und durchbrochener Querwand führen vier oder fünf Plasma.

## Malvaceae.

*Malva verticellata* L.

20. 7. 90. Untersucht wurden die Blattgelenke ausgewachsener Blätter und die anliegenden Theile. Neben zahlreichen leeren Gefäßen finden sich einzelne vollkommen ausgebildete Spiralgefäße mit durchbrochenen Querwänden und langen Plasmasträngen. Ich sah dieselben in den Gelenken, sowie in den anliegenden Theilen der Hauptachse und des Blattstiels.

In den Gelenken finden sich auch zahlreiche plasmahaltige Tracheiden, neben solchen, in denen ich kein Plasma nachweisen konnte. Die Tracheiden sind zum Theil in Reihen geordnet, so dass sie Gefässen gleichen, deren Zwischenwände nicht durchbohrt sind.

### Sapindaceae.

#### *Aesculus hippocastanum* L.

28. 4. 90. Aelterer Zweig: 1. Neben dem Cambium liegen radial hinter einander drei Gefässe, von denen das älteste leer ist. Das folgende zeigt ausgebildete Wandverdickung, aber noch keine Fusion und das jüngste ist erst schwach verdickt.

2. Von vier Gefässen sind die beiden ältesten leer. Das nächste zeigt deutliche Wandverdickung, aber noch keine Perforation. Beim jüngsten ist noch keine Wandverdickung sichtbar.

3. Das jüngste Gefäss zeigt noch keine Wandverdickung. Das vorhergehende plasmaführende Gefäss zeigt durchbohrte Querwände. Die beiden ältesten Gefässe des Jungholzes sind leer.

4. Von den vier Gefässen sind drei leer. Das jüngste Gefäss führt noch Plasma; Fusion ist eingetreten.

5. Von fünf Gefässen enthalten die beiden jüngsten Plasma. Bei allen diesen Radialschnitten zeigten sich die vorjährigen Gefässe vielfach mit Gummi verstopft.

Jüngster Zweig: Ausser Spiralgefässen sind schon Tüpfelgefässe gebildet, von denen immer nur das jüngste mit lebendem Inhalt erfüllt ist.

### Aquifoliaceae.

#### *Ilex aquifolium* L.

28. 4. 90. Die Hoftüpfeltracheiden des vorjährigen Ringes enthalten einen nicht contrahierbaren plasmatischen Wandbeleg.

### Vitaceae.

#### *Ampelopsis quinquefolia* R. et Schult.

Dezember 1889. Untersucht wurden die fünf jüngsten ausgewachsenen Internodien einer Topfpflanze. Es fand sich stets nur in dem dem Cambium zunächstliegenden Gefäss Protoplasma und fehlte auch hier sehr oft.

### Halorhagidaceae.

#### *Myriophyllum Proserpinae* Gill.

20. 5. 90. Aeltere Internodien: Die äussersten Spiralgefässe zeigen durchbrochene Querwände und führen Plasma. Desgleichen findet sich oft im Innern des axilen Bündels ein Spiralgefäss mit durchbrochenen Querwänden, das Plasma enthält. In den jüngeren ausgewachsenen Internodien sind zahlreiche wenig gedehnte Spiralgefässe mit Plasma vorhanden. Bei vielen konnte ich deutlich sehen, dass die Fusion eingetreten

war. Die weiter nach Innen liegenden weit gedehnten Spiral- und Ringgefäße sind alle leer.

*Hippuris vulgaris* L.

21. 5. 90. Die jüngsten Tüpfelgefäße eines ausgewachsenen Stengelinternodiums führen Plasma. Die Plasmakörper haben sich durch die durchbrochene Querwand hindurch vereinigt.

Rosaceae.

*Prunus cerasus* L.

30. 4. 90. In den mehrjährigen Zweigen führt immer nur das jüngste Gefäß Protoplasma.

*Prunus Padus* L.

2. 5. 90. Aelterer Zweig: Die jüngsten Gefäße enthalten Plasma. Jüngster Zweig: Es sind Spiralgefäße gebildet, von denen das äusserste lebenden Inhalt führt.

Papilionaceae.

*Wistaria sinensis*.

19. 5. 90. Untersucht wurde das Astholz. In den ausgewachsenen Internodien sind die Spiralgefäße leer; von den Tüpfelgefäßen sind die zwei oder drei jüngsten mit Plasma erfüllt. In den wachsenden Internodien sind die Spiralgefäße von Plasma frei oder enthalten doch nur einzelne Reste, nie zusammenhängende Plasmaschläuche. Das Dickenwachstum hat begonnen; es sind weite Tüpfelgefäße angelegt, bei denen noch keine Fusion eingetreten ist. Die Entfernung der Tüpfel auf den Gefäßen der Streckungszone ist dieselbe, wie auf den Gefäßen der ausgewachsenen Zone.

*Vicia faba* L.

Winter 1889. Topfkulturen. Wurzel: Untersucht wurden die nicht mehr in Streckung befindlichen Theile, bei denen das Dickenwachstum begonnen hatte. Die primären Spiralgefäße sind lang gedehnt und frei von Plasma. An Tüpfelgefäßen sind die meisten Entwicklungsstadien zu sehen: Junge Gefäße mit schwacher Wandverdickung; Tüpfelgefäße mit ausgebildeter Wandverdickung, aber ohne Fusion (Taf. XII, Fig. 1); Gefäße mit Fusion und dünnem Plasmahäutchen, das sich beim plasmolysieren nur noch stellenweise abhebt (Taf. XII, Fig. 4) und mit deformierten Kernen, aber ohne sichtbares Plasma. Die Kerne schwellen erst ausserordentlich stark auf und sinken nachher unregelmässig zusammen (Taf. XII, Fig. 3–7). Sodann finden sich sehr kurzgliedrige Gefäße mit Fusion und Plasma. Die Plasmakörper zeigen sich bei *Vicia* nach eingetretener Fusion nie vereinigt.

Erstes Internodium; ausgewachsene Exemplare: Die Tüpfelgefäße zeigen alle Entwicklungsstadien, wie in der Wurzel. Die Desorganisation der Zellkerne liess sich hier gut verfolgen; in einem Falle konnten dreizehn deformierte Kerne in einem Gefäße gezählt werden. Neben lebenden



Tüpfelgefäßen finden sich auch Spiralgefäße mit Plasma und durchbrochenen Querwänden.

Zweites Internodium; ausgewachsene Exemplare: Die Tüpfelgefäße zeigen die bekannten Entwicklungsstadien (Taf. XII, Fig. 1 u. 2). In einem Falle fand ich direkt neben dem Cambium ein breites Spiralgefäß mit vollendeter Verdickung und Protoplasma. An dieses schloss sich in der Verlängerung ein Tüpfelgefäß mit Fusion und Plasma an. Die übrigen Spiralgefäße sind leer.

Drittes Internodium; wachsende Zone: Die äussersten Spiralgefäße führen Plasma. Tüpfelgefäße sind noch nicht gebildet.

Siebentes Internodium: Die Pflanze war anfangs im Licht und dann im Dunkeln gezogen worden. Als keine Streckung des Internodiums mehr stattfand, wurde es in vier gleiche Theile zerschnitten. In den beiden unteren Theilen finden sich leere Spiral- und Leitergefäße und Tüpfelgefäße mit Plasma. In den oberen Theilen sind die gedehnten Spiralgefäße leer, dagegen führen die nicht gedehnten Plasma. Tüpfelgefäße sind nicht gebildet.

*Phaseolus multiflorus* Willd.

Winter 1889. Topfkulturen. A. Epikotyles Glied: Dasselbe wurde in fünf Abschnitte getheilt, von denen die Abschnitte I und II ausgewachsen, III, IV und V noch in Streckung begriffen waren.

In dem ersten Abschnitt finden sich weit gedehnte leere Spiral- und Ringgefäße, daneben ein nicht gedehntes Spiralgefäß mit Plasma. Tüpfelgefäße mit Plasma liegen drei, auf einem andern Schnitt vier hintereinander. Eines von diesen zeigt durchbrochene Querwände. Sodann finden sich Leitergefäße mit Fusion, Plasma und deformierten Kernen. Einzelne sekundäre Gefäße sind leer. Die Gefäße des II. Abschnittes verhalten sich wie die des ersten. Im Abschnitt III finden sich hintereinander zwei plasmaführende Tüpfelgefäße, leere Leitergefäße, gedehnte Spiralgefäße mit und ohne Plasma und fast fadenförmig gedehnte leere Spiralgefäße. Der IV. Abschnitt zeigt lebende Tüpfel- und Leitergefäße, bei denen die Entfernungen der Tüpfel und der Wandverdickungen dieselben sind, wie bei den Gefäßen im ausgewachsenen Theile. Die schwach gedehnten Spiralgefäße zeigen Fusion und Plasma, die weit gedehnten sind leer. Im V. Abschnitt finden sich nur Spiral- und Ringgefäße, von denen die nicht oder wenig gedehnten Plasma enthalten, die andern aber leer sind.

An das epikotyle Glied schloss sich ein erstes Internodium, das erst ein Centimeter lang war, während es eine Länge von zehn Centimeter erreichen kann. Hier finden sich neben plasmaführenden, schon leere Spiralgefäße.

B. Epikotyles Glied und erstes Internodium: Das epikotyle Glied und die beiden unteren Abschnitte des ersten Internodiums waren ausgewachsen, die beiden oberen Abschnitte in Streckung befindlich. Im epikotylen Glied

sind alle Gefässe leer bis auf die jüngsten secundären Gefässe. Die Spiralgefässe im ausgewachsenen Theile des Internodiums sind ebenfalls leer, dagegen enthalten die äusseren Tüpfelgefässe Plasma. Im zweiten ausgewachsenen Abschnitt findet sich ein Tüpfelgefäss mit Plasma, das sich nach der einen Seite hin in Gefässzellen ohne Tüpfel fortsetzt. Der erste wachsende Abschnitt enthält plasmaführende Tüpfelgefässe, schwach gedehnte Spiralgefässe mit Protoplasma und leere weitgedehnte Spiralgefässe.

*Vicia sativa* L.

Winter 1889/90. Topfkulturen. Das untersuchte Stengelstück wurde in sieben Abschnitte getheilt; davon waren die drei unteren ausgewachsen, die vier oberen noch in Streckung befindlich. Die Spiralgefässe aller Abschnitte sind leer; im Vergleich zum starken Längenwachsthum sind sie wenig gedehnt. Das Dickenwachsthum beginnt im fünften Abschnitt, also in der Streckungszone, mit der Ausbildung von Tüpfelgefässen, die in den darunter liegenden vierten Abschnitt, der ebenfalls noch in Streckung begriffen ist, ihre endliche Wandverdickung erlangen, aber noch Plasma führen. Vom dritten Abschnitt an abwärts führt stets nur das jüngste Tüpfelgefäss Plasma.

Oleaceae.

*Fraxinus excelsior* L.

Im Winter 1889/90 geschnittenes Stammholz. Verschiedene Tüpfelgefässe des letzten Jahresringes enthalten reichlich Plasma. Die Plasmakörper haben sich durch die Perforationen hindurch zu langen Strängen vereinigt (Taf. XII, Fig. 8). In einigen Gefässen findet sich nur ein dünner plasmatischer Wandbeleg, der sich nicht contrahieren lässt.

C o n v o l v u l a c e a e.

*Cuscuta europaea* L.

20. 7. 90. Frei gesammelte Pflanzen, die in Blüthe standen und zum Theil schon Früchte angesetzt hatten. Ich habe nur solche Theile untersucht, von denen ich annehmen konnte, dass sie ausgewachsen waren, das sind die mit Haustorien besetzten Umgänge und die dazwischen liegenden Stengelstücke. Stengelstücke mit Haustorien: Eigentliche Gefässe scheinen nicht vorhanden zu sein; wenigstens war dort, wo ich die Querwände der Tracheenglieder genau beobachten konnte Fusion nicht eingetreten. Die erwähnten Angaben Kochs kann ich somit bestätigen. Von diesen als Tüpfel- und Treppentracheiden zu bezeichnenden Tracheen enthalten einzelne lebendes Plasma (Taf. XII, Fig. 9). Die isodiametrischen Tüpfel- und Treppentracheiden, die sich in der Gegend der Haustorien an die axilen Tracheidenreihen ansetzen und die Verbindung mit den Haustorien herstellen führen ebenfalls zum Theil Protoplasma.

Stengelstücke ohne Haustorien: Die Gefässe zeigen zwei Arten von Querwänden, solche die nur einen grossen Tüpfel zeigen und deren Mem-

bran nicht resorbiert ist, und solche die zahlreiche Tüpfel zeigen. Diese Wände sind stark geneigt. Oft konnte ich deutlich sehen, dass auch hier die Membran der Tüpfel erhalten ist. Von diesen Tracheidenreihen sind oft mehrere Glieder hintereinander mit Plasma gefüllt; doch konnte ich keine Reihe finden, die in ihrer ganzen Ausdehnung Plasma geführt hätte.

13. 9. 90. In diesen zu späterer Jahreszeit und an einem anderen Standort gesammelten Pflanzen, als die oben beschriebenen Exemplare findet sich einmal im ausgewachsenen Stengeltheil eine Tracheidenreihe mit ring- und spiralförmigen Verdickungen, deren Querwände deutlich sichtbar sind und deren Glieder sämmtlich Protoplasma führen (Taf. XII, Fig. 10). Die primären Tracheen der Blütenstandsachsen verlieren bald nach ihrer Ausbildung das Plasma, während von den sekundären Gliedern einzelne dasselbe behalten. Im allgemeinen finden sich hier viel weniger Tracheiden mit lebendem Inhalt, als bei den im Juli gesammelten Pflanzen.

### Plantaginaceae.

#### *Plantago major* L.

Juli 1890. Im Freien gesammelte Pflanzen. In den Spiralgefäßen der Blatt- und Blütenstiele finden sich vielfach plasmatische Reste, namentlich an den Enden der Gefäßglieder. Einige Gefäße zeigen deutlich plasmolysierte zusammenhängende Plasmastränge. Ebenso fand ich vielfach in den Tüpfeltracheen lebendes Plasma (Taf. XII, Fig. 11). Die gleichen Resultate gaben *Pl. media* L. und *maritima*. Es wurden immer nur alte ausgewachsene Blätter untersucht. Um Stärke nachzuweisen wurden die Gefäßbündel aus den Blattstielen herausgezogen und nach dem von Fischer<sup>1)</sup> angegebenen Verfahren behandelt: Erhitzen mit Glycerin und Schwefelsäure, auswaschen, zerdrücken unter dem Deckglas, zusetzen von Jod. Man erhält so vortreffliche Präparate, und ich konnte in zahlreichen Tracheen Stärke finden. Sodann habe ich die von Fischer erwähnte Methode zum Nachweis von Plasma angewandt: Lösen der Stärke mit Salpetersäure und färben des gut ausgewaschenen Präparats mit Anilinblau. Die Resultate, die ich so erhielt, stimmen mit denen Fischers überein. Um mich zu vergewissern, dass Stärke und Plasma nicht in die Gefäße hineingesaugt wurden, habe ich aus der lebenden Pflanze mit dem Doppelmesser Stücke der Blattstiele herausgeschnitten und diese, ohne sie mit Salpeterlösung zu behandeln, in Schnitte zerlegt. Hierbei fand ich nicht nur Stärke und Plasma, sondern auch Chlorophyllkörner in den Spiral- und Tüpfeltracheen. In diesen sieht man bei Zusatz von Jod häufig Stärke.

1) Fischer, l. c.

## Cucurbitaceae.

*Curcubita melanosperma* A. Br.

Winter 1889/90. Topfkulturen. A. Hypokotyles Glied. Dasselbe wurde in sieben Abschnitte getheilt, von denen die drei unteren I, II und III ausgewachsen waren, während die vier oberen sich noch in Streckung befanden. Das stärkste Wachstum zeigten zur Zeit der Untersuchung die Abschnitte V und VI. Lebende Spiralgefäße finden sich in den Abschnitten V bis VII. Die Spiralgefäße des untersten wachsenden Abschnitts sind leer. Auch in den oberen Abschnitten sind weit gedehnte Spiralgefäße leer. Im Abschnitt VII zeigt ein lebendes Spiralgefäß nach der einen Seite hin stärkere Dehnung als nach der anderen. Ein nicht gedehntes, Plasma führendes Spiralgefäß des VI. Abschnitts endigt in eine Spitze. Die Ringgefäße sind sämtlich frei von Plasma. Das secundäre Dickenwachsthum beginnt im untersten wachsenden Abschnitt IV, indem die künftigen Gefäße sich durch bedeutende Erweiterung der subcambialen Zellen kenntlich machen. Im Abschnitt III werden Netzgefäße gebildet. In den Abschnitten I und II finden sich Tüpfel- und Netzgefäße mit Plasma, in I auch leere secundäre Gefäße.

B. Hypokotyles Glied, das in fünf Abschnitte getheilt wurde, von denen die oberen III, IV und V noch in Streckung begriffen waren. Nicht oder wenig gedehnte Spiralgefäße mit Plasma finden sich in allen drei wachsenden Abschnitten; die weit gedehnten sind leer, ebenso alle die der Abschnitte I und II. Ein lebendes Spiralgefäß des IV. Abschnittes ist nach der eine Seite hin nicht gedehnt, nach der andern Seite hin werden die Spiralwindungen immer steiler. In demselben Abschnitt geht ein lebendes Spiralgefäß in Parenchym über, wobei die Verdickungen immer unsichtbarer werden. Ein gleiches Gefäß liegt im Abschnitt III. Das secundäre Dickenwachsthum beginnt mit der Ausbildung von Netzgefäßen in dem untersten wachsenden Abschnitt III. Im ausgewachsenen Theile finden sich lebende Netz- und Tüpfelgefäße in allen Entwicklungsstadien neben leeren Netzgefäßen.

C. Hypokotyles Glied. Dasselbe wurde in sieben gleiche Theile zerlegt; davon waren die Abschnitte I und II ausgewachsen. Spiralgefäße mit Protoplasma (Taf. XII, Fig. 14) enthalten alle wachsenden Zonen, wie bei den Exemplaren A und B. Bei einigen sind die durch die Perforationen hindurch gehenden Plasmastränge schön zu sehen. In den Abschnitten IV und V zeigt ein mit Plasma erfülltes Spiralgefäß Glieder, die abwechselnd gedehnt und nicht gedehnt sind. Im untersten wachsenden Abschnitt enthält nur das äusserste Spiralgefäß Plasma. Hier beginnt auch das secundäre Dickenwachsthum, indem sich ein Netzgefäß entwickelt. Die Entfernung der Netzverdickungen von einander ist hier, wie bei dem Exemplar B, dieselbe, wie im ausgewachsenen Theile des Gliedes. In den Abschnitten I und II finden sich Netz- und Tüpfelgefäße (Taf. XII, Fig. 13), leere Netzgefäße, sowie einzelne Spiralgefäße mit lebendem Plasma (Taf. XII, Fig. 12 u. 13).

## Compositae.

*Helianthus annuus* L.

Winter 1889/90. Topfkulturen. In den völlig ausgewachsenen hypokotylen Gliedern, fanden sich nur leere Gefässe. In den wachsenden Gliedern enthält die Streckungszone junge Spiralgefässe mit noch schwacher Wandverdickung und ohne Perforation, ältere aber nicht gedehnte Spiralgefässe, deren Plasmakörper sich durch die durchbrochene Querwand vereinigt haben, und gedehnte Spiralgefässe ohne lebenden Inhalt. Die Ausbildung von Tüpfelgefässen beginnt schon in der Streckungszone. Auf einem Schnitt liess sich die ganze Entwicklung des Tüpfelgefässes übersehen: Obenan plasmareiche Gefässglieder ohne Wandverdickungen; weiterhin treten Wandverdickungen auf, die vollendet werden, ehe die Fusion der Querwand vor sich geht; die folgenden Glieder zeigen Perforationen und Plasma, und die untersten sind leer. In der ausgewachsenen Zone finden sich plasmaführende Tüpfel- und Netzgefässe, bei denen zum Theil Verschmelzung der Plasmakörper (Taf. XII, Fig. 15) stattgefunden hat, sodann Spiral-, Netz- und Tüpfelgefässe ohne lebenden Inhalt.

*Taraxacum officinale* Web.

25. 7. 90. Die Schnitte wurden von Stücken hergestellt, die mit dem Doppelmesser aus dem untern Theil der Mittelrippe des Blattes herausgenommen waren. Lebendes Plasma konnte ich nicht finden, dagegen zeigten sich vor den Tüpfeln oft körnige Massen, die ich als Reste von Plasma deuten möchte, da sie Farbstoffe speicherten und mit Jod-Jodkalium-Lösung gebräunt wurden.

Im Folgenden vereinige ich die untersuchten Pflanzen nach Massgabe der für das Verschwinden oder Erhaltenbleiben des Plasmas in den Tracheen anfangs aufgestellten Marken.

## I. Gruppe.

Das Plasma verschwindet bald nach Beendigung der Wandverdickung, der Verholzung und der Resorption der Querwände.

## A. Krautartige Pflanzen.

Primäre Tracheen: Aus den primären Gefässen schwindet das Protoplasma im allgemeinen sehr schnell, meist schon bevor die Streckung des Internodiumtheiles beendet ist. Bei *Phaseolus* sind die ersten primären Gefässe im 1 cm langen Internodium schon leer, wobei das ausgewachsene Internodium eine Länge von 10 cm und mehr erreichen kann. Aus den später angelegten primären Spiralgefässen der Internodien schwindet der Inhalt ebenfalls während der Streckung des Internodiumtheiles. Die Entleerung der Spiralgefässe im epikotylen Gliede geht zum Theil auch während der Streckung vor sich. *Vicia faba*: Aus den Spiralgefässen der Wurzel und den ältesten primären Gefässen der Internodien verschwindet

das Plasma vor beginnendem Dickenwachsthum. *Vicia sativa*: Die primären Gefäße sind in der Zone der stärksten Streckung schon frei von Plasma. *Helianthus*: Das Schwinden des Protoplasmas erfolgt in der Streckungszone vor der Dehnung der Spiralgefäße. *Cucurbita*: Die nicht und die wenig gedehnten Spiralgefäße enthalten lebenden Inhalt, sobald aber die Dehnung eine stärkere wird verschwindet derselbe zumeist.

Secundäre Tracheen: Die ersten secundären Gefäße entleeren sich schon in der Streckungszone bei *Helianthus* und *Phaseolus*. Bei den übrigen Pflanzen, die in dem sich streckenden Internodiumtheile secundäre Gefäße bilden, schwindet aus diesen das Protoplasma erst in der ausgewachsenen Zone. Die ausserhalb der Streckungszone ausgebildeten secundären Gefäße verlieren ihr Plasma sehr früh bei *Helianthus*, *Vicia sativa* und *Hippuris*. Etwas länger führen dieselben bei *Cucurbita* und *Vicia faba* lebend Inhalt; bei diesen enthalten immer mehrere radial hintereinander liegende Gefäße Plasma. Bei *Phaseolus* ist das letztere auch der Fall, solange der obere Theil des Gliedes sich streckt; im ausgewachsenen epikotylen Gliede führt nur das jüngste Gefäss Protoplasma.

## B. Holzgewächse.

Primäre Tracheen: Die Netz- und Spiraltracheiden von *Pinus pinea* entleeren sich zum Theil vor beendeter Streckung. Aus den Spiralgefässen von *Wistaria* verschwindet der lebende Inhalt bis auf einzelne Reste in der Streckungszone. Bei *Tilia* und zum Theil auch bei *Corylus* tritt die Entleerung der primären Gefäße ebenfalls in der Streckungszone ein.

Secundäre Tracheen: Sehr rasch verlieren die secundären Tracheen bei nachfolgenden Pflanzen den lebenden Inhalt, sodass höchstens die fünf jüngsten Glieder einer Radialreihe gleichzeitig Plasma führen: *Sequoia*, *Picea alba*, *Araucaria*, *Dammara*, *Corylus*, *Salix*, *Populus*, *Tilia*, *Aesculus*, *Ampelopsis*, *Prunus*, *Wistaria*.

## II. Gruppe.

Die Tracheen führen längere Zeit nach ihrer Ausbildung Plasma.

In dieser Gruppe fasse ich eine Reihe von Vorkommnissen zusammen, bei denen sich noch lange Zeit nach der Ausbildung der Wandverdickung und der Durchbrechung der Querwände Plasma findet. Zwar ist die Dauer des Plasma nicht bei allen Pflanzen der Gruppe gleich, doch liess sich ebenso wenig, wie bei der vorigen Gruppe eine Zerlegung in kleinere Gruppen vornehmen.

### A. Krautartige Pflanzen.

#### 1. *Filices*.

Das Schwinden des Plasmas aus den Tracheiden von *Aspidium alpestre* erfolgt sicher erst nach vollendeter Streckung. Doch auch dann führen die meisten Spiral-, Netz- und Treppentracheiden noch lange Zeit Plasma.

Auch bei *Aspidium flix mas* zeigt der ausgewachsene Blattstiel einige Netz- und Treppentracheiden, die reichlich Plasma enthalten, neben solchen die nur dünne Plasmahäutchen zeigen und neben leeren Tracheiden.

## 2. Phanerogamae.

Primäre Tracheen: Nach vollendeter Streckung des Internodiumtheiles und nach begunnenem Dickenwachsthum führen einzelne primäre Gefäße noch Plasma bei *Vicia faba* (Internodium), *Phaseolus* (epikotyles Glied) und *Cucurbita* (epikotyles Glied).

Secundäre Tracheen: Wenn in secundären Tracheen krautartiger Pflanzen sich Plasma findet, so gehören diese Vorkommnisse in die erste oder die dritte Gruppe.

## B. Holzgewächse.

Primäre Tracheen: In der Wurzel von *Pinus pinea* führen einzelne Spiraltracheiden noch Plasma, wenn schon ca. 10 Tüpfeltracheiden gebildet sind, ebenso im hypokotylen Gliede noch nach Beendigung des Längenwachsthums und nach Beginn des Dickenwachsthums. Lebende Erstlingsgefäße finden sich im ausgewachsenen Theile des jüngsten Internodiums von *Corylus*.

Secundäre Tracheen: Ich erwähne hier diejenigen Vorkommnisse, bei denen mehr als fünf der jüngsten, in radialer Richtung hintereinander liegenden Tracheen gleichzeitig Protoplasma enthalten. *Picea excelsa*: Von vierzehn Tracheiden führen sieben Plasma. *Pinus laricio*: Bis acht hintereinander liegende Tracheiden und einzelne bis zur Grenze des vorjährigen Ringes liegende enthalten Protoplasma. *Pinus silvestris*: Von fünfzig Tracheiden zeigen die 17 jüngsten und einzelne ältere lebenden Inhalt. Bei *Cedrus Deodara* sind die sechs jüngsten Tracheiden mit Plasma erfüllt. Bei *Larix* führen zur Zeit des lebhaften Dickenwachsthums stets mehr als fünf hintereinander liegende Tracheiden Plasma, im Stammholz selbst mehr als fünfundzwanzig; auch treten in den älteren Theilen des jüngsten Ringes immer mehrere plasmaführende Tracheiden auf. Ebenso finden sich in der Wurzel und im hypokotylen Gliede von *Pinus pinea* Plasmakörper in älteren Tracheiden, während jüngere schon leer sind.

## III. Gruppe.

Die Tracheen führen während der ganzen Vegetationsperiode oder des grössten Theiles derselben Protoplasma.

Einzelne Tracheiden der Blattstiele von *Aspidium alpestre* und *A. flix mas* enthalten noch im Herbst lebenden Inhalt. Bei *Hordeum*, *Secale* und *Triticum* führen zahlreiche Tracheiden dann noch Plasma, wenn die Internodien ausgewachsen sind und die Pflanze in Blüthe steht. In den Blattgelenken ausgewachsener Blätter von *Malva* finden sich viele Tracheiden mit Protoplasma und Chlorophyll (nach Vöchting), sodann einzelne lebende Spiralgefäße. Zahl-

reiche Tracheiden des Stengels von *Cuscuta* führen zur Blüthezeit, und eine Anzahl auch noch im Herbst lebendes Plasma. *Plantago*: Hier tritt das Protoplasma meist in nicht contrahirbaren Massen in den Gefässen und Tracheiden auf; seltener finden sich plasmolysirbare Plasmakörper. *Taraxacum* enthält nur protoplasmatische Reste in den Gefässen alter Blätter.

#### IV. Gruppe.

Das Plasma in den Tracheen überdauert die Vegetationsperiode.

Bei einer Anzahl von Bäumen finden sich plasmaführende Tracheen auch in älteren Jahresringen, so bei *Pinus laricio* im Frühlingsholz des vorletzten Ringes, in einem siebenjährigen Ast von *Gingko* im Frühlingsholz des zweiten Jahresringes, in einem dreijährigen Ast von *Taxus* im Herbstholz des zweiten Ringes. Bei letzterem konnte ich nur der Wand anhaftende Reste bemerken. Von sieben untersuchten Exemplaren von *Larix* finden sich bei sechs derselben plasmahaltige Tracheiden in mehreren Jahresringen, so ausser in dem jüngsten im vorletzten Ringe, oft auch im drittletzten, in einem Falle im viertletzten Ringe. Ausserdem enthalten die älteren Ringe stets einige oder zahlreiche Tracheiden, deren Tüpfel mit plasmatischen Resten bedeckt sind. Derartig bedeckte Tüpfel finden sich auch in älteren Ringen von *Abies alba* und *Pinus silvestris*. Ein im Winter geschnittenes Stammholz von *Fraxinus* zeigte eine Anzahl Tüpfelgefässe mit lebenden Plasma im letzten Ringe. Endlich enthalten *Ilex* und *Juglans* Plasma im vorletzten Jahresring, aber nur als Wandbeleg.

Verhalten des Plasmas in der ausgebildeten Trachee.

Aus der eben gegebenen Zusammenstellung geht hervor, dass das Protoplasma während der Dauer der Vegetationsperiode auswandern kann oder dass es in der fertigen Trachee zurückbleibt.

Ich betrachte zuerst den ersten Fall. Die Vorgänge im Protoplasma bis zum Zeitpunkt der eintretenden Fusion und der vollendeten Wandverdickung habe ich nicht genauer beobachtet und verweise daher auf die anfangs erwähnten Angaben von Mohl, Crüger, Dippel, Schmitz und Strasburger. Sobald bei den Gefässen die Fusion stattgefunden hat verschmelzen in vielen Fällen die Plasmakörper mit einander. Ich konnte dies beobachten bei *Corylus tubulosa*, *Tilia*, *Malva*, *Hippuris*, *Fraxinus*, *Plantago*, *Curcubita* und *Helianthus* (Taf. XII, Fig. 8, 12—15).

Es ist wohl anzunehmen, dass diese Vereinigung namentlich dann zu Stande kommt, wenn das ausgebildete Gefäss längere Zeit Plasma führt. Durch alle Flüssigkeiten aber, die eine Contraction des Plasmaschlauches bewirken wird ein Zerreißen wohl grade leicht an den Verbindungsstellen stattfinden können, und das mag der Grund sein, dass ich das Verschmelzen nur bei verhältnissmässig wenigen Pflanzen beobachtet habe. Strasburger konnte ein Verschmelzen nicht wahrnehmen, vielleicht war in den von ihm untersuchten Gefässen die Vereinigung wieder zerstört worden.



Allmählich tritt eine Verminderung des Plasmagehaltes in der Trachee ein, bis schliesslich nur ein dünnes Häutchen übrig bleibt, das sich anfangs mit concentrirter Salpeterlösung noch abhebt (Taf. XII, Fig. 4, 13), später aber sich nicht mehr contrahiren lässt. Dann ist aber der Zellkern noch deutlich sichtbar, doch hat er seine Gestalt geändert. Er schwillt mehr und mehr an, bis er schliesslich um ein ganz Bedeutendes grösser wird als die Kerne junger Gefässzellen, und schrumpft endlich unregelmässig zusammen, wobei er immer undeutlicher wird: seine Inhaltsstoffe scheinen zu schwinden (Taf. XII, Fig. 3—7). Einzelne Plasmareste scheinen längere Zeit oder immer im Gefäss zurückzubleiben, da man dann und wann in älteren Gefässen, sowohl zwischen den Wandverdickungen körnige Massen von Eiweissstoffen, als auch grössere Wandbelege findet. Das allmähliche Schwinden des Plasmaschlauches beobachteten, wie früher berichtet, Mohl, Crüger, Schmitz und Strasburger, das Anschwellen des Zellkerns bei seiner Desorganisation sah zuerst Schwarz<sup>1)</sup> in den Gefässen von *Zea mais*.

Das Schwinden des Plasmas aus den Hoftüpfeltracheiden geht in ähnlicher Weise, wie bei den Gefässen vor sich. Wenn hier aber der Protoplasmaschlauch und der Zellkern nicht mehr vorhanden sind, dann kann man in vielen Fällen auf den Hoftüpfeln noch plasmatische Reste erkennen (Taf. XI, Fig. 5 und 6).

Im zweiten Falle führen die Tracheen während der ganzen Vegetationsperiode oder darüber hinaus Plasma und verhalten sich wie anderes Dauergewebe mit lebendem Inhalt. In den Tracheiden von *Aspidium* und *Cuscuta*, in den Spiralgefässen und Tracheiden der Blattgelenke von *Malva*, in den Gefässen von *Fraxinus*, sowie in den Tracheiden von *Secale*, *Hordeum* und *Triticum*, von *Ginkgo*, *Pinus laricio* und *Larix* zeigt das Plasma mit Salpeterlösung stets Plasmolyse (Taf. XI, Fig. 1—3, 5, 7, 8; Taf. XII, Fig. 8—10); es kennzeichnet sich somit als lebend.

Das Vorhandensein zahlreicher Chlorophyllkörner mit Stärkeeinschlüssen in den Tracheiden von *Malva* lässt ebenfalls darauf schliessen, dass die Plasmakörper dieser Tracheiden lebendig sind. Aber auch in dem Falle, dass wie bei *Plantago* die Plasmaschläuche in einzelne Massen zerfallen, die der Wand anliegen oder sich vor den verdickten Stellen der durchbrochenen Scheidewände anhäufen, scheint das Plasma lebendig zu bleiben. Ich konnte in den Spiral- und Tüpfelgefässen Chlorophyllkörner mit Stärkeeinschlüssen nachweisen und durch Versuche zeigen, dass die Stärke verschwinden und wieder auftreten kann. Als ich die Blattstiele untersuchte, nachdem mehrere Tage trübes regnerisches Wetter gewesen war, fand ich, dass fast gar keine Stärke in den

1) Schwarz, Veränderungen des Zellkerns. Cohns Beiträge zur Biol. Bd. IV. Heft 1.

Gefäßen vorhanden war, während Exemplare desselben Standorts nach sonnigen Tagen Stärke führten. Einige dieser Pflanzen setzte ich in Töpfe und hielt sie längere Zeit im Dunkeln. Den Gefäßen der Blattstiele fehlte dann die Stärke; setzte ich aber die Pflanzen der Besonnung aus, so konnte ich wieder Stärke nachweisen. Da eine Stärkebildung im toten Plasma nicht wohl denkbar ist, so muss ich annehmen, dass die Plasmamassen der Gefäße von *Plantago* lebendig bleiben.

Eine eigenthümliche Erscheinung bietet das Plasma der Tracheiden von Nadelhölzern, namentlich von *Larix*. Unterwirft man deren Plasma der Plasmolyse, so zeigt sich, dass das den Hoftüpfeln anliegende Plasma nicht mit dem übrigen von der Wand zurückgezogen wird, sondern denselben fest anhaftet. Eine Erklärung dafür könnte man in den Angaben Sanios und Russows finden, die den Torus mit einer Siebplatte vergleichen und die Primordialtüpfel durchbohrt fanden.

Bei den lebendig bleibenden Tracheen könnte man ein dauerndes Dickenwachsthum der Membran zu finden erwarten; ein solches findet nicht statt. Diese Tracheen zeigen keine stärkere Wandverdickung, als die, welche frei von Plasma sind.

#### Die Bildung secundärer Gefäße in der Streckungszone.

Man nimmt wohl an, dass die Ausbildung secundärer Gewebeelemente erst dann erfolgt, wenn das Längenwachsthum der betreffenden Zone beendet ist. Das Vorkommen von Tüpfelgefäßen in der Streckungszone veranlasste mich diesen Punkt genauer zu untersuchen.

Durch äquidistante Tuschmarken kann man ja feststellen welche Internodientheile im Wachsthum begriffen und welche ausgewachsen sind. Wenn ich dort, wo die Marken ihre ursprüngliche Entfernung behalten hatten und dort wo sie anfangen auseinander zu weichen, die Stengelteile auseinanderschneiden würde, so wäre der berechtigte Einwurf zu machen, dass die direkt über der Schnittstelle liegenden Wachsthum zeigenden Theile zur Zeit des Schneidens schon ausgewachsen waren, dass ferner dort stattfindendes Dickenwachsthum kein Beweis dafür sein würde, dass das Dickenwachsthum schon in der Streckungszone begönne. Um gegen diesen Einwurf von vornherein geschützt zu sein habe ich durch wiederholte Messungen festgestellt, wie lange die unteren Theile der Streckungszone wachsthumfähig bleiben und das Schneiden vorgenommen, ehe das Wachsthum derselben beendet sein konnte. Dazu habe ich die Stengelstücke stets so getheilt, dass mehrere Millimeter des Wachsthum zeigenden Theiles zum ausgewachsenen Internodiumtheile kamen. Beide Hälften wurde dann in kleinere Abschnitte zerlegt.

Bei *Phaseolus* theilte ich die Streckungszone in drei Abschnitte, von denen jeder 10—12 mm lang war. Im obersten Abschnitt fanden sich nur Spiral- und Ringgefäße; im mittleren begann das Dickenwachsthum

mit der Ausbildung von Tüpfel- und Leitergefäßen und im unteren Abschnitt fanden sich schon leere Leitergefäße, während die Tüpfelgefäße auch im oberen ausgewachsenen Abschnitt noch Plasma zeigten. Es war die Möglichkeit vorhanden, dass das lebende Tüpfelgefäß sich noch durch aktives Wachstum der Membran verlängerte, und dass das leere Leitergefäß mechanisch gedehnt würde. Dass ein derartiges Wachstum oder mechanische Dehnung nicht stattfindet ergaben Messungen der Entfernungen der Tüpfel- und Leitersprossen. Diese Entfernungen bleiben sich im wachsenden und ausgewachsenen Internodiumtheile völlig gleich.

Die Messungen wurden in der Weise vorgenommen, dass zuerst die Durchschnittsgrößen der Tüpfel im ausgewachsenen Theile und in der Streckungszone festgestellt wurden. Beide Durchschnittsgrößen waren gleich. Dann wurde untersucht, wieviel Tüpfel einer Längsreihe des Gefäßes im Durchschnitt den fünfzig Theilstrichen des Ocularmikrometers entsprechen. Ich führe als Beispiel die Messungen an Tüpfelgefäßen eines epikotylen Gliedes von *Phaseolus* an:

Ausgewachsene Zone: Es entsprechen den fünfzig Theilstrichen bei

Gefäß 1 im Durchschnitt 34 Tüpfel

" 2 " " 33 "

" 3 " " 32 "

" 4 " " 33 "

" 5 " " 33 "

Streckungszone: den fünfzig Theilstrichen entsprechen bei

Gefäß 1 im Durchschnitt 34 Tüpfel

" 2 " " 33 "

" 3 " " 34 "

" 4 " " 34 "

Diese Angaben beweisen zur Genüge, dass eine irgendwie beträchtliche Verlängerung der Gefäßglieder nach Anlage der Tüpfel nicht mehr stattfindet.

Bei *Cucurbita* beginnt das Dickenwachstum im untersten wachsenden Abschnitt. Die subcambialen Zellen erweitern sich und deuten damit die künftigen Gefäße an. Bei andern Exemplaren liessen sich in diesem Abschnitt schon deutlich Netzverdickungen wahrnehmen. Auch hier war die mittlere Entfernung der Netzleisten dieselbe, wie in der ausgewachsenen Zone. *Vicia sativa* zeigt in den beiden untersten Abschnitten der Streckungszone lebende Tüpfelgefäße, bei denen die Entfernung der Tüpfel von einander derjenigen in den ausgewachsenen Abschnitten gleich ist. Bei *Helianthus* beginnt die Bildung secundärer Gefäße ebenfalls in der Streckungszone; in einem Falle fand ich dort auch plasmafreie Gefäßglieder. Endlich zeigen auch die jüngsten Zweige von *Wistaria* Tüpfelgefäße im wachsenden Internodiumtheil; auch hier ist die Entfernung der Tüpfel constant. Im hypokotylen Glied von *Pinus pinea* werden in der

Streckungszone Hoftüpfeltracheiden ausgebildet. Die Entfernung und Grösse der Hoftüpfel bleibt auch hier im Allgemeinen gleich; doch wird dies nicht die unveränderte Länge der Tracheide beweisen können, da ein Spitzenwachstum nicht ausgeschlossen ist. Messungen der Tracheiden-Längen habe ich nicht ausgeführt.

Es darf somit wohl als feststehend angenommen werden, dass das Dickenwachstum bei den erwähnten Dikotyledonen in der Streckungszone beginnt, dass aber die dabei gebildeten Gefässglieder sich nicht mehr verlängern, sobald die Verdickung der Zellwand begonnen hat.

### III. Allgemeiner Theil.

Als erstes Resultat der vorliegenden Untersuchungen ergab sich das Vorhandensein von Protoplasma in völlig ausgebildeten Tracheen. Damit ist zur Genüge bewiesen, dass das Plasma nicht zur Bildung der Wandverdickung aufgebraucht wird wie Schmitz und Strasburger wollen. Desgleichen geht der Verholungsprocess vor sich, solange die Trachee Plasma führt und ist bei den Gefässen (mit Ausnahme der kurzen Gefässe von baumartigen Liliaceen) der Hauptsache nach beendet, wenn die Durchbrechung der Querwände stattfindet. Strasburger gibt an, dass die Verholung der Coniferenholzzellen der Hauptsache nach nach dem Schwinden des Plasmas geschehe. Bei allen von mir untersuchten Coniferen fand ich das Gegentheil. Wiesner, Krasser, Burgerstein und Hegler kommen bezüglich der Verholung zu Resultaten, die sich zum Theil oder ganz mit den meinigen decken. Die Angaben von Wiesner und Krasser habe ich erwähnt. Burgerstein<sup>1)</sup> erörtert die Frage, ob die Holzsubstanz ein einfaches Spaltungsprodukt der Cellulose ist oder ob nicht chemische Individuen des Zellinhalts auf die Cellulose einwirken und sagt dann, dass er »Verholung niemals an Geweben constatieren konnte, die keinen Zellsaft mehr führen«. Hegler<sup>2)</sup> untersuchte Vegetationsspitzen von *Coleus* mit Phloroglucin und Salzsäure und fand, dass die Verholung der ring- und spiralförmig verdickten Zellen vor sich geht, solange dieselben Plasma führen. Mit zunehmender Verholung bemerkte er eine allmähliche Abnahme des Plasmas. Bei den von mir untersuchten Pflanzen habe ich bis zur Vollendung der Verholung oder bis zum Eintritt der Fusion eine erhebliche Abnahme des protoplasmatischen Inhalts nicht bemerken können; bis dahin müssen also den Tracheen noch Baustoffe von aussen zugeführt werden. Eine Abnahme des Protoplasmas tritt erst ein, wenn Verdickung und Verholung der Zellwand ihr Ende erreicht haben.

Die Frage, in welcher Weise der lebende Inhalt der Tracheen ver-

1) Burgerstein, Untersuchungen über das Vorkommen und die Entstehung des Holzstoffes Sitzungsber. d. Wien. Akad. Bd. 70. pg. 355.

2) Hegler, l. c. pag. 56.

schwinde, kann ich nur mit Vermuthungen beantworten. Es ist mir wahrscheinlich dass derselbe auswandert. Das könnte in der Weise geschehen, dass die Eiweisskörper in lösliche Verbindungen übergeführt werden oder dass das Plasma als solches auf den Wegen der Plasmaverbindungen in benachbarte Zellen wandert. Die letztere Ansicht vertritt Kienitz-Gerloff, der, wie erwähnt, an einem Specialgefäß diese Verbindungen nachweisen konnte; auch Schaaarschmidt<sup>1)</sup> beobachtete dieselben bei Gefäßen. Krabbe<sup>2)</sup> glaubt zwar, dass Plasmaverbindungen bei Zellen, die, wie die Gefäße aufeinander gleiten, nicht vorhanden sein können, da bei Verschiebung der Zellen derartige Verbindungen aufgehoben werden müssten, und Kienitz-Gerloff meint wiederum, dass Gewebearten mit Plasmaverbindungen kein gleitendes Wachstum zeigen können. Man kann sich jedoch sehr wohl denken, dass der beim Gleiten zerstörte Zusammenhang der Protoplasten, wieder hergestellt wird, sobald zwei von den zahlreichen Durchbohrungen wieder auf einander treffen. Auch ist es möglich, dass die Fäden sehr lang werden und auf der Gleitfläche sich erhalten. Die Frage ist also noch offen und es werden neue Untersuchungen anzustellen sein an Elementen, bei denen man gleitendes Wachstum annehmen muss. Dass Verschiebungen der Durchbohrungen vorkommen, scheint die Beobachtung Russows<sup>3)</sup> anzudeuten, der Plasmafäden mit dem intercellularen Plasma in Verbindung stehen sah. Plasmaverbindungen finden sich vielleicht auch in dem Torus der Hoftüpfel. Beobachtet sind sie bisher nur in den Primordiantüpfeln, aber die Anhäufung von Protoplasma auf den ausgebildeten Tüpfeln, das noch andauert, nachdem der Plasmaschlauch verschwunden ist, macht es mir wahrscheinlich, dass das Auswandern durch die Tüpfel stattfindet. Sind dann die von Russow erwähnten Verstopfungen der Kanäle eingetreten, so bleibt das übrige Plasma als Schlauch oder auf den Tüpfeln zurück. Die letzten Reste des lebenden Inhalts, so namentlich die des Zellkerns, an dem ja eine Desorganisation deutlich wahrzunehmen ist, könnten als lösliche Verbindungen mit dem Wasserstrom fortgeführt werden.

Als ich den Beweis führte, dass das Plasma der Tracheen von *Plantago* lebendig sei, erwähnte ich das Vorkommen von Chlorophyllkörnern in den Tracheen von *Malva* und *Plantago*, sowie von Stärkeeinschlüssen in denselben. Die Protoplasten der Gefäße und Tracheiden können also an der Assimilation theilnehmen. Sie nehmen aber auch an der Stoffwanderung Theil. Die in den Gefäßen von *Plantago* oft massenhaft vorkommende Stärke ist wohl kaum allein das Produkt der darin befindlichen Chlorophyllkörner. Sodann fand ich in den Tracheiden von *Larix*, denen die

1) Bot. Jahresbericht 1884 pag. 209.

2) Krabbe, Das gleitende Wachstum. Berlin 1886. pag. 95.

3) Russow, Ueber den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen. Sitzungsab. d. Dorp. Nat. Gesch. 1883. Sep. pag. 20.

Chlorophyllkörnern sicher fehlten, ebenfalls Stärke. Diese Tracheen nehmen eine ähnliche Stellung ein, wie die Faserzellen. Die Faserzellen unterscheiden sich durch nichts als durch den lebenden Inhalt von den Libriformfasern. Sie führen Plasma und können wie die erwähnten Tracheen auch Chlorophyll und Stärke<sup>1)</sup> enthalten. Es sind eben lebend bleibende Libriformfasern, denen man ihres Inhalts wegen einen besondern Namen gab. Sanio sah in Elementen, die er als echte Holzzellen bezeichnete Stärke, Strasburger<sup>2)</sup> fand in diesen später Zellkerne. Nach De Bary<sup>3)</sup> kommen in den von Sanio und Strasburger untersuchten Pflanzen Faserzellen vor. Sind nun die von Strasburger untersuchten Elemente eben diese Faserzellen? Das ist wohl kaum anzunehmen, da er seiner Verwunderung Ausdruck giebt, in echten Holzfasern Stärke und Zellkerne zu finden, und da die Faserzellen und deren Vorkommen in den erwähnten Pflanzen längst bekannt waren. Vielleicht ist dies so zu erklären, dass zwischen echten Libriformfasern einige liegen, die lebendig bleiben; dann würde damit ein Uebergang zu den Faserzellen vorliegen, und zugleich ein Analogon für die lebendig bleibenden Tracheen gegeben sein. Das Vorkommen plasmatischer Reste in Holzfasern mit dicker Wand bei *Viscum*, *Quercus* und *Leguminosen* erwähnt De Bary<sup>4)</sup>. Die Vorkommnisse von Plasma in Bastfasern und im Kork, die ich früher erwähnte, dürften ebenfalls als Analoga gelten.

Es würde jetzt zu untersuchen sein, ob die Fälle, wo das Protoplasma ausnehmend lange oder immer in den Tracheen verweilt, als pathologische aufzufassen sind, oder ob wir es hier mit Vorkommnissen zu thun haben, die für die betreffende Pflanze normale sind. Diese Frage wird sich nur experimentell entscheiden lassen und da ich Versuche nur erst in ungenügender Zahl angestellt habe, so bleibt sie vorläufig controvers. Gegen die Annahme, dass pathologische Erscheinungen vorliegen, scheint die grosse Regelmässigkeit, mit der sich die lebenden Tracheen bei einigen Pflanzen finden, zu sprechen. Vielleicht haben wir es hier mit Anpassungen zu thun, wenn auch die Ursachen nicht immer klar liegen, die zur Anpassung führten. In den Knoten der Grashalme könnten die lebenden Tracheiden beim geotropischen Wachsthum des Knotens, das nach dem Lagern des Grases eintritt, eine besondere Rolle spielen und in den Blattgelenken von *Malva* treten sie vielleicht bei den Bewegungen der Blattstiele in Funktion. Bei *Larix* sah ich Holzparenchym ausser in der Umgebung der Harzkanäle nur als einreihige Grenzschicht des Herbstholzes gegen den nächsten Jahresring. Hier dienen die lebenden Tracheiden möglicherweise als vertikale Verbindung der Markstrahlen, sowie zur

1) De Bary, Anatomie pag. 499.

2) Vergleiche die Angaben im Ueberblick über die Litteratur.

3) l. c. pag. 499.

4) l. c. pag. 498.

Stärkespeicherung. Dasselbe könnte für *Pinus laricio* und *Ginkgo* gelten; auch bei diesen ist das Holzparenchym selten. Bei *Aspidium*, *Plantago* und *Fraxinus* lassen sich allerdings keine Gründe finden, die das Dasein von Protoplasma verständlich machen. *Cuscuta* zeichnet sich durch das Fehlen von Laubblättern aus. Die Transspiration der Pflanze wird infolgedessen gering sein. Bei beschränkter Transpiration braucht aber die Geschwindigkeit des die Pflanze durchfliessenden Wasserstroms ebenfalls nur gering zu sein, und dies kann wiederum zur Folge haben, dass die Tracheen nicht in der Weise zur Entwicklung gelangen, wie bei Dikotylen mit starker Transspiration: Die Perforation der Scheidewände unterbleibt und viele der Tracheenglieder behalten ihren lebenden Inhalt. Diese Ueberlegung veranlasste mich zu versuchen, ob Pflanzen, bei denen unter normalen Umständen die Protoplasten aus den Gefässen auswandern, dieselben behalten, wenn die Transspiration herabgesetzt wird. Ich schnitt bei jungen Pflanzen von *Phaseolus multiflorus* immer die sich entwickelnden Blätter ab. Als ich dann nach einiger Zeit die Pflanzen untersuchte, hatten wohl zahlreiche secundäre Gefässe ihre volle Wandverdickung erhalten, aber die Scheidewände waren nicht durchbrochen und die Plasmakörper der Gefässglieder waren intakt. Da ich diese Versuche bisher nur mit wenigen Exemplaren angestellt habe, so kann ihnen noch keine Beweiskraft zukommen. Ferner ist es nicht ausgeschlossen, dass bei den Versuchsexemplaren nicht die mangelnde Transspiration, sondern pathologische Vorgänge, eingeleitet durch das Abschneiden der Blätter, die normale Entwicklung der Gefässe hinderten. Die Versuche sollen in modificirter Weise fortgesetzt werden.

Es ist noch die Frage zu erledigen: Wie ist es möglich, dass die in der Streckungszone befindlichen secundären Gefässe nicht gedehnt werden? Man kann wohl nur mit der Annahme eines gleitenden Wachstums diese Frage beantworten. Schon längst steht die Thatsache fest, dass gleitendes Wachstum nicht nur bei Thallophyten, sondern auch bei höheren Pflanzen stattfindet. Nachdem schon früher die Vermuthung ausgesprochen war, dass ein Wachstum der Zelle stattfinde, das unabhängig vom Wachstum des Gewebes sei, zeigte Sanio<sup>1)</sup>, dass die Holzzellen von *Pinus silvestris* mit zunehmenden Jahresringen an Grösse zunehmen. Es lässt sich dies nur durch eine Vergrösserung der Cambiumzellen erklären, die, da das Längenwachstum des Stammes abgeschlossen ist, zwischen einander hindurchwachsen müssen. Haberlandt<sup>2)</sup> nimmt ein derartiges Wachstum auch für Bastfasern an. Das Wachstum der Milchzellen ist ebenfalls bekannt. Velten<sup>3)</sup> hält das Dickenwachstum des Gefässes dadurch für möglich, dass

1) Sanio, l. c. Anatomie etc. pag. 118.

2) Haberlandt, Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems. Leipzig 1879.

3) Velten, Ueber die Entwicklung des Cambiums etc. Bot. Zeitung 1875. pag. 828.

die Nachbarzellwände auseinander weichen. Krabbe<sup>1)</sup> hat dieses Eigenwachsthum der Gefässzellen, sowie der Tracheiden, Siebröhren, Bast- und Librifasern in tangentialer und radialer Richtung genauer verfolgt; eine Erklärung für den eigentlichen Vorgang des »Gleitens« giebt er nicht. Während in den bisher bekannt gewordenen Fällen des Gleiten in der Weise vor sich geht, dass die einzelne Zelle in normaler, tangentialer oder radialer Richtung zwischen die Nachbarzellen hineinwächst, muss ich da, wo in der Streckungszone secundäre Gefässe gebildet sind, deren Glieder sich nicht mehr verlängern, annehmen, dass Gewebeschichten auf einander gleiten. Es ist wohl kaum denkbar, dass ausser der Rinde und dem Cambium auch Holzparenchym, primäre Gefässe und Mark noch in Streckung befindlich sein sollten, wenn das Längenwachsthum der secundären Gefässe abgeschlossen ist. Wahrscheinlicher ist es, dass mit der Ausbildung der secundären Gefässe das Wachsthum der innern Gewebeschichten abgeschlossen ist, und dass nur Cambium und Rinde sich noch verlängern. Die Gleitfläche der äussern Gewebepartien auf dem innern Cylinder dürfte in der cambialen oder subcambialen Zone zu suchen sein, doch braucht sie keineswegs glatt begrenzt zu sein. Die Annahme des Gleitens erklärt auch die Thatsache, dass die Querwände der Cambiumzellen gegen die Querwände der secundären Gefässe verschoben erscheinen.

Das erste Auftreten von secundären Gefässen in der unteren Streckungszone gestattet ferner einen Schluss auf die Richtung, in der die Ausbildung secundärer Gefässe erfolgt. Bei ausgewachsenen Pflanzentheilen, namentlich bei Laubhölzern, ist nachgewiesen, dass die Ausbildung secundärer Gefässe in absteigender Folge vor sich geht<sup>2)</sup>. In den von mir untersuchten wachsenden Internodien findet stets der umgekehrte Fall statt: die secundären Gefässe werden in aufsteigender Folge ausgebildet. Im obern Theil der Streckungszone sind nur primäre Gefässe zu finden. Die ersten secundären Gefässe treten im untern Theil der Streckungszone auf. Zu derselben Zeit sind im ausgewachsenen Theile schon mehrere secundäre Gefässe entwickelt.

#### IV. Zusammenfassung der Resultate.

Ich stelle die wichtigsten Resultate der Untersuchungen zusammen:

1. Das Protoplasma der Tracheen wird nicht völlig zur Ausbildung der Wandverdickungen verbraucht, sondern wandert aus oder bleibt in der Trachee zurück.
2. Die Verholzung findet statt, solange die Trachee lebenden Inhalt führt.
3. Es giebt Tracheen, die noch lange Zeit nach ihrer Ausbildung lebendes Protoplasma führen, und solche, bei denen das Leben des Protoplasmas erst mit dem Leben des Pflanzentheiles erlischt.

1) Krabbe, l. c.

2) De Bary, Anatomie pag. 407 ff.



4. Das Protoplasma der Tracheen kann an der Assimilation und Stoffwanderung theilnehmen.
5. Die Protoplasten der einzelnen Gefäßglieder verschmelzen häufig nach Auflösung der Querwände mit einander.
6. Secundäre Gefäße können schon in der Streckungszone ausgebildet werden.
7. Das Längenwachstum eines Internodiums erlischt in bestimmten Fällen nicht gleichzeitig auf allen Punkten eines Querschnitts, sondern in der Weise, dass Rinde und Epidermis noch Wachstum zeigen, wenn die Streckung des Holzes abgeschlossen ist.
8. Die Ausbildung secundärer Gefäße im Internodium, dessen Längenwachstum noch nicht beendet ist, erfolgt akropetal.

### Figurenerklärung.

#### Tafel XI.

Fig. 1. *Aspidium filix mas* Sow. Treppentracheiden mit lebendem Plasma, aus dem unteren Theile der ausgewachsenen Wedelachse. Vergr. 290.

Fig. 2. Desgleichen. Treppentracheiden aus dem mittleren Theil derselben Wedelachse. Vergr. 290.

Fig. 3. *Gingko biloba* S. Radialschnitt. Plasmaführende Tracheiden aus dem zweiten Jahresringe eines siebenjährigen Astes. Vergr. 290.

Fig. 4. *Pinus silvestris* L. Radialschnitt durch einen Theil des letzten Jahresringes. Von *a* an folgen bis zum Cambium noch acht plasmaführende Tracheiden. Ueber die verdickten Stellen bei *b* läuft ein Markstrahl. Vergr. 290.

Fig. 5. *Larix europaea* D. C. Stammholz. Radialschnitt durch die Mitte des letzten Ringes. Die Tüpfelräume sind mit Plasma angefüllt. Bei *a* hängt der Plasmakörper mit dem Plasma der Tüpfel zusammen. Bei *b* sind zwei gegenüberliegende Tüpfel durch einen Plasmastrang verbunden. Vergr. 490.

Fig. 6. Frühlingstracheiden desselben Ringes. Plasma in den Tüpfelräumen. Vergr. 620.

Fig. 7. Desgleichen. Radialschnitt durch die Mitte des vorletzten Jahresringes eines fünfjährigen Astes. Vergr. 490.

Fig. 8. *Hordeum vulgare* L. Tracheiden aus einem Knoten. Vergr. 757.

#### Tafel XII.

Fig. 1. *Vicia faba* L. Junges Tüpfelgefäß aus dem ausgewachsenen zweiten Internodium mit kaum sichtbarer Wandverdickung. Die Querwände sind noch nicht durchbohrt. Vergr. 290.

Fig. 2. Ausgebildetes Tüpfelgefäß aus demselben Internodium. Fusion ist eingetreten. Vergr. 290.

Fig. 3—7 zeigen die allmähliche Deformirung der Zellkerne in den Tüpfelgefäßen der Wurzel von *Vicia faba*. Vergr. 290. Fig. 3. Tüpfelgefäß mit ausgebildeter Wandverdickung, ohne Perforation. Die Zellkerne zeigen normale Größe. Fig. 4. Fusion ist eingetreten. Die dünnen Plasmahäutchen haben sich nur stellenweise von der Wand abgehoben. Die Zellkerne schwellen an. Fig. 5. Der Zellkern stellt

eine Hohlkugel dar, deren Wandung äusserst dünn ist. In Fig. 6 ist die Wandung zerrissen und in Fig. 7 ist der Kern zum unregelmässigen Klümpchen zusammengesunken.

Fig. 8. *Fraxinus excelsior* L. Tüpfelgefässe aus dem letzten Jahresringe eines im Winter geschnittenen Stammes. Die Protoplasten sind verschmolzen. Vergr. 155.

Fig. 9. *Cuscuta europaea* L. Tüpfel- und Leitertracheiden aus einem ausgewachsenen Stengelstück, zum Theil mit lebendem Inhalt. Vergr. 412.

Fig. 10. Desgleichen. Ring- und spiralförmig verdickte Tracheidenreihe aus einem ausgewachsenen Stengelstück, mit lebendem Plasma. Vergr. 290.

Fig. 11. *Plantago major* L. Tüpfelgefäss mit Plasma aus dem Blattstiel. Vergr. 290.

Fig. 12—14. *Cucurbita melanosperma* A. Br. Hypokotyles Glied. Fig. 12 zeigt ein Spiralgefäss aus dem untern ausgewachsenen Theile, dessen Plasmakörper sich durch die Perforation hindurch vereinigt haben. Aus demselben Theile liegt in Fig. 13 ein Spiralgefäss vor, dessen dünnes Plasmabäutchen sich nur local von der Wand abgehoben hat. Die Protoplasten sind verschmolzen ebenso, wie in dem angrenzenden Tüpfelgefäss. Fig. 14. Spiralgefäss aus der Streckungszone mit langem durch die Perforation hindurchgehenden Plasmastrang. Vergr. 290.

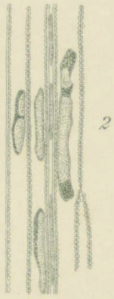
Fig. 15. *Helianthus annuus* L. Tüpfelgefäss aus der ausgewachsenen Zone eines noch in Streckung befindlichen hypokotylen Gliedes. Durch die Perforation hindurch zieht ein feiner Plasmafaden. Vergr. 525.

Die Figuren wurden mit den angegebenen Vergrösserungen gezeichnet und dann auf die Hälfte verkleinert.

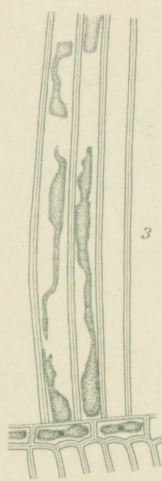




1



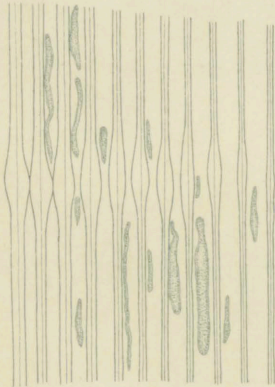
2



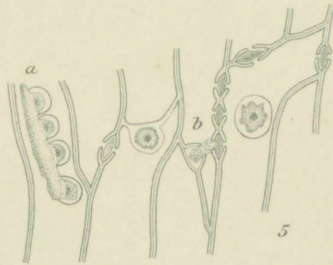
3



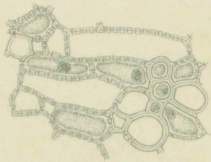
7



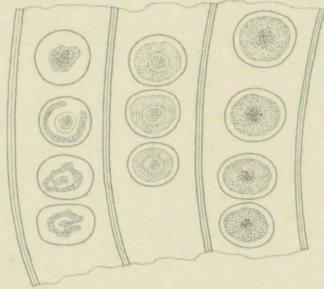
4



5



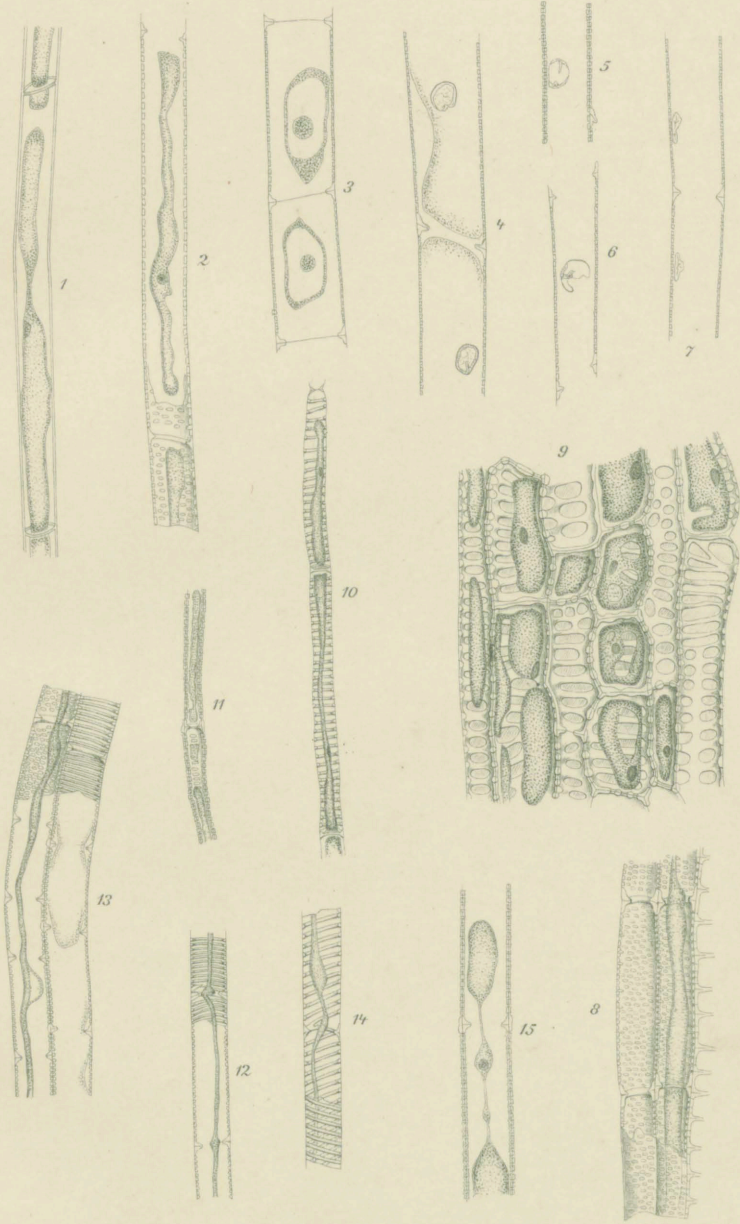
8



6

Th. Lange del.

W.A. Meyn lith.



Th. Lange del.

W.A. Meyn lith.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [74](#)

Autor(en)/Author(s): Lange Theodor

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gefäße und Tracheiden 393-434](#)