

Leitbündelverbindungen im krautigen Dicotylenstengel.

Von

Friedrich Sauerbrei aus Gotha.

Mit 9 Figuren im Text.



Vorbemerkung.

Wenn man die Schemata für den Gefäßbündelverlauf der Dicotylen etwa in NÄGELI¹⁾ klassischen Untersuchungen studiert, so fällt auf, daß bei gewissen Typen die Bündel im Stengel untereinander seitlich zusammenhängen, während bei anderen getrennte Bündelstämme auftreten, zwischen denen ein solcher Zusammenhang fehlt.

Man vergleiche z. B. bei NÄGELI das Schema für *Juniperus communis*, Taf. II, Fig. 5, mit dem für *Iberis amara*, Taf. III, 5; oder im Bonner Lehrbuch (12. Aufl.) den Bündelverlauf von *Clematis* (Fig. 96 = NÄGELI, Taf. XIV, 1) mit dem von *Taxus* (Fig. 95).

Die Fragestellung in vorliegenden Untersuchungen war zunächst die, ob sich unter den Dicotylen gewisse Gruppen ökologischer oder systematischer Art eruieren lassen, die durch Vorhandensein oder Fehlen von Bündelverbindungen im Stengel charakterisiert sind.

Im Laufe der Untersuchung, die auf die krautigen Vertreter beschränkt wurde, trat sehr bald die Tatsache in den Vordergrund, daß die Schemata nur für junge Zustände Geltung haben und daß mannigfache sekundäre Veränderungen auftreten, die den Bündelverlauf modifizieren. Durch diese Veränderungen wird vielfach eine seitliche leitende Verbindung der Gefäßbündel hervor gebracht, und es ergab sich mehr und mehr, daß in dieser seitlichen leitenden Verbindung sämtlicher Stengelbündel eine äußerst weit verbreitete Eigenschaft der späteren Zustände der krautigen Dicotylen vorliegt. Sie wurde bei den weitaus meisten unter-

1) NÄGELI, Das Wachsstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel. Beitr. z. wiss. Bot. 1858, Heft 1.

suchten Arten in mittleren und unteren Stengelteilen innerhalb weniger aufeinanderfolgender Stengelinternodien oder -knoten verwirklicht gefunden. Der näheren Begründung dieses Satzes dienen im wesentlichen die folgenden Ausführungen.

Meine praktischen Untersuchungen führte ich in den drei Sommersemestern 1911, 1912 und 1913 der Hauptsache nach im Botanischen Institut der Universität Jena unter Leitung von Herrn Prof. Dr. STAHL aus. Meinem hochverehrten Lehrer spreche ich auch an dieser Stelle für all sein förderndes Interesse meinen herzlichsten Dank aus. Auch Herrn Garteninspektor RETTIG danke ich für seine stets freundlichst erteilte Auskunft.

I. Einleitung.

Fragestellung.

Im Sproß der Dicotylen unterscheidet man dreierlei Arten von Gefäßbündeln: erstens bloß dem Blatt angehörende, zweitens bloß der Achse angehörende und drittens solche, die aus dem Blatt in den Stengel eintreten und dort abwärts laufen, also beiden Sproßteilen gemeinsam sind. NÄGELI¹⁾ bezeichnet sie als blatt-eigene, stammeigene und gemeinsame Fibrovasalstränge.

Die im Dicotylenstengel zuerst gebildeten Stränge sind (mit ganz verschwindenden Ausnahmen) die unteren Teile gemeinsamer Leitbündel, die im Stengel sich sympodiumartig aneinandersetzen und nach HANSTEIN²⁾ als Blattspurstränge bezeichnet werden.

Die Gesamtheit der zu einem Blatte gehörenden Spurstränge bezeichnet man meist kurz als die Blattspur des betreffenden Blattes. Eigentlich stellen sie nur die innere Blattspur dar, während die äußere durch Rillen am Stengel, herablaufende Flügel usw. verkörpert sein kann. Diese äußere Spur hatte vor HANSTEIN schon KÜTZING (Philos. Botan. II, 1852, p. 130) als Blattspur bezeichnet; es wird jedoch seit HANSTEIN der Ausdruck fast allgemein für die Spurstränge verwendet.

Diese aus dem Blatt in den Stengel eintretenden Stränge steigen durch eine bestimmte Anzahl von Internodien im Stengel

1) NÄGELI, l. c. p. 35.

2) HANSTEIN, J., Über den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dicotylen Holzringes. Pringsh. Jahrb. I, 1858, p. 242.

abwärts und setzen sich dann in der Nachbarschaft eines Knotens an einen anderen Strang an. Die aus den Seitensprossen kommenden Gefäßbündel setzen sich nach ihrem Eintritt in die Hauptachse ebenfalls an bestimmte axiale Bündel an. Nach der Basis des Stengels zu verschmelzen die Bündel mehr und mehr miteinander (in vielen Fällen zu zwei Strängen) und gehen in den axilen Radialstrang der Hauptwurzel über. So stellt das primäre Gefäßbündelgewebe der dicotylen Pflanze ein ununterbrochenes Leitungssystem dar, das von dem Axilstrang der Wurzel ausgehend sich nach den Vegetationspunkten des Sprosses zu mehr und mehr verzweigt, um schließlich mit seinen Ausläufern in den Blättern zu endigen.

Auf dieser Ausbildungsstufe bleibt das Leitbündelsystem des krautigen Dicotylenstengels in einzelnen Fällen stehen, häufig aber folgt nun noch die Bildung stammeigener Bündel nach. Die letzteren verlaufen im Stengel in den primären Markstrahlen¹⁾ zwischen den Spursträngen und werden von DE BARY²⁾ kurz Zwischenstränge genannt.

Sie können bei krautigen Dicotylen in dreierlei Form vorkommen:

1. Sie treten zwischen den primären Bündeln als kleine gesonderte Gefäßbündel auf, die diesen parallel durch das ganze Internodium laufen und sich nur in den Knoten an die primären Bündel mit ihren Enden ansetzen.

2. Es erscheinen im Knoten selbst Bündelverbindungen zwischen den primären Strängen; entweder verbinden sie nur bestimmte Nachbarstränge oder bewirken, im weitesten Ausbildungsgrade, einen vollständigen Anastomosengürtel³⁾ zwischen den axialen Bündeln.

So ist es z. B. eine häufige Erscheinung, daß ein Spurstrang, der ursprünglich nach einer Seite ausbiegend an einen anderen Strang sich ansetzt, später nach der anderen Seite noch einen zweiten Schenkel bildet, welcher mit dem Nachbarstrang verschmilzt und so eine Anastomose zwischen dem Spurstrang und diesem Nachbarstrang darstellt.

3. Es bilden sich im Internodium schräg von einem Spurstrang zum anderen verlaufende, bald steilere, bald weniger steile

1) Von den Fällen, wo im Mark oder in der Rinde stammeigene Stränge auftreten, sehen wir hier ab.

2) DE BARY, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, 1877, p. 470 ff.

3) Vgl. unten p. 197.

Stränge in größerer oder geringerer Zahl; in extremen Fällen stellen sie eine netzartige Verbindung zwischen diesen her¹⁾.

Gewöhnlich treten diese drei besprochenen Fälle nicht rein auf, sondern es kommen Komplikationen vor.

So können die unter 1. genannten parallelen Zwischenstränge mit dem Knotengürtel zusammen erscheinen. Sie setzen sich dann im Knoten an diesen an. Oder sie treten mit den unter 3. genannten schrägen Verbindungen zusammen auf. Diese verlaufen dann teilweise von Spursträngen zu Zwischensträngen, teils verbinden sie, wenn deren mehrere in einem großen Markstrahl erscheinen, die Zwischenstränge unter sich.

Wenn die Zahl der Zwischenbildungen sehr groß wird, so stellen diese gewöhnlich schmale, unduliert-zickzackartig verlaufende Gefäßbündelchen dar, die sich auf kurze Strecken seitlich sowohl untereinander als mit den Spursträngen vereinigen und wieder voneinander trennen, so daß ein engmaschiges Netz entsteht, welches den ganzen primären Markstrahl erfüllt und die Verbindung zwischen den Spursträngen herstellt²⁾.

Wo eine derartige reichliche Zwischenstrangbildung sich findet, fällt sie zeitlich vielfach ungefähr mit dem Auftreten eines geschlossenen Cambiumringes zusammen. Sie nimmt ihren Ausgang von den Rändern der Gefäßbündel und setzt sich durch den ganzen Markstrahl fort. Dieser erscheint dann erfüllt von Gefäßbündelgewebe, welches gewöhnlich von schmalen und nicht sehr hohen Markstrahlen durchsetzt wird und sich histologisch wie der später gebildete Teil der Blattspurstränge verhält.

Wo der Cambiumring kontinuierlich wird, ohne daß durch derartige reichliche Zwischenstränge das Bündelrohr solid³⁾ wird, kann der sekundäre Zuwachs in zwei Formen vor sich gehen, die in ihrem Effekt sich unterscheiden.

Entweder vermehrt das Cambium die Elemente des primären Zentralzylinders durch gleichnamige Elemente, scheidet also im fascicularen Teil Holz- resp. Bastelemente ab, im interfascicularen dagegen nur Markstrahlzellen, führt also zu keiner seitlichen Verbindung der Leitbündel. Oder aber es erzeugt auch im Raume des primären Markstrahles, eventuell anschließend an vorhergebildete einzelne Zwischenstränge, Gefäßbündelelemente,

1) NÄGELI, l. c. p. 36.

2) Vgl. DE BARY, l. c. p. 470 ff.

3) Vgl. unten p. 195 f.

die seitlichen Anschluß an die primären Stränge erfahren und diese untereinander verbinden. In noch anderen Fällen verstärken sich die in den großen Markstrahlen gebildeten, durch das Internodium längsverlaufenden Zwischenstränge durch das Cambiumwachstum in radialer Richtung, ohne seitlichen Anschluß an die Spurstränge zu gewinnen.

Die oben unter 2. aufgeführten Knotenanastomosen gelten nach einer Bemerkung von DE BARY¹⁾ als häufige und weitverbreitete Erscheinung. NÄGELI²⁾ sagt, die nach der Ausbildung der Spurstränge nachfolgenden stammeigenen Stränge seien „anfänglich immer solche, welche zwischen den ursprünglichen (gemeinsamen) Strängen schief verlaufen und dieselben vorzugsweise in tangentialer Richtung zu einem Netz mit langgezogenen Maschen vereinigen“. Doch macht er keine weiteren allgemeinen Ausführungen darüber. Überhaupt scheinen ausführliche Angaben sowohl über die Knoten- wie die Internodialverbindungen der axialen Bündel in der Literatur zu fehlen³⁾. Es wurde deshalb unternommen, eine Anzahl von krautigen Dicotylen auf diese Frage hin neu zu untersuchen.

Es wurde dabei folgende Fragestellung zugrunde gelegt:

1. Wo finden sich im krautigen Dicotylenstengel Leitbündelanastomosen und andere Leitbündelverbindungen?

Als Nebenfragen kamen hinzu:

2. Läßt sich in ihrem Vorkommen eine Beziehung zu systematischen Abteilungen erkennen oder ergeben sich Beziehungen zu ökologischen Gruppen?

3. Ist den Leitbündelverbindungen vorwiegend eine Bedeutung für die Festigung oder für die Leitungsvorgänge in der Pflanze zuzuerkennen?

Um für die Diskussion der letzteren Frage eine Basis zu gewinnen, mußten die mechanischen Verhältnisse der untersuchten Formen berücksichtigt werden.

Vom Studium der gesamten rein systematischen und systematisch-anatomischen Literatur glaubte ich absehen zu dürfen, da meine Fragestellung im wesentlichen eine abweichende ist.

1) L. c. p. 470.

2) L. c. p. 36.

3) Einzelne spezielle Angaben werden an geeigneter Stelle angeführt.

Wo es mir nötig schien, habe ich die letztere herangezogen, im wesentlichen mich auf die zusammenfassenden Werke von ENGLER-PRANTL (Die natürlichen Pflanzenfamilien) und SOLEREDER (Systematische Anatomie der Dicotyledonen 1899 und Nachtrag 1908) gestützt.

Material und Methode.

Für die Entscheidung der angeführten Fragen konnte aus der Fülle der krautigen Dicotylen, selbst der einheimischen, nur ein kleiner Teil der Untersuchung unterworfen werden; vielleicht ist die Zahl der untersuchten Arten viel zu gering, um daraus Schlüsse ziehen zu dürfen. Wenn dies doch geschehen ist, so möge man bedenken, daß jeder empirisch gewonnenen wissenschaftlichen Erkenntnis zunächst nur eine vorläufige Gültigkeit zukommt, bis sie durch eine ausgedehntere Induktion entweder eine Bestätigung oder eine Berichtigung erfährt.

Das verwendete Material entstammt zum größten Teil dem Jenaer botanischen Garten oder der Umgebung von Jena, zum kleineren auch der Umgebung von Gotha.

Die Methode war im allgemeinen folgende. Die Pflanzen wurden solange in Eosinlösung gestellt, bis die Blätter respektive die Blattbündel sich röteten, dann wurde durch Abpräparieren der Rinde das Bündelrohr freigelegt. In manchen Fällen, besonders bei hohlen Stengeln, wurde der Stengel längs aufgeschnitten und von innen her das Bündelrohr untersucht, eventuell das Mark vorher entfernt. Die Präparation erfolgte meist mit Hilfe einer ZEISS'schen binokulären Lupe (dreifach), die Untersuchung teils damit, teils mit einer STEINHEIL'schen Lupe von LEITZ (12fach). Wo diese Methode nicht ausreichte, wurden Serien von sukzessiven Querschnitten mikroskopisch untersucht. In allen Fällen wurden die Querschnitte, wo es nötig erschien, außerdem tangentielle und radiale Längsschnitte mikroskopisch kontrolliert.

Terminologisches.

Zum Schlusse dieser einleitenden Ausführungen sollen noch einige Termini besprochen werden, die zum Teil von mir neu verwendet werden.

Unter den Spursträngen unterscheidet man seit NÄGELI¹⁾ solche, die in ihrem ganzen Verlaufe eigenläufig bleiben und

1) L. c. p. 48.

solche, die sich nach einer gewissen Strecke an andere ansetzen, mit ihnen vereintläufig werden. Die Stränge einer mehrsträngigen Spur wie die sukzessiver Spuren können nebeneinander im Stengel hinabsteigen oder sie können zwischen die Stränge anderer Spuren eintreten, sich mit diesen verschränken; sie heißen danach nebenläufige oder mit anderen verschränktläufige Spuren (NÄGELI).

Der Querschnitt der Achse zeigt gewöhnlich einen Bündelring, welcher den Durchschnitt des in der Achse vorhandenen Bündelrohres¹⁾ darstellt. Verfolgt man einen gemeinsamen Strang von unten nach oben im Stengel bis zu seinem Austritt ins Blatt, so sieht man, daß über der Austrittsstelle im axialen Bündelrohr eine Lücke entsteht, die ich als Bündellücke bezeichnen will; tritt eine mehrsträngige nebenläufige Spur aus, so ist die Lücke größer, ich nenne sie Blattlücke.

Bei den Filicinen wird bekanntlich (vgl. DE BARY, p. 294) als „Blattlücke“ die Öffnung in dem dort aus Bündelmaschen bestehenden Rohr bezeichnet, welche sich unter jeder Blattansatzstelle befindet. Man kann dort wie hier an dem Vorhandensein der Blattlücken im „Bündelrohr“ die Ansatzstellen der Blätter erkennen.

Auch an der Ansatzstelle des Achselsprosses ist häufig eine Lücke im Gefäßbündelrohr der Achse vorhanden, man kann sie als Achsel sproßlücke von der darunterliegenden Blattlücke trennen.

Die ersten seitlich von einer Bündellücke respektive Blattlücke nicht mehr ins Blatt austretenden, sondern im Stengel bleibenden Stränge nenne ich Begrenzungsstränge der Bündel- respektive der Blattlücke. Ebenso nennen wir die im Stengel bleibenden äußeren Nachbarstränge einer mehrsträngigen Spur Begrenzungsstränge der Blattspur. Es sind demnach bei nebenläufigen mehrsträngigen Spuren die Begrenzungsstränge der Spur gleichzeitig Grenzstränge der Blattlücke, während bei mehrsträngigen verschränktläufigen Spuren die Blattspur durch je einen äußeren Grenzstrang der beiden äußeren Bündellücken begrenzt wird.

Wenn die Bündel des Bündelrohres, sei es durch seitliche Verbreiterung, sei es durch Zwischenstrangbildung oder durch die Tätigkeit des Cambiums seitlich miteinander verschmelzen, so spreche ich von einem soliden Bündelrohr. Dieses stellt also

1) Vgl. DE BARY, l. c. p. 294 (für Filicinen) und GERRESHEIM, E., Über den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dicotyledonen. Diss. Marburg 1912, p. 4 (für Blattstiele).

einen soliden Hohlzylinder von Gefäßbündelbau dar, der höchstens von schmalen Markstrahlen durchbrochen wird. Im Extrem fehlen selbst diese.

Unter den Markstrahlen stehen nach der jetzt gewöhnlich angewandten Terminologie im Gegensatz zu den „kleinen“ oder „sekundären“ die „großen“ Markstrahlen. Letztere können mit den primären, zwischen den Spursträngen befindlichen identisch sein oder durch Zwischenstränge abgetrennte Teile von diesen darstellen. Der Deutlichkeit halber bezeichne ich sie als durchgehende Markstrahlen.

Häufig ist der Raum der großen oder durchgehenden Markstrahlen, wenigstens in seinem interxylären Teil, von Libriform oder sklerenchymatischem Parenchym eingenommen. In extremen Fällen wird man dann statt von Markstrahlen besser von den interfazikulären Teilen des Bündelrohres sprechen. Allerdings ist nicht zu vergessen, daß zwischen unverdicktem, unverholztem Markstrahlparenchym einerseits und stark verdicktem und verholztem Sklerenchymgewebe andererseits alle Übergangsstufen vorkommen.

Bei der Besprechung des mechanischen Systems sind unter SCHWENDENERS Bezeichnung Stereom sämtliche spezifisch mechanischen Gewebekomplexe verstanden, also Kollenchym und Sklerenchym; mit letzterem Ausdruck fasse ich die Gewebe zusammen, die sich aus Sklerenchymfasern [Bastfasern¹⁾ und Libriformfasern¹⁾] und Sklerenchymzellen [im Sinne HABERLANDTS²⁾] aufbauen.

Um einigermaßen eine Vorstellung von der relativen Zahl der Bündel in der Achse zu vermitteln, ist in manchen Fällen ihre Entfernung voneinander angegeben. Diese wurde ausgedrückt durch die mittlere Bündelbreite, d. h. das arithmetische Mittel aus der Breite sämtlicher Bündel eines Querschnittes durch die Mitte des Internodiums.

Unter Bündelbreite ist die tangentielle Entfernung der äußersten Xylemelemente an der Grenze des Xylems nach dem Bündelcambium hin verstanden. Dabei ist eine eventuell vorhandene Hartbastscheide nicht mitgerechnet.

GERRESHEIM unterscheidet³⁾ passend lockere Bündelrohre, bei denen die Entfernung der Bündel über Bündelbreite beträgt,

1) Bastfasern außerhalb, Libriformfasern innerhalb des Verdickungsringes.

2) HABERLANDT, G., Physiolog. Pflanzenanatomie, 4. Aufl., p. 147.

3) L. c. p. 4.

und dichte Bündelrohre, bei denen der Zwischenraum die Bündelbreite nicht erreicht.

Vielfach wird eine Bündellücke oder Blattlücke akropetal durch eine Anastomose zwischen den Grenzsträngen abgeschlossen; bei mehrsträngigen Spuren, deren Stränge sich beim Eintritt in die Achse mit Stengelsträngen verschränken, anastomosieren im Knoten häufig auch die zwischen den Spurstämmen hindurchlaufenden Stengelstränge miteinander, so daß eine indirekte Verbindung der Spurgrenzstränge entsteht. Öfter sind jederseits von diesen Grenzsträngen noch ein oder zwei benachbarte Stengelstränge durch Anastomosen angeschlossen. Eine derartige Bildung im Knoten werde ich als partiellen Anastomosengürtel (Knotengürtel) bezeichnen.

In manchen Fällen, besonders wenn die Blattspur vielsträngig ist, reicht der Anastomosengürtel um den ganzen Umfang des Stengels; wir wollen dann von einem vollkommenen oder vollständigen Anastomosengürtel des Knotens sprechen.

An den partiellen oder vollkommenen Gürtel können die in dem betreffenden Knoten in die Achse eintretenden Spurstämme ihrerseits durch Anastomosen angeschlossen sein, doch ist dies gewöhnlich nicht der Fall.

Von den besprochenen Gürtelbildungen, die zwischen den Strängen des axialen Bündelrohres zustande kommen, sind streng die von HANSTEIN¹⁾ zuerst beschriebenen „gürtelförmigen Gefäßstrangverbindungen“ zu unterscheiden. Diese laufen außerhalb des Bündelrohres im Rindenparenchym und stellen Verbindungen der in die Achse eintretenden gemeinsamen Gefäßbündel dar. Sie finden sich besonders bei Pflanzen mit opponierter oder wirteliger Blattstellung.

Im folgenden ist die Darstellung so eingerichtet, daß zunächst im speziellen Teil die untersuchten Arten familienweise besprochen werden, später werden im allgemeinen Teil die daraus resultierenden Ergebnisse diskutiert.

Um bei der Besprechung der Familien überhaupt ein Einteilungsprinzip zu haben, habe ich sie, da sich eine gewisse, wenn auch geringe Beziehung der Bündelverbindungen zu der Blattstellung ergeben hatte, nach dieser in drei Gruppen angeordnet:

1) HANSTEIN, J., Über gürtelförmige Gefäßstrangverbindungen im Stengelknoten dikotyler Gewächse. Abh. Berl. Akad. d. Wiss. 1857.

- A. Familien, deren Vertreter wechselständige Blätter besitzen ;
- B. Familien, deren Vertreter opponierte oder wirtelige Blätter aufweisen ;
- C. Familien, die Vertreter mit wechselständigen und solche mit opponierten resp. wirteligen Blättern zeigen, oder bei deren einzelnen Vertretern die Blattstellung von der wechselständigen zur opponierten resp. wirteligen wechselt.

II. Spezieller Teil.

Die Angaben über die Blattstellung der Familien sind, wo nichts anderes bemerkt ist, dem ENGLER-PRANTLSchen Werke entnommen.

A. Familien, deren (untersuchte) Vertreter wechselständige Blätter besitzen.

Papaveraceen.

Die Papaveraceen sind meist Kräuter und Stauden mit abwechselnden, selten gegenständigen Blättern. Die Fumarioideen sowohl wie die Papaveroideen sind für vorliegende Untersuchungen deshalb besonders interessant, weil ihre Gefäßbündelstränge in der krautigen Achse eines sekundären Zuwachses vollkommen entbehren¹⁾. Erstere sind milchsaftlos, während die Papaveroideen im allgemeinen Milchsaft führen. Von den

a) Fumarioideen

wurden neun Arten untersucht: *Corydalis nobilis* Pers., *Cor. cava* Wahl., *Cor. lutea* DC., *Cor. ochroleuca* Koch, *Cor. glauca* Pursh., *Bicuculla fungosa* Ktze. (= *Adlumia cirrhosa* DC.), *Fumaria officinalis* L., *F. Vaillantii* Loisl. und *Diclytra spectabilis* Borkh.

Die Achse dieser Arten ist unverzweigt (*C. nobilis* u. *cava*) oder verzweigt; bei einigen auch im Knoten gleichmäßig hohl (*Cor. nob.*, *cava*, *glauca*, *Diclytra*), bei den anderen solid (bei *Fum. officinalis* auch öfter hohl). Die Basis der Achselsprosse kann angeschwollen sein (*Cor. lutea*, *ochrol.*, *glauca*), der Stengelknoten zeigt keine Anschwellung.

Die Blattspur ist bei sämtlichen Formen dreisträngig nebenläufig, ihre Stränge sind in der Blattbasis verbunden (*C. glauca*, *lutea*, *ochrol.*, *Fumaria*) oder eine Verbindung liegt weiter distal-

1) Vgl. ENGLER-PRANTL, III, 2, p. 131.

wärts im Blattstiel (*Bicuculla*). Bei *Cor. nobilis* und auch *cava* pflegen sie in der Blattstielbasis unverbunden zu sein, aber kurz unter der Eintrittsstelle in das axiale Bündelrohr finden sich häufig verbindende Anastomosen. Bei *Diclytra* liegen Verbindungen an der Eintrittsstelle ins axiale Rohr oder weiter distalwärts im Blattstiel.

Die mittlere Bündelentfernung beträgt nur bei *Bicuculla* etwas unter Bündelbreite, bei allen übrigen Formen ist das Rohr locker (im Durchschnitt beträgt die Bündelentfernung bei *Cor. nobilis* 3—5 Bündelbreiten, *Cor. lutea* und *ochroleuca* 3—4 Bündelbreiten, *Cor. cava* ca. 3 Bündelbreiten, *Diclytra* und *Fumaria* 2 Bündelbreiten, *Cor. glauca* unter 2 Bündelbreiten)¹⁾.

In bezug auf die Bündelverbindungen scheiden sich die untersuchten *Fumarioideen* in 2 Gruppen.

Die I. Gruppe bilden Formen, welche im Internodium Zwischenstränge und reichlich Leitbündelanastomosen enthalten.

Diese offenbar sekundären Strangbildungen wären eines genaueren entwicklungsgeschichtlichen Studiums wert.

Es gehören hierher die beiden unverzweigten *Corydalis*-Arten, ferner die monopodial gebaute, mit ziemlich kräftigen Seitensprossen versehene *Diclytra* und die ebenfalls monopodiale, stark verzweigte *Cor. glauca*, bei der die Seitensprosse den Hauptsproß übergipfeln können.

Bei *Corydalis nobilis* zeigt der Stengelquerschnitt stärkere und dazwischen sehr feine Stränge, von letzteren gewöhnlich je einen zwischen zwei benachbarten stärkeren Bündeln. Diese feinen Stränge stellen stammeigene Zwischenstränge dar. Sie verlaufen zum Teil zwischen den starken Blattspurbündeln diesen parallel nach unten und entsenden von Zeit zu Zeit eine Anastomose schräg nach der einen oder anderen Seite zum Nachbarbündel hinüber; zum anderen Teil laufen sie direkt, aber stets in mehr oder weniger schräger Richtung von einem der starken Stränge zum anderen hinüber. Ihre Stärke ist etwas verschieden, meist sind sie auch in unteren Internodien ziemlich fein. Sie verbinden sowohl die Stränge der nebenläufigen Blattspur untereinander als auch deren Lateralstränge mit den Nachbarbündeln (vgl. Textfig. 1).

Bei unteren Blättern sind an ihrer Eintrittsstelle ins axiale Bündelrohr die drei Spürstränge ziemlich regelmäßig durch Anasto-

1) Über das mechanische System der *Fumarioideen* und *Papaveroideen* vgl. den allg. Teil.

mosen verbunden, die sich von denen des Internodiums öfter durch etwas größere Stärke unterscheiden.

Die Zahl der Anastomosen ist ziemlich groß. An einem kräftigen Exemplar enthielt das unterste sich über die Erdoberfläche erhebende Internodium (20 cm lang, 7 mm Durchmesser über dem Erdboden) 11 starke Bündel auf dem Querschnitt. Je zwei benachbarte dieser starken Stränge waren zum mindesten zweimal, im Maximum fünfmal miteinander in diesem Internodium durch die Anastomosen verknüpft. Aufeinanderfolgende Anastomosen zwischen den nämlichen Bündeln steigen entweder gleichsinnig oder in entgegengesetztem Sinne zum Nachbarstrang auf (vgl. Textfig. 1). Von unten nach oben nimmt die Zahl der Anastomosen allmählich ab; Knoten und Internodium unterscheiden sich durchaus nicht in bezug auf die Häufigkeit der Anastomosen. Die Internodien verkürzen sich akropetal nicht gleichmäßig.



Textfig. 1. *Corydalis nobilis*. Teil des Bündelrohres mit austretender Blattspur. Darstellung auf der eben gelegten Zylinderfläche. Das mit 2 Kreuzen bezeichnete Bündel ist doppelt gezeichnet. Die starken Stränge stellen Spurbündel, die feinen Zwischenstrangbildungen (vielfach -anastomosen) dar.

Bei einer Pflanze z. B., die fünf Internodien bis zum untersten Blütendeckblatt besaß, betrug die Längen: 19—3,5—5—6—5 cm.

In mittleren und unteren Stengelteilen pflegen die starken Stengelbündel im Raume eines Internodiums sämtlich mindestens einmal miteinander in Verbindung zu stehen, im obersten oder in den beiden obersten Internodien ist meist nur noch ein Teil von ihnen verbunden. In dem erwähnten Beispiel waren im zweitobersten Internodium noch sämtliche, im obersten nicht mehr sämtliche Bündel in Verbindung.

Corydalis cava verhält sich sehr ähnlich wie *nobilis*. Sie besitzt ein sehr kurzes Internodium zwischen zwei langen (z. B. von unten nach oben 11 cm — 2 cm — 12 cm). In den beiden langen Internodien sind die starken Bündel in der Regel sämtlich, zum Teil mehrfach in Verbindung. Im angeführten

Fall z. B. im unteren bis dreifach, im oberen bis fünffach. In dem mittleren kurzen Internodium kann die eine oder andere Verbindung fehlen.

Corydalis glauca weist ebenfalls Internodialanastomosen auf, die zum Teil von schwachen Zwischensträngen zu Spursträngen hinübergehen, zum Teil benachbarte Spurstränge direkt verbinden. Ihre Zahl ist geringer als bei *nobilis*; sie finden sich etwas dichter in der Nähe der Blattansatzstellen. In unteren und mittleren Stengelteilen sind in ein bis drei Internodien sämtliche Stengelbündel in seitlicher Kommunikation.

Akropetal nehmen die Verbindungen an Zahl ab, in oberen Internodien finden sie sich meist in der Nachbarschaft der Blattansatzstellen.

So enthielt ein beliebig herausgegriffenes viertunteres Internodium (5 cm lang, 6 mm Durchmesser) 17 Blattspurstränge, von denen die benachbarten 11mal, zum Teil mehrfach verbunden waren, während 6mal die Verbindungen fehlten.

Sehr zahlreich sind die Zwischenstrangbildungen bei *Diclytra*. Sie treten hier auch zwischen den eintretenden Blattspursträngen auf und gehören dann zum Teil Blattstiel und Achse gemeinsam an. Im Stengel stellen sie häufig sehr steile, eine Strecke mit den Spurbündeln fast parallel verlaufende Anastomosen dar; in anderen Fällen setzen sie sich gabelig an die Spurstränge an und durchziehen dann mit diesen parallel vielfach mehrere Internodien des Stengels, wobei sie ab und zu eine Anastomose nach den beiden benachbarten Strängen entsenden. In unteren Achsen teilen sind dadurch alle Stränge des Stengels innerhalb eines Internodiums, in mittleren innerhalb von ein bis zwei Internodien verbunden. Nach oben zu nehmen die Verbindungen an Zahl allmählich ab, ohne daß sich aber eine Bevorzugung der Knotennähe bemerkbar macht.

An einem 65 cm hohen Exemplar waren im zweituntersten Internodium (19 cm lang, 8,5 mm Durchmesser) mit Zwischensträngen 25 Bündel vorhanden, sie waren im Laufe des Internodiums sämtlich verbunden, meist 3—5mal, im Minimum 2mal, im Maximum 7mal; im nächstoberen Internodium (15 cm, 5,7 mm) waren sämtliche Bündel durchschnittlich 2—3mal, im Minimum 1mal, im Maximum 5mal verbunden.

In die II. Gruppe gehören Formen ohne Anastomosen im Internodium¹⁾: vier Arten mit kräftigen Seitensprossen, die den

1) Zwischenstränge wurden in unteren Teilen von *Cor. lutea* beobachtet.

Hauptsproß vielfach übergipfeln (*Cor. lutea*, unterwärts; *Cor. ochroleuca* und *Fumaria* oberwärts) und mehr oder weniger aus der Richtung drängen können, so daß teilweise eine sympodiale Hauptachse resultiert; ferner eine monopodiale, windende Art mit relativ schwachen Achselsprossen: *Bicuculla*.

Bei *Fumaria officinalis* anastomosieren die drei Stränge der nebenläufigen Blattspur an ihrer Eintrittsstelle in die Achse (oft mehrfach). Die Spurgrenzstränge sind miteinander oberhalb der Blattlücke resp. des Achselsprosses durch eine schräge Anastomose verbunden. Ist ein Achselsproß vorhanden, so ist die Blattlücke nach oben in der Basis des Achselsprosses dadurch abgeschlossen, daß eines seiner Bündel gabelig an die Spurgrenzstränge sich ansetzt. Die übrigen Bündel des Achselsprosses vereinigen sich jederseits mit dem entsprechenden dieser Gabeläste. Eine ringförmige Anastomosenbildung um seine Basis kommt also nicht zustande. Der anodische²⁾ Lateralstrang der Spur wird im zweitunteren Knoten mit seinem (anodischen) Grenzstrang vereintläufig; der vereintläufige Strang bildet den kathodischen Grenzstrang der dort eintretenden Spur; im Internodium unterhalb desselben Knotens, spätestens im nächstunteren Knoten, nimmt der entstehende Strang den Medianstrang desselben Blattes auf. Der kathodische Lateralstrang verschmilzt im Laufe des zweitunteren Internodiums, spätestens im zweitunteren Knoten mit seinem (kathodischen) Grenzstrang; er kann (in unteren Stengelteilen) schon im nächstunteren Knoten mit ihm anastomosieren. Dieser Nachbarstrang stellt den anodischen Grenzstrang der nächstunteren Spur dar. Auf diese Weise sind alle in einem Knoten vorhandenen Bündel (einschließlich der eintretenden Spur) innerhalb dreier aufeinanderfolgender Knoten miteinander in seitlicher Verbindung. *Fumaria Vaillantii* verhält sich analog, nur pflegt auch auf der dem Hauptsproß zugekehrten Seite des Achselsprosses ein diesem angehörender Strang gabelig an die Grenzstränge der Lücke anzusetzen, so daß um die Basis ein Bündelring gebildet wird.

Ähnlich verhalten sich auch die beiden *Corydalis*-Formen. Die lateralen Spurstränge werden abwärts mit ihren Grenzsträngen vereintläufig und der eine der so entstehenden starken Stränge nimmt den Medianstrang auf, der schon in einem höheren Knoten mit seinem Nachbarstrang anastomosieren kann. Über der Blatt-

1) „Anodisch“, „kathodisch“ im Sinne der Blattspirale.

lücke wie oberhalb des Achselsprosses anastomosieren die beiden Spurgrenzstränge, so daß auch hier innerhalb von drei aufeinanderfolgenden Knoten sämtliche Bündel eines Knotens miteinander in seitlicher Verbindung stehen.

Bei *Bicuculla* durchlaufen die Lateralstränge mehrere Internodien, der anodische mindestens zwei, der kathodische zwei bis drei, bis sie mit den Spurgrenzsträngen vereintläufig werden. Mit diesen sind sie manchmal etwa in Knotenhöhe durch kleine schräge Anastomosen verbunden. Der Medianstrang legt sich nach zwei Internodien oder tiefer an den anodisch benachbarten Strang an; ist letzteres der Fall, so kann er im zweitunteren Knoten mit dem anodischen Nachbarstrang anastomosieren. Die Blattlücke ist nach oben durch eine kräftige schräge Verbindung der Grenzstränge abgeschlossen. Durch das Vereintläufigwerden der verschiedenen Spurstränge und die schrägen Verbindungen über der Blattlücke kommt ein maschenartiges Netzwerk starker Stengelstränge zustande, dessen Maschenlänge drei Internodien beträgt; in jeder Masche laufen die drei Spurstränge eine Strecke frei nach unten, bis sie sich dann in der geschilderten Weise seitlich an die starken Stränge anlegen¹⁾. Sämtliche Stengelbündel eines Knotens (mit eintretender Spur) sind so innerhalb von vier aufeinanderfolgenden Knoten miteinander in seitlichem Konnex.

Von den

b) Papaveroideen

wurden sechs Arten untersucht: *Chelidonium maius* L., *Eschscholtzia californica* Cham., *Bocconia microcarpa* hort. Jen., *Glaucium luteum* Scop., *Papaver somniferum* L., *Argemone mexicana* L.

Von diesen besitzt *Eschscholtzia* in oberirdischen²⁾ Teilen keinen Milchsaft, die übrigen führen ihn auch in diesen Organen³⁾.

Sämtliche Formen außer *Argemone* sind verzweigt, bei *Chelidonium* stellt sich der kräftigere Achselsproß eventuell in die Richtung der Hauptachse und setzt sie sympodial scheinbar fort; bei ihm sind die Achselsprosse an ihrer Basis angeschwollen. Die Achse selbst ist hohl bei *Eschscholtzia*, *Bocconia* und *Papaver*;

1) In dieser Weise stellt sich der Bündelverlauf am entwickelten Sproß dar, eine genauere Untersuchung ist geplant.

2) In unterirdischen wohl.

3) ENGLER-PRANTL, III, 2, p. 130 ff.

hohl mit solidem Knoten bei *Chelidonium*; vollkommen solid bei *Argemone* und *Glaucium*. Das mechanische System ist, wenigstens in unteren Teilen, deutlich kräftiger entwickelt als bei den *Fumarioideen*¹⁾.

Die Blattspur besitzt einen oder mehrere Stränge; in letzterem Fall sind diese in der Blattbasis für gewöhnlich durch Anastomosen verbunden.

Eschscholtzia zeigt einsträngige Spur. Oberhalb der Blatt- resp. der Achselsproßblücke kommt durch gabeligen Ansatz eines Stengelbündels eine Verbindung der Grenzstränge zustande. Im Internodium finden sich sehr steil schräg verlaufende Anastomosen zwischen den Bündeln, in oberen Internodien vereinzelt, in basipetaler Richtung zahlreicher werdend. In unteren Knoten ist häufig der Blattspurstrang direkt unterhalb seiner Eintrittsstelle in das axiale Bündelrohr durch schräge Bündelkommissuren an seine Nachbarstränge angeschlossen (vgl. Textfig. 2). Im ganzen sind die Bündelverbindungen in mittleren und unteren Stengelteilen so zahlreich, daß etwa in zwei bis drei aufeinanderfolgenden Internodien und dazwischenliegenden Knoten alle Stengelbündel miteinander in seitlicher Verbindung stehen.



Textfig. 2. *Eschscholtzia californica*, unterer Knoten. Anschluß des austretenden Blattspurstranges (b) an die Spurgrenzstränge.

Chelidonium maius besitzt eine drei-strängig nebenläufige Blattspur, deren Stränge indirekt durch Vermittlung des Achselsprosses miteinander verbunden werden. In dessen Basis sind nämlich seine sämtlichen Bündel durch Anastomosen miteinander und mit den Begrenzungssträngen der Achselsproßblücke ringartig verbunden. Mit dem so gebildeten Ring stehen die Blattspurstränge ihrerseits durch Anastomosen in Verbindung. In unteren Stengelteilen tritt zwischen den Spursträngen jederseits ein Zwischenstrang auf, der Haupt- und Achselsproß gemeinsam anzugehören scheint. Mit diesen Zwischensträngen anastomosieren dann die Blattspurstränge an ihrer Eintrittsstelle. Untereinander sind die Spurstränge durch direkte Commissuren nur in der Blattbasis

1) Vgl. den allgem. Teil.

unterer Blätter verbunden. Durch den genannten Anastomosenring in der Basis des Achselsprosses stehen dessen Grenzstränge indirekt in Verbindung, oberhalb der Achselproßlücke sind diese ein zweites Mal durch gabelig ansetzende Stengelbündel in Verbindung. In unteren Knoten ist seitlich von der Blattansatzstelle meist eine Verbindungsanastomose zwischen dem Begrenzungsstrang des Achselsprosses und dem nächsten Stengelbündel vorhanden, manchmal anastomosiert auch dieses noch mit seinem Nachbarbündel. Es wird so häufig über die Hälfte des Bündelrohres durch die Anastomosenbildung umfaßt. In unteren und mittleren Partien sind durch die partiellen Gürtel sämtliche im Stengel vorhandenen Bündel (eingerechnet die eintretenden Spuren) innerhalb dreier aufeinanderfolgenden Hauptsproßknoten miteinander in seitlicher Kommunikation.

Im Internodium kommen hin und wieder schön ausgebildete schräge Bündelanastomosen vor (vgl. Textfig. 9), doch bleiben sie vereinzelt und es gelingt nicht bei jedem Exemplar, überhaupt solche nachzuweisen.

Bei *Papaver somniferum*, das sich durch ziemlich variable Verhältnisse auszeichnet, ist die Spur gewöhnlich dreisträngig und derart verschränktläufig, daß je ein Stengelstrang zwischen zwei Spurstränge gefaßt wird; manchmal bleiben zwei der Stränge nebenläufig, auch kann sich die Strangzahl dadurch erhöhen, daß anstatt eines Spurbündels zwei (oder mehr) nebenläufige auftreten. Beim Medianstrang wurde beobachtet, daß der in der Blattbasis einheitliche Strang sich in zwei Blattspurstränge auflöst, die entweder getrennt hinabsteigen oder bald wieder verschmelzen. In der Blattbasis sind die Spurstränge gewöhnlich nicht, seltener zum Teil oder alle durch feine Anastomosen verbunden; über den Bündellücken anastomosieren deren Grenzstränge. Es entsteht auf diese Weise ein partieller Knotengürtel mindestens zwischen den Spurgrenzsträngen; er kann (in unteren Knoten) durch Anastomosen jederseits bis zum nächsten oder übernächsten Stengelbündel ausgedehnt werden. Von der eintretenden Blattspur sind in der Regel die Lateralstränge, seltener der Medianstrang ihrerseits durch Bündelanastomosen an den eigenen Knotengürtel angeschlossen. Die Blattstellung folgt der Zweifünftel-Spirale. Dadurch sind stets innerhalb von fünf aufeinanderfolgenden Knoten sämtliche in einem Knoten vorhandenen Bündel (ein-

schließlich eintretender Lateralstränge)¹⁾ seitlich miteinander in Verbindung. Vielfach allerdings ist dies schon in drei aufeinanderfolgenden Knoten der Fall, wenn nämlich der partielle Gürtel sich seitlich in der besprochenen Weise erweitert. Im Internodium finden sich Bündelanastomosen ebenfalls, aber unregelmäßig und ziemlich vereinzelt, mit einiger Sicherheit etwas unterhalb der Blattansatzstelle.

Die drei noch zu besprechenden Formen weisen sämtlich Internodialanastomosen auf, doch sind diese nicht besonders zahlreich. *Argemone* besitzt eine dreisträngig nebenläufige Blattspur, deren Stränge durch steile, ins nächste Internodium hinabreichende Anastomosen verbunden sind. Über der Blatt- resp. Achselsproßlücke anastomosieren deren Grenzstränge. Internodialanastomosen kommen in oberen Teilen vereinzelt vor oder fehlen, in unteren finden sie sich häufiger.

Glaucium luteum und *Bocconia microcarpa* besitzen mehrsträngige (Gl. 3-, B. 7- und mehrsträngige) Spuren, die sich beim Eintritt mit Stengelsträngen so verschränken, daß von diesen je mehrere zwischen zwei benachbarte Spurstränge gefaßt werden. Die Spurstränge selbst sind in der Blattbasis durch schräge oder quere Anastomosen resp. gabelig ansetzende blatteigene Bündel meist sämtlich in Verbindung. Über den Bündellücken pflegen die Grenzstränge miteinander zu anastomosieren, manchmal werden auch zwei dazwischenlaufende Stengelstränge durch eine Anastomose verknüpft, aber ein partieller Gürtel pflegt im allgemeinen nicht zustande zu kommen. Im Internodium finden sich Anastomosen bei *Glaucium* unterhalb der Blattansatzstelle zwischen Stengelsträngen am gewöhnlichsten, auch sonst hin und wieder; bei *Bocconia* bevorzugen sie in höheren Stengelteilen ebenfalls die Nähe der Blattansatzstellen, finden sich sowohl seitlich als unterhalb von diesen, wo sie Stengelstränge unter sich oder solche mit Spursträngen verbinden. In unteren Internodien von *Bocconia* sind sie (fruktifizierende Exemplare) ziemlich häufig; sie verlaufen dort vielfach sehr steil von einem Bündel zum anderen hinüber, durch sie werden dort in etwa drei bis vier aufeinanderfolgenden Stengelinternodien sämtliche Bündel verbunden.

1) Der eintretende Medianstrang ebenfalls, wenn er an seinen Knotengürtel angeschlossen ist. Ist dies nicht der Fall, so wird die Verbindung sämtlicher Bündel erst in 6 Knoten erreicht.

Cruciferen.

Die Cruciferen sind meist Kräuter oder Stauden mit wechselständigen, nur ausnahmsweise opponierten Blättern. Im entwickelten Stengel sind die Xylemteile ihrer Gefäßbündel in den meisten Fällen durch interfaszikulares prosenchymatisches Gewebe in stärkerer oder schwächerer Ausbildung und Verdickung zu einem mechanischen Rohr verbunden¹⁾. Da hierdurch der osmotische Austausch zwischen den leitenden Bahnen stark beeinträchtigt werden muß, war es besonders interessant zu erfahren, ob bei den Cruciferen Bündelverbindungen vorhanden sind oder nicht. Untersucht wurden folgende 12 Arten:

Nasturtium officinale R. Br., *amphibium* R. Br., *Cardamine amara* L., *Conringia orientalis* Andr., *Alliaria officinalis* Andr., *Brassica nigra* Koch, *Napus* L., *Sinapis arvensis* L., *Sisymbrium officinale* Scop., *Lunaria rediviva* L., *Thlaspi arvense* L., *Alyssum saxatile* L. Vergleichsweise wurden noch weitere 5 Arten herangezogen (vgl. unten pag. 211).

Die Achse dieser untersuchten Formen ist monopodial gebaut, verzweigt oder unverzweigt, bei einigen hohl (*Nasturtium*, *Alliaria*, *Brassica nigra*, oft ältere Stengel), bei anderen solid (*Thlaspi*, *Alyssum*, *Sisymbrium*, *Cardamine*, *Sinapis*, *Lunaria*). Weder die Stengelknoten noch die Achselsproßbasis zeigen Anschwellungen.

Die Blattspur kann einsträngig (*Thlaspi*, *Cardamine*, *Alyssum*) oder mehrsträngig sein; in letzterem Fall anastomosieren die (meist 3) Stränge in der Blattstielbasis (*Nasturtium*²⁾, *Brassica*, *Sinapis*, *Lunaria*, *Alliaria*) oder etwas weiter distalwärts in Blattstiel (*Sisymbrium*) oder unterem Teil der Blattspreite (*Conringia*). Das Bündelrohr ist entweder locker (*Nasturtium*, *Alliaria*, *Cardamine*) oder dicht (*Brassica*, *Lunaria*, *Thlaspi*, *Sisymbrium*). Das mechanische System ist im allgemeinen gut entwickelt³⁾.

Über die Bündelverbindungen der Achse ist folgendes zu bemerken:

Nasturtium officinale: Die drei Stränge der Blattspur werden im Laufe des ersten Internodiums vereintläufig. Die

1) SOLEREDER, Syst. Anat. d. Dicotylen, p. 74.

2) Bei *Nasturtium offic.* liegen die Anastomosen schon fast im Bündelrohr der Achse.

3) Vgl. im allgem. Teil.

Spur wird seitlich von zwei kräftigen Strängen begrenzt, welche über der Blattlücke (resp. wenn ein Achselsproß vorhanden ist, über der Achselsproßlücke) miteinander anastomosieren. Die Blattstellung folgt der $\frac{2}{5}$ -spirale. Der kathodische Grenzstrang eines Blattes, welches mit x bezeichnet sei, ist wieder anodischer Grenzstrang des drittunteren Blattes ($x-3$), der anodische wird mit dem verschmolzenen Spurstrang des drittoberen Blattes ($x+3$) im Laufe des nächstunteren Internodiums vereintläufig und der resultierende Strang stellt den kathodischen Grenzstrang des zweitunteren Blattes ($x-2$) dar. Die drei Blattspurstränge sind an der Eintrittsstelle in das Bündelrohr der Achse durch schräge Anastomosen verbunden; die lateralen Stränge anastomosieren außerdem mit den Begrenzungssträngen. Da diese oberhalb des Achselsprosses ebenfalls verbunden sind, entsteht um Blatt- und Achselsproßlücke herum eine ringartige Bündelverbindung, von der aus die beiden Grenzstränge abwärts ziehen. Auf diese Weise sind innerhalb von fünf Knoten sämtliche Bündel der Achse seitlich miteinander im Konnex. In stärkeren Stengeln treten ganz allgemein Zwischenstränge auf, die jedoch keine schrägen Anastomosen zwischen den Stengelbündeln¹⁾ darstellen. Sie gehen von der Querverbindung des Knotens zwischen lateralem Spurstrang und Grenzstrang aus, steigen durch zwei bis drei Internodien hinab und verschmelzen dann etwa in Knotenhöhe mit dem einen ihrer Nachbarstränge. Außerdem findet sich manchmal in Knotenhöhe auf der einen oder anderen Seite eine kleine schräge Anastomose zwischen Blattlückengrenzstrang und einem dort vorbeilaufenden Zwischenstrang.

Mit dem Auftreten des Cambiumringes, der nur in älteren Stengelteilen (besonders der kriechenden Achse) vollständig sich schließt, entstehen weitere Zwischenstrangbildungen; zunächst treten sie als seitliche Verbreiterung der ursprünglichen Bündel auf, später auch in der Mitte der Zwischenräume. Sie stellen im extremsten Ausbildungsgrade, der übrigens keineswegs immer erreicht wird, ein durch den ganzen ursprünglichen Markstrahl reichendes engmaschiges Netz dar und bewerkstelligen so den Schluß zum soliden Bündelrohr. Sie bestehen aus einem Siebteil mit gewöhnlich viel kleinerem Gefäßteil; letzterer wird öfter nur

1) Einzig bei dieser Crucifere fehlen schräge Bündelanastomosen zwischen den Spursträngen im Internodium.

aus einem trachealen Element gebildet und fehlt in manchen Fällen ganz.

Bei *Cardamine amara* liegen die Verhältnisse ähnlich. Die Blätter haben $\frac{2}{5}$ -Stellung. Die einsträngige Blattspur steigt fünf Internodien hinab, biegt über der dort eintretenden seitlich aus und verschmilzt mit einem ihrer Grenzstränge. Oberhalb der Blattlücke sind deren Grenzstränge durch eine gerade oder schräg herüberlaufende Anastomose verbunden. Manchmal sind auch zwei Verbindungen übereinander vorhanden. Die Blattspur selbst steht mit ihren Grenzsträngen an der Eintrittsstelle ins axiale Bündelrohr nicht in Konnex. Der anodische Grenzstrang steht im zweitunteren, der kathodische im drittunteren Knoten mit dem entsprechenden Nachbarstrang oberhalb der dortigen Blattlücke wieder in Anastomosenverbindung. Auf diese Weise sind auch hier innerhalb von fünf aufeinanderfolgenden Knoten sämtliche Stengelbündel eines Knotens außer dem in diesem eintretenden Spurstrang seitlich verbunden. Letzterer findet erst in einem weiteren Knoten (also von seiner Eintrittsstelle im fünftunteren) Anschluß.

In basalen Internodien kommen Anastomosen zwischen den Stengelbündeln hinzu. Sie verlaufen stets schräg, in mehr oder weniger steiler Richtung von einem Bündel zum anderen hinüber. Bei meinen ca. 40 cm langen blühenden Sprossen fand ich sie in den unteren 5—6 cm des Stengels.

Derartige Internodialanastomosen sind für sämtliche übrigen untersuchten Cruciferen charakteristisch.

In ähnlicher Weise wie bei den beiden besprochenen Arten ist bei *Conringia orientalis* der anodische Grenzstrang einer eintretenden Blattspur wieder kathodischer Grenzstrang der zweitunteren, der kathodische ist anodischer Grenzstrang der drittunteren Spur. Diese selbst ist mehrsträngig (bis 9 beobachtet) und nebenläufig, ihre Stränge sind in der Blattbasis unverbunden, etwas weiter distalwärts in der Blattspreite aber gewöhnlich durch schräge Verbindungen im Konnex¹⁾. Sämtliche Stränge eines Knotens (ausschließlich eintretender Spuren) sind so innerhalb von fünf aufeinanderfolgenden Knoten seitlich in Verbindung. Zu diesen Knotenverbindungen kommen noch zahlreiche Internodialanastomosen hinzu, die steiler oder weniger steil die Bündel verbinden, sich öfter über $1\frac{1}{2}$ bis 2 Internodien erstreckend.

1) Die Grenzstränge der Spur anastomosieren über der Blattlücke

Sie sind in mittleren und unteren Stengelteilen recht häufig; durch sie werden die nebenläufigen Spurstränge abwärts von ihrer Eintrittsstelle ins axiale Rohr häufig untereinander oder die lateralen mit ihren Nachbarsträngen verbunden. In zwei willkürlich herausgegriffenen, aufeinanderfolgenden mittleren Internodien von je 3,5 cm Länge fehlten zwischen den 28 stärkeren Bündeln nur dreimal die Verbindungen, 25 mal waren sie (teilweise mehrfach) vorhanden. Durch Knoten- und Internodialanastomosen sind in mittleren und unteren Stengelteilen sämtliche Bündel eines Knotens (einschließlich eintretender Spurstränge) im Raume von zwei bis drei Internodien verbunden.

Thlaspi arvense und *Alyssum saxatile* besitzen einsträngige Blattspuren. Die Blattstellung wurde bei ersterem der $\frac{2}{5}$ -, $\frac{3}{8}$ - oder $\frac{5}{13}$ -Spirale, bei letzterem der $\frac{3}{8}$ -Spirale folgend gefunden. Über den Blattlücken verbindet ziemlich regelmäßig eine schräge Anastomose die Grenzstränge. Im Internodium sind bei *Thlaspi* häufig Bündelanastomosen vorhanden (in blühenden Exemplaren waren durchschnittlich in vier aufeinanderfolgenden der ca. 1,5 cm langen Internodien sämtliche Stengelbündel verbunden); bei *Alyssum* kommen sie in blühenden Sprossen auch vor, können auch in Form von schräg herüber- und hinüberlaufenden Bündelchen auftreten, sind aber zunächst ziemlich vereinzelt und werden erst mit Auftreten des Cambiumzuwachses häufiger (s. unten).

Sinapis arvensis hat $\frac{2}{5}$ -Blattstellung. Die Blattspur ist dreisträngig, je zwischen zwei Stränge wird ein Stengelstrang gefaßt, die drei Stränge anastomosieren in der Blattbasis, öfter ist der eine oder andere von ihnen (gern der mediane) durch mehrere nebenläufige ersetzt, die dann an der Eintrittsstelle in die Achse oder weiter abwärts durch kleine Kommissuren verbunden sind. Achselsprosse sind überall vorhanden. Über den Bündellücken sind in der Regel Anastomosen zwischen den Grenzsträngen vorhanden, ebenso erzeugen sich sympodial aneinandersetzende Stränge über dem Achselsproß eine Verbindung der im Hauptsproß bleibenden Stränge, so daß gewöhnlich ein partieller Gürtel zwischen den Spurgrenzsträngen im Knoten vorhanden ist, ehe das Cambium kontinuierlich wird. Die eintretenden Spurbündel sind an den Gürtel nicht angeschlossen. An der dem Blatt zugewandten Seite des Achselsprosses pflegt um dessen Basis durch zahlreiche Zwischenstränge, die öfter netzartig-wellig ausgebildet sind, die Verbindung geschlossen zu sein.

Der anodische Lateralstrang ist am zweitunteren, der kathodische am drittunteren Gürtel beteiligt, der Medianstrang ist häufig als anodischer Grenzstrang an den drittunteren Gürtel angeschlossen, sodaß allein durch die Knotengürtel, die je etwa ein Drittel des Stengels umfassen, sämtliche Stränge eines Knotens (einschließlich der eintretenden Spurbündel) in vier aufeinanderfolgenden Knoten seitlich in Verbindung stehen. Hierzu kommen zahlreiche Internodialanastomosen, die mit fortschreitendem sekundärem Cambiumwachstum zahlreicher werden (s. unten). Durch die Verbindungen in Knoten und Internodium stehen sämtliche Bündel der Achse in mittleren Stengelteilen eben blühender Pflanzen im Raume von etwa zwei, oft sogar einem Internodium in seitlichem Konnex.

Ähnlich wie *Sinapis* verhalten sich eine Reihe Cruciferen mit $\frac{2}{5}$ -Blattstellung und dreisträngiger verschränkter Spur: *Brassica nigra* und *Napus*, *Lunaria rediviva*, *Nasturtium amphibium*, *Alliaria*, *Sisymbrium officinale*. Von den Spursträngen ist der mediane öfter (z. B. *Brassica*, *Alliaria*) durch mehrere nebenläufige, miteinander an der Eintrittsstelle oder tiefer anastomosierende ersetzt. Über den Blattlücken sind die Grenzstränge durch schräge Kommissuren gewöhnlich verbunden, ebenso können die Grenzstränge des Achselsprosses in Verbindung sein. Es entsteht so auch hier häufig ein partieller Knotengürtel zwischen den Spurgrenzsträngen; außerdem kommen im Internodium mehr oder weniger steile, oft über ein Internodium durchmessende Bündelanastomosen vor, die nach der Basis des Stengels zu an Zahl zunehmen.

Es sind bei diesen Formen, ähnlich wie bei *Sinapis*, durch Knoten- und Internodialverbindungen in mittleren Stengelteilen blühender Exemplare sämtliche Bündel eines Knotens (eintretende Spurstränge eingerechnet) im Raum von höchstens vier Internodien seitlich miteinander im Konnex.

Um die Verbreitung der Internodialanastomosen bei den Cruciferen festzustellen, wurden noch einige Formen vergleichsweise untersucht, sie wiesen sämtlich die Anastomosen auf: *Moricandia arvensis* DC., *Ochtodium aegyptiacum* DC., *Bunias orientalis* L., *Nasturtium palustre* DC., *Erysimum virgatum* Rth.; Nägeli¹⁾ erwähnt die Anastomosen für *Iberis amara* L. und *Lepidium sativum* L.

1) l. c. p. 64 und 65.

In der obigen Darstellung wurde keine scharfe Trennung zwischen den Internodialanastomosen gemacht, die vor, und denen, die nach Schluß des Cambiums zum kontinuierlichen Ring gebildet werden. Es gehen diese beiden Bildungen in der Tat ineinander über. Bei den Arten, deren Cambium gewöhnlich nicht kontinuierlich wird (z. B. *Bunias orientalis*¹⁾ sind im wesentlichen nur die ersteren vorhanden. Bei den meisten Formen entstehen die ersten vor Schluß des Cambiums und wachsen, nachdem dieser eingetreten ist, wie die Spurbündel in die Dicke. Durch die Tätigkeit des Cambiums wird im interfaszikularen Raume zunächst sekundäres Prosenchym²⁾ abgeschieden, bald aber entstehen hier neue Zwischenbündel, die ebenfalls mehr oder weniger steile Anastomosen zwischen den benachbarten Bündeln darstellen. Dieser Zustand kann der endgültige bleiben (*Alliaria*); bei manchen Arten aber wird die Bildung von Gefäßelementen im Xylemteil so häufig, daß in unteren Teilen schließlich ein solides Xylemrohr zustande kommt (*Sisymbrium*, *Lunaria*, *Sinapis*, *Thlaspi* usw.). Sehr schön ist die Einschiebung von gefäßführenden Zwischenbildungen im sekundären Xylem bei *Alyssum saxatile* zu beobachten. Das wasserleitende System besteht in den starken, überwinternden Stengelteilen schließlich aus einem Maschenwerk von Gefäßgruppen, dessen Maschen etwas längs gestreckt sind und dessen Stränge im Laufe eines oder zweier Internodien sämtlich miteinander seitlich in Verbindung stehen.

Wie wir gesehen haben, besteht auch bei den Cruciferen in mittleren und unteren Stengelteilen innerhalb weniger aufeinanderfolgender Knoten oder Internodien eine seitliche Kommunikation sämtlicher Bündel der Achse.

Resedaceen.

Die Blätter der Resedaceen sind durchweg wechselständig angeordnet. Untersucht wurden zwei Arten: *Reseda odorata* L. und *lutea* L.

Die Achse bleibt solid (*odorata*) oder wird hohl (*lutea*), ist verzweigt, Knotenanschwellungen fehlen. Die Blattspuren sind breit einsträngig; auf dem Querschnitt junger Internodien zeigen sie sich schon primär von wenigreihigen durchgehenden Mark-

1) Vgl. DENNERT, Beitr. zur vergl. Anat. d. Laubstengels der Cruciferen. Diss. Marburg 1884, p. 17.

2) Nach DENNERTS Ausdrucksweise.

strahlen durchsetzt. In tangentialer Richtung laufen im Bündel die trachealen Elemente respektive Elementgruppen von Zeit zu Zeit seitlich zusammen, wodurch — was wenigstens den Xylemteil anbelangt — eine Art langmaschiges Netzwerk gebildet wird, durch das die Markstrahlen in ihrer Höhe begrenzt werden. Mit Älterwerden des Stengels werden die Spurstränge durch interfaszikulare Zwischenstränge nach der Seite zu allmählich verbreitert, indem hier im Raume der primären Markstrahlen an den Bündelrändern neue tracheale Elemente entstehen, die ebenso angeordnet sind wie die im Spurstrang ursprünglichen. Sehr frühzeitig schließt sich das Cambium zum kontinuierlichen Ring und beginnt alsbald sekundären Zuwachs abzuschneiden. In seitlichen Laubspossen von *R. odorata* fand ich den Cambiumring z. B. schon im dritten bis vierten gefäßführenden Internodium geschlossen. Die seitliche Verbreiterung der Bündel scheint zum Teil dem Schluß des Cambiumringes unmittelbar voranzugehen und setzt sich auch nachher weiter fort. Infolge des Cambiumwachstums entstehen interfaszikular weitere Zwischenbildungen, dieses Gewebe erhält schließlich einen etwa gleichartigen Bau wie der Zuwachs der Bündel, es besteht aus Bündelgewebe, das durch wenigreihige Markstrahlen durchbrochen wird, mit anderen Worten: das Bündelrohr wird solid. Dieser Zustand ist an blühenden Exemplaren von *odorata* etwa unterhalb des oberen Stengeldrittels ¹⁾, bei *lutea* noch etwas früher erreicht.

Das mechanische System der beiden Reseden besteht im wesentlichen aus dem Xylemrohr ²⁾. Dazu kommen extraphloemale Hartbastgruppen, Kollenchymleisten in den Stengelkanten; Epidermisaußen- und -innenwand sind verdickt und der periphere Teil des Markes etwas sklerotisch.

Reseda Phyteuma, die zur Zeit der Untersuchung schon fruktifizierte, scheint sich in allen Stücken ähnlich zu verhalten.

Die untersuchten Resedaarten zeigen also in mittleren und unteren Stengelteilen ein solides Bündelrohr, das auf seiner ganzen Peripherie von schmalen und ziemlich niedrigen Markstrahlen durchsetzt wird.

1) Im Herbst untersuchte blühende Exemplare zeigten 7—8 cm unter dem Gipfel geschlossenes Rohr.

2) In blühenden Sprossen sind, wo das Xylemrohr nicht solid geworden ist, die interxylären Partien von Sklerenchym erfüllt.

Violaceen.

Die Violaceen besitzen gewöhnlich wechselständige, nur in seltenen Fällen gegenständige Blätter. Untersucht wurden vier Arten der Gattung *Viola*: *V. dactyloides* R. u. S., *gracilis* Sibth. u. Sm., *cornuta* L. und *cornuta* L. var. „*Papilio*“. Diese besitzen hohle Achsen mit soliden Knoten; die Hauptachse trägt relativ schwache Seitensprosse.

Die Bündel des Bündelrohres sind breit und von Anfang an von ein- bis dreireihigen Markstrahlen durchsetzt. Das mechanische System besteht aus der kollenchymatischen Epidermis, mehr oder weniger stark entwickelten extraphloemalen Hartbastschienen, welche die Bündel begleiten, (bei *dactyloides* bilden sie ein 1—3 Zellschichten starkes, hin und wieder unterbrochenes Rohr) und dem durch Xyleme und sklerenchymatisches interxyläres Gewebe gebildeten mechanischen Rohr.

Die drei Blattspurstränge sind im Blattgrund miteinander durch Anastomosen verbunden und treten mit Stengelsträngen verschränkt in die Achse ein. Oberhalb der Bündellücken anastomosieren deren Grenzstränge; zwischen den Spursträngen verschmelzen die von oben herabkommenden Stengelbündel zu je einem einheitlichen Strang, so daß ein partieller Knotengürtel zwischen den äußeren Grenzsträngen der Spur zustande kommt. An diesen können die eintretenden Spurstränge ihrerseits durch kleine Anastomosen angeschlossen sein. So ist es bei *Viola cornuta* die Regel für alle drei Blattspurstränge, bei *gracilis* und *dactyloides* sind öfter einer oder beide Lateralstränge angeschlossen. Am Knotengürtel unbeteiligt sind höchstens drei der herabkommenden Stengelstränge (*cornuta* var. *Papilio*). Es sind dies der mediane und der anodisch-laterale Spurstrang des nächstoberen Blattes, die beide am nächstunteren Knotengürtel wieder beteiligt sind, und das beide trennende Bündel, welches sowohl im nächstoberen wie nächstunteren Knoten am Gürtel teilnimmt. In anderen Fällen ist auch der anodische Lateralstrang (wie in allen der kathodische) schon im nächstunteren Knoten am Gürtel beteiligt, es laufen dann an diesem nächstunteren Gürtel nur zwei Bündel frei vorbei (*V. cornuta* typ. und *gracilis*). Stets sind so sämtliche in einem Knoten vorhandenen Bündel (inklusive eintretender Spurstränge) innerhalb höchstens dreier Knoten in seitlicher Verbindung; bei *cornuta*, bei der die eintretenden Spurstränge am Gürtel teilnehmen, ist dies schon innerhalb zweier

Knoten der Fall. Im Internodium fehlen Bündelanastomosen. Bei *dactyloides* verbreitern sich die Bündel bald nach ihrer Entstehung seitlich und verschmelzen teilweise miteinander. Auf dem Querschnitt findet man in blühenden Exemplaren daher einen Ring von Bündelbau, der an wenigen Stellen unterbrochen ist. Ein vollkommen solides Bündelrohr scheint nicht zustande zu kommen. Bei *cornuta* und *gracilis* verbreitern sich die Bündel kaum und verschmelzen seitlich nicht miteinander. Sekundäres Cambiumwachstum tritt später besonders in unteren Stengelteilen auf, doch scheidet es im Markstrahl gleichnamiges Gewebe ab, so daß dadurch keine seitliche Verbindung der Gefäßbündel hervorgerufen wird.

Papilionaceen.

Bei den Papilionaceen stehen die Blätter, wie bei den Leguminosen überhaupt, wechselständig (selten opponiert oder wirtelig). Untersucht wurden: *Melilotus coerulea* Lm., *Trifolium rubens* L., *Astragalus glycyphyllos* L., *Hedysarum coronarium* L.

Alle untersuchten Arten besitzen (wenigstens oberwärts) Achselsprosse oder blattachselständige Infloreszenzen. Der Stengel ist bei *Melilotus* und *Astragalus* hohl, im Knoten durch Querplatten geschlossen, bei den anderen solid. Die Achsen sind fest gebaut, das mechanische System besteht aus dem von den Xylemteilen der Bündel und frühzeitig sich stark verdickendem und verholzendem interxylärem Gewebe gebildeten mechanischen Rohr, extraphloemalen (bei *Trifolium* und *Hedysarum* sehr kräftigen) Sklerenchymstreifen, und Kollenchymleisten in den Stengelkanten (bei *Trifolium* fehlend).

Die dreisträngige (bei *Hedysarum* in oberen Blättern 3-, in unteren bis 7-strängige) Blattspur tritt mit Stengelbündeln verschränkt in die Achse ein; jederseits umfaßt der Lateralstrang mehrere (meist 3—4) der Stengelstränge. Die Blattspurbündel sind vor ihrem Eintritt in die Achse durch Anastomosen verbunden (bei *Trifolium* liegen diese am distalen Ende des gestreckten Blattgrundes). Im Internodium fehlen wie bei den Violaceen zunächst Bündelverbindungen ganz. Im Knoten findet sich ein partieller Anastomosengürtel zwischen den äußeren Grenzsträngen der Spur. Bei *Trifolium* verlängert sich dieser seitlich durch Anastomosenanschluß der ein bis zwei nächsten Nachbar-

stränge. Durch den partiellen Gürtel sind bei *Hedysarum* nicht ganz die Hälfte der oberhalb des Knotens vorhandenen Stengelstränge verbunden (z. B. 7 von 17), bei *Melilotus* etwas über die Hälfte (z. B. 12 von 21), bei *Astragalus* etwa zwei Drittel (z. B. 10 von 15) und bei *Trifolium* fast sämtliche (z. B. 16 von 17). Doch kommt auch bei dieser Pflanze nie ein vollkommener Gürtel zustande, mindestens ein Stengelbündel (= der mediane Spurstrang des nächstoberen Blattes, zweizeilige Blattstellung) läuft stets am Knoten frei vorbei. Die eintretenden Spurstränge sind bei keiner Art im eigenen Knoten am Gürtel beteiligt; oberhalb des Achselsprosses sind die Grenzstränge der Lücke verbunden. Bei *Trifolium* nimmt der vorbeilaufende Medianstrang des nächsthöheren Blattes am nächstunteren Knoten teil, so daß sämtliche Bündel eines Knotens (die eintretenden Spurstränge mitgerechnet) innerhalb dreier Knoten in seitlicher Verbindung stehen. In ähnlicher Weise sind bei *Astragalus* und *Hedysarum* sämtliche Bündel innerhalb dreier Knoten in seitlichem Konnex. Bei *Melilotus* ist nur ein Teil der an einem Knoten frei vorbeilaufenden Bündel im nächstunteren, der Rest erst im übernächsten Knoten am Gürtel beteiligt, so daß hier innerhalb von 4 Knoten alle Bündel verbunden sind.

Auf älterem Stadium schließt sich das Cambium zu einem soliden Rohr und scheidet neue Elemente ab. Das sekundäre Dickenwachstum ist in unteren Stengelteilen relativ erheblich, beschränkt sich aber im wesentlichen auf das Xylem; Phloemelemente scheinen kaum neu gebildet zu werden. Bei *Trifolium* bleiben die Bündel dabei vollkommen getrennt, interfaszikular wird nur Libriform abgeschieden. Bei den drei übrigen Arten entstehen im Cambium zwischen den ursprünglichen Bündeln neue Gefäßelemente, so daß schließlich im Xylemteil teilweise eine seitliche Verbindung der Bündel zustande kommt. Bei *Astragalus* treten gewöhnlich nur einige der Xyleme in Verbindung, bei *Hedysarum* schon mehrere, und bei *Melilotus* kann in unteren Stengelpartien auf diese Weise ein vollkommen solides Xylemrohr entstehen.

Malvaceen.

Von den Malvaceen wurden fünf Arten mit wechselständigen Blättern untersucht: *Althaea officinalis* L., *Malope grandiflora* F. G. Dietr., *Malva Alcea* L., *Sida Napaea* Cav.

und *Anoda triloba* Cav. Diese Arten besitzen unbedeutende Achselsprosse, nur *Malva* ist kräftiger verzweigt. Der Stengel ist bei dieser und bei *Anoda* solid, bei den übrigen hohl mit solidem Knoten. Das Bündelrohr ist überall als dicht zu bezeichnen.

Das mechanische System der Rinde besteht aus einem unter dem Assimilationsgewebe liegenden mehrschichtigen Kollenchymmantel — auch die Epidermiswände sind öfter verdickt — und extraphloemalen Hartbastschienen. Im sekundären Phloem treten ebenfalls Hartbaststränge auf. Im übrigen ist das Rindenparenchym wie das interphloemale Markstrahlgewebe unverdickt, während der interxyläre Teil des letzteren mehr oder weniger sklerenchymatischen Charakter trägt.

Die drei Stränge der Blattspuren anastomosieren in der Blattbasis; die lateralen fassen zwei bis drei Stengelbündel zwischen sich und den Medianstrang. Bündelanastomosen sind im Knoten selten, über den Bündellücken wurden bei *Malope* und *Anoda* in manchen Fällen Verbindungen aufgefunden, während sie in anderen vermißt wurden; bei den übrigen Formen fehlen sie stets. Die Achselsproßlücke wird bei den genannten beiden Arten nach oben durch eine schwache Anastomose abgeschlossen, bei *Anoda* fehlt diese Verbindung öfter, bei den übrigen immer. Die Spurstränge zeigen sich mit ihren Nachbarsträngen unverbunden. In jüngeren Internodien fehlen seitliche Bündelverbindungen vollkommen.

Schon die primären Bündel sind von schmalen Markstrahlen durchbrochen. Ziemlich frühzeitig schließt sich das Cambium interfazikular zu einem vollständigen Ring und scheidet nach innen und außen im Bündel sekundäres Xylem und Phloem, im Markstrahl zunächst gleichnamiges Gewebe ab. Bald aber entstehen hier innerhalb des sich bildenden sekundären Zuwachses neue Gefäß- und Siebelemente, die schräg aufwärts von einem Nachbarbündel zum anderen laufen. Durch diese Zwischenbildungen treten die benachbarten Bündel seitlich miteinander in Verbindung. Bei *Malope* bleibt die Erscheinung (an fruktifizierenden, 90 cm hohen Exemplaren) auf einzelne Nachbarbündel beschränkt, bei *Anoda* wird in unteren Stengelteilen das Bündelrohr solid, bei *Malva* nimmt im fruchtenden Sproß das solide Rohr etwa die drei unteren Viertel des Stengels ein und bei *Sida* und *Althaea* wurde es an blühenden 1,50 m hohen Exemplaren schon ca. 25 cm unterhalb des Gipfels geschlossen gefunden.

Campanulaceen.

Die Campanulaceen besitzen wechselständige (selten quirlige) Blätter und sind durch den Besitz von gegliederten Milchsaftröhren interessant¹⁾.

Nach den Untersuchungen von HANS SCHMIDT²⁾, die sich allerdings nur auf das Blatt beziehen, kommen gegliederte Milchröhren bei sämtlichen von mir untersuchten Arten vor; nur *Wahlenbergia Roylei* ist von SCHMIDT nicht beschrieben. Bei dieser Pflanze zeigt der reichlich aus Schnittwunden hervortretende Milchsaft den Besitz von Milchröhren an.

Untersucht wurden fünf Arten mit abwechselnden Blättern: *Campanula lactiflora* Bbrst., *C. glomerata* L., *C. rapunculoides* L., *Phyteuma canescens* W. K., *Wahlenbergia Roylei* DC. Diese sind unverzweigt oder schwach verzweigt, nur *Wahlenbergia* zeigt kräftige Seitensprosse. Die Achse ist solid, bei *C. rapunculoides* und *Phyteuma* in älteren Sprossen gewöhnlich hohl. Die Blattspur ist einsträngig. Das mechanische System der Rinde ist schwach: Epidermis und ein bis zwei subepidermale Schichten oder nur letztere sind kollenchymatisch, oder es laufen in den Stengelkanten mehrschichtige Kollenchymrippen (*Phyteuma*). Die Festigung des Stengels übernimmt der Xylemteil des frühzeitig entstehenden soliden Bündelrohres. Die Spurstänge sind schon bei ihrer Anlage sehr breit, verbreitern sich alsbald noch und schließen sich seitlich zusammen. So kommt schon in sehr jungen Stengelteilen ein solides Bündelrohr zustande, bei *C. lactiflora* z. B. in Laubsprossen schon einen bis wenige Zentimeter unter dem Gipfel. Schon die primären Spurstänge sind von wenigreihigen durchgehenden Markstrahlen durchsetzt; dieser Zustand ist auch später noch zu erkennen: das solide Rohr ist durchbrochen von ein- bis achtreihigen, nicht sehr hohen Markstrahlen, die im Xylemteil durch Sklerenchym ausgefüllt werden.

Bei *Campanula rapunculoides* bleiben die Bündel im Gipfelteil der Blütenstandsachse getrennt, d. h. das Bündelrohr wird dort nicht solid. Seine interxylären Partien sind dort durch Sklerenchym erfüllt. Auf diesem Zustand standen an 60 cm hohen Sprossen etwa die obersten 8 cm.

1) SOLEREDER 1899, p. 533f., 1908, p. 191f.; ENGLER-PRANTL IV, 5, p. 41.

2) System. anat. Unters. d. Blattes der Campanuloideen. Diss. Erlangen 1904.

Das Bündelrohr wird nachträglich noch durch sekundäres Cambiumwachstum mehr oder weniger verstärkt.

Auch die zum Vergleich noch herangezogenen Arten: *Jasione montana* L. und *Specularia Speculum* L. verhalten sich in bezug auf das Bündelrohr wie die übrigen untersuchten Formen.

Die Polemoniaceen

sind milchsaftlos, ihre Blätter opponiert oder wechselständig. Die einzige untersuchte Art: *Collomia grandiflora* Dougl., die wie die Campanulaceen wechselständige Blätter besitzt, verhält sich in bezug auf das Bündelrohr ähnlich wie diese. Die Blätter tragen Achselsprosse, die Achse ist solid, Epidermis und eventuell eine subepidermale Schicht sind kollenchymatisch. Außerhalb des Phloemteiles findet sich ein Rohr schwach verdickten Sklerenchyms. Die Blattspur ist einsträngig; in jugendlichen Sprossen findet man ein dichtes Bündelrohr, dessen Bündel breit sind und von ein- bis dreireihigen Markstrahlen durchsetzt werden. Solange die Stränge getrennt sind, lassen sich Anastomosen zwischen ihnen in Knoten und Internodium im allgemeinen nicht nachweisen, nur die Grenzstränge der Blattlücke sind über dieser manchmal durch eine schräge Kommissur verbunden. Auch bei *Collomia* tritt, wenn auch später als bei den Campanulaceen, ein seitliches Zusammenschließen der Bündel zum soliden Rohr ein, welches dann weiter durch das sekundäre Cambiumwachstum, besonders im Xylemteil, kräftig verstärkt wird.

Asperifoliaceen.

Die Asperifoliaceen besitzen fast stets (die untersuchten Arten sämtlich) wechselständige Blätter. Untersucht: *Symphytum asperrimum* Bbrst., *Borrago officinalis* L., *Echium violaceum* L., *Anchusa capensis atrocoerulea* hort. Jen., *Cerinthe maior* L. Alle diese Arten sind verzweigt und zeigen gewöhnlich solide Achsen, nur *Symphytum* und *Borrago* haben hohle Stengel. Das Bündelrohr ist in jugendlichen Stengelteilen bei *Symphytum* locker, bei den übrigen dicht. Das mechanische System besteht im wesentlichen aus den durch sklerenchymatisches Gewebe verbundenen primären Xylemteilen. Die Rinde enthält nur einen meist ziemlich schwachen Kollenchymmantel unter dem Assimilationsgewebe oder schwache Kollenchym-

leisten in den Stengelkanten, außerdem eventuell etwas Kollenchym vor den Phloemen.

Die Blattspur ist meist einsträngig, bei *Symphytum* und *Borrago* dreisträngig-nebenläufig (Spurstränge dann in der Blattbasis miteinander anastomosierend). In jungen Stengelteilen sind die Bündel wohlgetrennt. Auf diesem Stadium fehlen im Knoten und Internodium Bündelverbindungen, nur über der Blatt- respektive der Achselsproßlücke sind die Grenzstränge durch eine schräge Anastomose verknüpft. Die Spurstränge treten an ihrer Eintrittsstelle mit ihren Nachbarsträngen nicht in Verbindung.

Die Anastomose über Blatt- resp. Achselsproßlücke wurde auch bei *Pulmonaria saccharata* Mill., *Anchusa arvensis* Bbrst., *italica* Retz und *sempervirens* L., die auf jungem Stadium verglichen wurden, beobachtet; ebenso fehlten auch dort anderweitige Bündelverbindungen.

Auf späterem Stadium tritt, besonders in unteren Stengelpartien, ein Cambiumwachstum auf und unmittelbar vorher oder mit diesem zusammen eine Zwischenstrangbildung, welche häufig von den Rändern der primären Stränge ihren Ausgang nimmt. Unter Mitwirkung beider Faktoren verschmelzen vielfach die benachbarten Bündel miteinander. Bei *Symphytum* scheint das Cambium nicht kontinuierlich zu werden, das Bündelrohr wird nicht solid. Bei *Borrago* ist es ähnlich, ein solides Bündelrohr findet sich höchstens in den ältesten Stengelteilen. Viel frühzeitiger schließt es sich bei *Cerithe*, bei der an blühenden 1 m hohen Exemplaren das Rohr etwa 50 cm unter dem Gipfel solid war, und noch zeitiger wird dieser Zustand bei *Echium* und *Anchusa capensis* erreicht, bei letzterer z. B. an 0,75 m hohen blühenden Exemplaren ca. 20 cm unter dem Gipfel. Nachdem das Bündelrohr solid geworden ist, wird es meist durch das Cambiumwachstum noch kräftig verstärkt.

Polygonaceen.

Die Polygonaceen sind fast durchweg krautige Gewächse mit spiralig gestellten, seltener opponierten oder wirteligen Blättern. Untersucht wurden sieben Kräuter mit wechselständigen, ochreaten Blättern: *Polygonum Bistorta* L., *P. divaricatum* L., *Fagopyrum esculentum* Moench., *Oxyria elatior* R. Br., *Rumex salicifolius* Weinm., *R. scutatus* L., *R. Patientia* L. Bei *Polygonum Bistorta* ist die Achse unverzweigt, trägt höchstens

unterwärts einen Achselsproß, bei *Rumex Patientia* sind bloß oberwärts blattachselständige Infloreszenzen vorhanden, die übrigen Arten haben regelmäßig (zum Teil recht stark) verzweigte Achsen. Der Stengel ist nur bei *R. salicifolius* lange solid und wird erst in späterem Stadium etwas hohl, bei den anderen Formen ist er schon frühzeitig hohl, im Knoten durch Querplatten geschlossen. Nur bei *Polygonum Bistorta* und *divaricatum* zeigt er oberhalb der Blattansatzstelle eine Anschwellung.

Rumex Patientia besitzt markständige Gefäßbündel, die übrigen Formen zeigen ein einfaches Bündelrohr. Dieses ist bei *Oxyria* und *Fagopyrum* locker (*Oxyria*: Bündelentf. 2—3, Fag. etwa 2 Bündelbreiten), bei den anderen dicht; bei *R. Patientia* stellen die normalen Bündel ebenfalls ein dichtes Rohr dar. Die Achse ist im allgemeinen ziemlich fest gebaut. Das mechanische System besteht aus verschieden verteiltem subepidermalem Kollenchym (Leisten oder Rohr), extraphloemalem Sklerenchym (ebenfalls Schienen oder geschlossener Mantel), inneren Stereombelegen der Bündel (alle Formen außer *Fagopyrum*) und dem Sklerenchym, welches die interfazikulären Partien ganz oder nur zwischen den Xylemen erfüllt.

Die Blattspuren sind mehrsträngig bis vielsträngig, meist von ungerader Strangzahl (niedrigste Zahl bei *Oxyria* (5), höchste bei *Patientia* (23) festgestellt); ihre Stränge anastomosieren im proximalen Teil des Blattgrundes (*P. divaricatum*, *Fagopyrum*, *R. Patientia*) oder erst weiter distalwärts im Blattgrund oder im Blattstiel (*R. salicifolius*, *scutatus*, *P. Bistorta*, *Oxyria*). Bei ihrem Eintritt in die Achse verschränken sich die Spurstränge mit axialen Bündeln so, daß von diesen gewöhnlich mehrere zwischen je zwei Spursträngen bleiben (meist 2—5, bei *P. Bistorta* 1—2). Durch die Internodien laufen die Bündel des Stengels wohlgetrennt, Bündelverbindungen fehlen vollkommen, im Knoten dagegen anastomosieren bei allen Formen außer *R. Patientia* sämtliche benachbarten Bündel miteinander und über den Bündellücken die Grenzstränge, so daß dort ein vollkommener Anastomosengürtel um den Sproß respektive je um Haupt- und Achselsproß zustande kommt. An diesen Gürtel sind die eintretenden Spuren nicht angeschlossen, doch nehmen diese am nächstunteren Knotengürtel teil, so daß alle in einem Knoten vorhandenen Bündel (samt eintretenden Spursträngen) innerhalb zweier aufeinanderfolgender Knoten miteinander in seitlicher Verbindung stehen.

Bei *Rumex Patientia* sind innerhalb des äußeren, normalen, nur etwas unregelmäßigen Bündelrohres noch markständige Bündel vorhanden. Von ihnen läuft meist je eines hinter einem der stärkeren Bündel des äußeren Rohres, in manchen Fällen befindet sich hinter diesem noch ein drittes. Die anomalen Stränge sind mit dem zugehörigen Bündel des normalen Rohres gewöhnlich in eine Sklerenchymplatte eingeschlossen, die ins Mark hinein vorspringt. Durchs Internodium laufen die genannten Bündel parallel, im Knoten anastomosieren die markständigen untereinander und mit ihren zugehörigen normalen Bündeln. Die Stränge der stengelumfassenden Spur verschränken sich mit Stengelbündeln, etwa drei von diesen laufen je zwischen zwei benachbarten Spursträngen; über jeder Bündellücke anastomosieren die Grenz Bündel. Die Spurstränge eines Blattes treffen bei ihrem Abwärtslauf im nächstunteren Knoten auf die Mitte des Zwischenraumes zwischen zwei eintretenden Spursträngen. Es sind auf der Seite der Blattmediane die herabkommenden Spurstränge des nächstoberen Blattes durch Anastomosen an ihre Nachbarbündel angeschlossen, während sie in dem der Blattmediane abgewandten Stengeldrittel frei vorbeilaufen. Wir haben also im Knoten einen partiellen Gürtel von etwa zwei Drittel Stengelumfang auf der Seite der Blattmediane, in dem übrigen Drittel sind nur die Grenzstränge der eintretenden Spurbündel über der Bündellücke verbunden. Da die eintretenden Spurstränge an den Gürtel nicht angeschlossen sind und da die an einem Knoten vorbeilaufenden Stränge am nächstunteren Gürtel teilnehmen, sind bei *R. Patientia* sämtliche in einem Knoten vorhandenen Stränge (einschließlich der eintretenden) innerhalb dreier aufeinanderfolgender Knoten verbunden.

Die im Internodium vorhandene Isolierung der Bündel bleibt bei den untersuchten Polygonaceen im allgemeinen dauernd erhalten; entweder fehlt sekundäres Cambiumwachstum ganz (*Polygon. Bistorta* und *divaricatum*) oder es führt zu keiner seitlichen Verschmelzung der Bündel (*Rumex salicifolius*, *scutatus*; *Patientia*: äußeres Rohr; *Oxyria*). Nur in unteren Internodien kräftiger *Fagopyrum*-Exemplare wird bisweilen das Xylemrohr solid.

Umbelliferen.

Die Umbelliferen besitzen durchweg wechselständige, am Grunde scheidig umfassende Blätter. Untersucht wurden: *Phelandrium aquaticum* L., *Eryngium campestre* L., *Bupleurum falcatum* L., *Berula angustifolia* Koch, *Levisticum*

officinale Koch, *Foeniculum vulgare* Mill., *Siler trilobum* Scop., *Imperatoria Ostruthium* L.

Diese Formen sind sämtlich verzweigt. Entweder tragen alle Blätter Achselsprosse oder diese fehlen den ein bis zwei (bei *Eryngium* bis 6) untersten Blättern. Der Stengel ist bei *Foeniculum* und *Eryngium* solid, bei den übrigen Formen hohl mit solidem Knoten. Das Bündelrohr ist dicht oder locker (bei *Phellandrium* und *Berula* beträgt die Bündelentfernung das Vier- bis Fünffache der Bündelbreite). Das mechanische System ist verschieden kräftig, schwach bei den hygrophytischen Arten, stärker bei den übrigen. Es besteht im wesentlichen aus mehrschichtigen subepidermalen Kollenchymrippen (bei *Bupleurum* bis an die Phloeme heranreichend), extraphloemalen Stereomschienen (kräftig bei *Siler* und *Eryngium*, bei den anderen schwach bis angedeutet), inneren Stereombelegen und den gewöhnlich in ihrem äußeren Teil durch Sklerenchymbrücken seitlich verbundenen Xylemen (bei *Phellandrium* die Brücken sehr schwach oder fehlend, bei *Siler* interfazikuläre Partien auch zwischen den Phloemen und den extraphloemalen Stereombelegen sklerenchymatisch, bei *Berula* sind die Brücken in den untersten Internodien unterbrochen).

Der Blattgrund und die Blattspur umfassen den Stengel unten gewöhnlich ganz (*Bupleurum*: nur zu zwei Dritteln), oben meist nicht mehr vollkommen. Die Spur ist vielsträngig, an unteren Blättern mehrsträngig als an oberen, die Strangzahl ist gewöhnlich eine ungerade (gezählt habe ich bei *Berula* und *Bupleurum* bis 9, *Foeniculum* und *Phellandrium* bis 11, *Eryngium* bis 17, *Levisticum* bis 31, *Imperatoria* bis 35 Spurstränge). Die Stränge treten verschränkt in die Achse ein, wobei gewöhnlich ein, aber auch bis drei Stengelbündel zwischen zwei Spursträngen bleiben. Später können sich auch Zwischenstränge bilden (z. B. *Foeniculum*, *Berula*). Die Spurbündel sind in der Blattbasis unverbunden; durch den Ansatz der Bündel des Achselsprosses kommt eine indirekte Verbindung zustande, die bei allen untersuchten Formen in recht ähnlicher Weise vor sich geht¹⁾. Die Basis des Achselsprosses umfaßt den Stengel etwa soweit wie die Blattbasis. Seine zahlreichen Stränge verbreitern sich nach außen hin und legen sich jederseits zu einem breiten Bündelstrang zusammen, der in der Rinde nach außen läuft und von dem aus

1) Vgl. DE BARY, l. c. p. 321. Dort ist dieser Achselsproßansatz nach C. F. SCHIMPER als „Astkorb“ bezeichnet.

an die äußeren Spurbündel je zwei Ästchen abgegeben werden. Es wird dabei jeder Spurstrang von beiden Seiten her von den Ästchen umfaßt, die abwärts mit ihm verschmelzen. Nach der Blattmedianen zu bleiben gewöhnlich eines oder einige Bündel des Achselsprosses außer Konnex mit den beiden Sammelsträngen. Sie teilen sich gabelig, je ein Strang umfaßt den Medianstrang des Tragblattes respektive dessen Nachbarstränge mit seinen Gabelästchen, die abwärts mit ihm verschmelzen. Auf diese Weise werden häufig jederseits die lateralen Stränge der Spur miteinander verbunden (z. B. von 11 Spursträngen jederseits 5), während der mediane, eventuell auch seine Nachbarstränge gewöhnlich nicht angeschlossen sind.

Durch das Internodium verlaufen die Bündel ohne jede Verbindung. Im unteren Knoten kommt im allgemeinen ein vollkommener (bei *Bupleurum* partieller), in oberen ein partieller Anastomosengürtel zustande, an den die eintretenden Spurstränge angeschlossen sind. Sehr übersichtlich sind die Verhältnisse bei *Phellandrium*. Es bleiben hier 1—3 Stengelstränge zwischen den eintretenden Spursträngen. Diese Stengelstränge anastomosieren, wenn sie in Mehrzahl vorhanden sind, zwischen den Spursträngen miteinander. Jederseits läuft schräg nach unten vom Nachbarstrang eine Anastomose zum eintretenden Spurstrang hinüber. Über dessen Bündellücke können die Nachbarstränge nochmals verbunden sein. Sehr ähnlich verhält sich *Berula*. Bei beiden Pflanzen ist der Gürtel auch in den oberen Knoten vollständig, wo die Blattbasis den Stengel nicht mehr ganz umfaßt. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei den übrigen Arten. Dort kann — ebenfalls unter Teilnahme der eintretenden Spurstränge — in unteren Knoten ein vollkommener, in oberen ein partieller Gürtel zustande kommen. Es wurde aber hier auch öfter beobachtet, daß die eine oder andere Verbindung fehlt und der Gürtel daher unterbrochen erscheint. Doch stehen innerhalb zweier aufeinanderfolgender Gürtel alle in einem Knoten vorhandenen Bündel (einschließlich der eintretenden Spur) seitlich miteinander in Verbindung. Es sind also:

1. bei *Phellandrium* und *Berula* in jedem Knoten sämtliche Bündel in seitlicher Verbindung;

2. bei *Eryngium*, *Levisticum*, *Foeniculum*, *Siler*, *Imperatoria*: in den unteren Teilen eventuell sämtliche Bündel in 1 Knoten, häufiger in den unteren Teilen und stets in oberen innerhalb zweier aufeinanderfolgender Knoten in Verbindung;

3. bei *Bupleurum*: in unteren und oberen Stengelteilen sämtliche Bündel innerhalb zweier aufeinanderfolgender Knoten in Verbindung.

Über einige Umbelliferen liegen ältere Angaben vor. REICHARDT¹⁾ hat einige Formen, teils mit einfachem Bündelrohr (*Heracleum*, *Seseli*, *Pimpinella spec.*), teils mit markständigem Gefäßbündelsystem (*Silauus pratensis* Bess. und *Peucedanum Oreoselinum* Mneh.) näher untersucht. Er stellte fest, daß die Gefäßbündel des Stengels parallel durch das Internodium laufen, ohne zu anastomosieren, daß sie aber im Knoten miteinander in Anastomosenverbindung treten; bei den Formen mit markständigen Bündeln geben „die peripherischen Gefäßbündel Zweige nach innen ab, welche sowohl mit den zentralen als auch untereinander anastomosierend das Knotengeflechte bilden.“

In bezug auf *Silauus pratensis* war schon früher JOCHMANN²⁾ zu einem ähnlichen Resultat wie REICHARDT gekommen.

TSCHERMAK³⁾ konstatierte an *Anthriscus silvestris* nach Aufsteigenlassen von Farblösungen durch Bloßlegen der Gefäßbündel im Knoten „die gürtelförmige Verbindung der meisten, in manchen Fällen auch aller Gefäßbündel untereinander“, d. i. einen partiellen oder vollkommenen Knotengürtel.

Ein späterer seitlicher Zusammenschluß der Bündel im Internodium fehlt vollkommen. Teils wird sekundäres Cambiumwachstum überhaupt nicht beobachtet (*Phellandrium*, *Berula*, teils bleibt es auf die Bündel beschränkt, die Markstrahlzellen folgen durch radiale Streckung (*Siler*, *Imperatoria*); wo das Cambium sich zum kontinuierlichen Rohr schließt und der sekundäre Zuwachs beträchtlicher ist (*Eryngium*, *Bupleurum*, *Levisticum*, *Foeniculum*), bleiben die Bündel seitlich wohlgetrennt, im interfascicularen Teil werden Markstrahlzellen abgeschieden, die in den interxylären Partien gewöhnlich sklerotisieren.

1) H. W. REICHARDT, Über das zentrale Gefäßbündelsystem einiger Umbelliferen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch., Mathem.-Naturw. Klasse, 1856, Bd. XXI, p. 140 u. 149.

2) JOCHMANN, De Umbelliferarum evolutione et structura nonnulla. Diss. Vratislav 1854, p. 10—12.

3) E. TSCHERMAK, Über die Bahnen von Farbstoff- und Salzlösungen in dicotylen Kraut- und Holzgewächsen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch., Mathem.-Naturw. Klasse, 1896, p. 62.

Zusammenfassung der Gruppe A.

Überblicken wir die bis jetzt besprochenen Familien mit wechselständigen Blättern noch einmal kurz, so ergeben sich folgende allgemeine Tatsachen:

1. Es kommen bei ihnen einsträngige, mehrsträngig-nebenläufige und mehrsträngig-verschränkläufige Blattspuren vor. Die Stränge der mehrsträngigen Spuren pflegen in der Blattbasis, d. h. vor ihrem Eintritt ins axiale Bündelrohr miteinander zu anastomosieren. In einigen Fällen sind sie dort unverbunden, dann aber finden sich Verbindungen etwas weiter abwärts im Internodium (*Corydalis nobilis*, cava), weiter distalwärts im Blattgrund, Blattstiel oder dem unteren Teil der Spreite (*Bicuculla*, *Diclytra*, *Conringia*, *Papaver*, *Trifolium*, *Rumex salicifolius* und *scutatus*, *Polygonum Bistorta*, *Oxyria*); oder aber die in der Blattbasis unverbundenen Spurstränge erfahren eine Verbindung durch den Ansatz der Achselsproßbündel (Umbelliferen).

Im eigenen Knoten sind die Spurstränge für gewöhnlich nicht an ihre Nachbarstränge resp. einen dort vorhandenen Anastomosengürtel angeschlossen, doch kommt ein derartiger Anschluß vor: *Eschscholtzia* (untere Spuren), *Papaver* (gew. die Lateralstränge), *Chelidonium*; *Conringia* (seitliche Stränge), *Nasturtium officinale*; hin und wieder sind einzelne Stränge auch bei den anderen *Papaveraceen* und *Cruciferen* angeschlossen, öfter auch die Lateralstränge der *Fumariaceen* der 1. Gruppe; bei *Viola cornuta* sind gewöhnlich alle Stränge, bei den anderen *Viola*-Arten hin und wieder die lateralen, bei den Umbelliferen meist alle Spurstränge angeschlossen.

2. Die Bündel der Achse sind in mittleren und unteren Stengelpartien (blühender Pflanzen) fast überall innerhalb eines gewissen Stengelbruchteiles sämtlich miteinander in seitlicher Verbindung. Bei der Feststellung dieses Bruchteiles gehen wir von einem beliebigen Knoten aus und untersuchen die Größe des Achsenstückes, innerhalb dessen alle in diesem Knoten vorhandenen Bündel miteinander in seitlicher Kommunikation stehen. Die im Ausgangsknoten eintretenden Spurstränge rechnen wir dabei ein.

Es sind so alle Bündel verbunden bei den

- Fumariaceen*: in 1—2 Internodien: *Corydalis cava*, *nobilis*, *Diclytra*;
 1—3 Internodien: *Corydalis glauca*; 3 Knoten: *Fumaria*, *Corydalis ochroleuca* und *lutea*; 4 Knoten: *Bicuculla*.
Papaveraceen: 2—3 Internodien: *Eschscholtzia*; 3 Knoten: *Chelidonium*, *Papaver* (untere Teile); 3—4 Internodien: *Bocconia*;
 5 Knoten: *Papaver* (mittlere und obere Teile).

- Cruciferen: 6 Knoten: Cardamine (obere Teile); 5 Knoten: Nasturtium officinale; 4 Knoten und dazwischenliegende Internodien: Sinapis (obere Teile), mittlere Teile von Brassica, Lunaria, Nast. amphibium, Alliaria, Sisymbrium, Alyssum; 4 Internodien: Thlaspi (mittlere Teile); 2—3 Knoten und zwischenliegende Internodien: Cardamine (untere Teile); 1—2 Internodien: Sinapis (mittlere Teile); 1 Internodium (wenigstens im Xylem): untere Teile der Arten, bei denen das Xylemrohr später solid wird: Sisymbrium, Lunaria, Sinapis, Brassica, Thlaspi, Alyssum u. a.
- Resedaceen: 1 Internodium (mittlere und untere Teile), wenigstens innerhalb des Xylems.
- Violaceen: 2 Knoten: Viola cornuta; 3 Knoten: V. cornuta var. Papilio, V. dactyloides und gracilis.
- Papilionaceen: 3 Knoten: Trifolium, Astragalus, Hedysarum; 4 Knoten: Melilotus; eventuell 1 Internodium: untere Teile von Melilotus.
- Malvaceen: 1 Internodium: untere Teile von Anoda, mittlere und untere von Malva, Sida, Althaea.
- Campanulaceen: 1 Internodium (schon in jungen Teilen).
- Collomia: 1 Internodium (in mittleren und unteren Teilen).
- Asperifoliaceen: 1 Internodium: älteste Teile von Borrage, mittlere und ältere von Cerinthe, Echium, Anchusa.
- Polygonaceen: 3 Knoten: Rumex Patientia; 2 Knoten: übrige Formen.
- Umbelliferen: 1 Knoten: Berula, Phellandrium; 1—2 Knoten: Eryngium, Levisticum, Foeniculum, Siler, Imperatoria; 2 Knoten: Bupleurum.

Den zahlreichen eben angeführten Arten, bei denen die Bündelverbindung in mittleren und unteren Stengelteilen innerhalb weniger aufeinanderfolgender Stengelglieder verwirklicht erscheint, stehen nur sehr wenige gegenüber, bei denen dies nicht der Fall ist, es sind dies folgende: unter den Papaveraceen sind bei Argemone und Glaucium nur wenig zahlreiche Internodialanastomosen vorhanden; unter den Malvaceen finden sich bei Malope und übrigens auch in mittleren Teilen von Anoda nur hin und wieder über den Bündellücken Verbindungen der Grenzstränge; ebenso weisen von den Asperifoliaceen Symphytum und Borrage (mittlere Teile) nur über Bündel- resp. Achselsproßlücken eine Anastomose auf.

3. Die Modi der seitlichen Bündelverbindung sind verschieden. In interessantem Gegensatz stehen die Arten, bei denen die Bündelverbindungen in Form von Anastomosen regellos im Laufe des Internodiums auftreten, zu denen, bei welchen diese auf den Knoten konzentriert werden. Bei gewissen Papaveraceen und Cruciferen sind beide Modi kombiniert. Bei allen Violaceen, Papilionaceen, Polygonaceen und Umbelliferen fehlen Internodial-

anastomosen vollkommen, während in den Knoten charakteristische partielle oder vollständige Anastomosengürtel sich vorfinden. Bei ihnen ist die Lokalisation der Verbindungen auf den Knoten scharf durchgeführt.

Eine derartige Lokalisation im Knoten ist, wie sich im weiteren ergeben wird, weitverbreitet; recht deutlich tritt sie vielfach bei den Pflanzen hervor, deren Achsenknoten mehrere Blätter trägt.

B. Familien, deren (untersuchte) Vertreter opponierte oder wirtelige Blattstellung aufweisen.

Labiaten.

Die Labiaten weisen stets dekussierte oder (seltener) wirtelige Blattstellung auf. Untersucht wurden 8 Arten mit dekussierten Blättern: *Stachys annua* L. und *recta* L., *Teucrium Scorodonia* L., *Scutellaria albida* L., *Lamium album* L. und *purpureum* L., *Salvia Sclarea* L. und *coccinea* L.

Die Sproßachse ist meist verzweigt, hohl mit solidem Knoten (*St. recta*, *Lamium*) oder ganz solid (übrige), vierkantig; die Blätter sind seitenständig; Knotenanschwellungen des Stengels fehlen. Die äußeren Teile der Xyleme sind durch sklerenchymatisches Gewebe miteinander zu einem mechanischen Rohr vereinigt; in den Stengelkanten verlaufen mehr oder weniger kräftige Kollenchymrippen, bei einigen Formen finden sich auch (meist schwache) extraphloemale Stereombelege der Bündel (*Lamium album*, *Salvia*, *Stachys*, *Teucrium*); hin und wieder kommt noch etwas subepidermales Kollenchym vor.

Die Blattspuren sind zweisträngig und nicht verschränkt. Die beiden Stränge vereinigen sich im Blattstiel gewöhnlich zu einem (*Salvia*, *Stachys*, *Teucrium*, *Scutellaria*; nicht bei *Lamium*); im Stengel steigen sie in den Kanten durch zwei (oder mehr) Internodien hinab, bis sie sich an andere Spurstämme ansetzen¹⁾. In jungen Stengelteilen sind daher in jeder Kante zwei oder mehr genäherte Stränge vorhanden. Diese verschmelzen frühzeitig in jeder Kante zu einem breiten Strang, so daß im größten Teil der erwachsenen Pflanze vier starke Kantenbündel vorhanden sind, zwischen denen sich zarte Zwischenstränge in Ein- oder Mehrzahl einstellen. Diese laufen durch das Internodium den

1) Näheres s. bei NÄGELI, l. c. p. 108 (*Stachys angustifolia* und *Satureja variegata*).

Kantensträngen parallel, ohne mit ihnen zu anastomosieren. Im Knoten setzen sie sich gewöhnlich gabelig an die Kantenbündel an. So werden diese überall oberhalb von Blatt respektive Achsel sproß verbunden. Auf den nicht blattragenden Stengelseiten sind ebenfalls die Kantenbündel teils durch Vermittelung dieser Zwischenstränge, teils, wo solche fehlen, durch direkte Anastomosen verknüpft (letzteres öfter bei *Lamium album*). Bei *Teucrium* und *Stachys recta* kann diese Verbindung in oberen Stengelteilen fehlen. Es sind also sämtliche Bündel (abgesehen von den allerjüngsten Stengelteilen) in einem, bei *Teucrium* und *Stachys recta* (obere Stengelteile) in höchstens zwei Knoten in seitlichem Konnex. An den blattragenden Seiten ist die Verbindung durch das Zusammenlaufen der beiden Spurstränge im Blattstiel sogar doppelt. (Bei *Lamium* werden die beiden Spurstränge durch ein gabelig ansetzendes Zwischenbündel des Stengels ebenfalls verbunden.)

Bei sämtlichen untersuchten Formen wird auf späterem Stadium das Cambium kontinuierlich. Der sekundäre Zuwachs ist bei *Lamium* gering, bei den anderen Formen zum Teil recht beträchtlich. Das Cambium scheidet zwischen den Bündeln zunächst Libriformgewebe ab. Bald aber entstehen vielfach außer den vor Schluß des Cambiumringes entstandenen Zwischensträngen interfascicular durch die Cambiumtätigkeit neue Zwischenbildungen, welche im Gefäßteil seitlich miteinander in Beziehung treten können. Es wird so in manchen Fällen (*Scutellaria*, starke Exemplare von *Teucrium*, *Stachys*) das Xylemrohr in den untersten Stengelpartien solid, während in anderen trotz des starken Zuwachses eine seitliche Verbindung der Bündel nur auf den Stengelseiten eintritt, an denen im nächstoberen Knoten Blätter inseriert sind (*Salvia Sclarea*, schwächere Exemplare von *Teucrium* und *Stachys*).

Caryophyllaceen.

Die Caryophyllaceen sind Kräuter (oder Halbsträucher) mit gegenständigen (selten abwechselnden) Blättern. Untersucht wurden von den

a) Sileneen

acht Arten mit dekussierter Blattstellung: *Silene catholica* Ait., *S. viridiflora* L., *Lychnis coronaria* Lk., *Cucubalus baccifer* L., *Gypsophila paniculata* L., *Tunica prolifera* Scop., *Saponaria cerastioides* Fisch., *S. offi-*

cinalis L. Sämtliche Arten sind verzweigt, besitzen zum Teil hohlen Stengel mit solidem Knoten (*Cucubalus*, *S. catholica*, *Tunica*) oder ganz soliden Stengel und zeigen alle über der Blattansatzstelle mehr oder minder kräftige Anschwellung der Achse.

Das mechanische System besteht im wesentlichen aus einem unter dem Assimilationsgewebe liegenden kräftig entwickelten extraphloemalen Sklerenchymrohr; die subepidermale Schicht kann kollenchymatisch sein (*Saponaria officinalis*), vor den Phloemen findet sich öfter ein schwacher Kollenchymbeleg (*Silene*, *Cucubalus*, *Lychnis*, *Saponaria*), seltener ist der äußere Teil des Markes später sklerotisch (*Tunica*, *Silene viridiflora*).

Die Blattspuren sind einsträngig, sie laufen, solange sie seitlich getrennt sind, ohne zu anastomosieren durch das Internodium. Doch zeichnen sie sich alle mehr oder weniger durch die Eigenschaft aus, in die Breite zu wachsen und miteinander seitlich zu verschmelzen. Zuerst tritt die Verschmelzung im Knoten ein, und es pflegt dort frühzeitig ein gewöhnlich vollkommener Bündelgürtel zu entstehen, dessen Zustandekommen eventuell durch kleine Anastomosen unterstützt wird (*Sap. cerastioides*). Die eintretende Blattspur nimmt gewöhnlich an diesem Gürtel teil. In jungen Stengelteilen kann der Gürtel an einer oder der anderen Stelle unterbrochen sein; in mittleren und unteren sind innerhalb höchstens zweier aufeinanderfolgender Knoten die sämtlichen Stengelbündel seitlich miteinander in Verbindung. Auf diesem Zustand bleiben einige Arten im wesentlichen stehen: im Internodium verschmelzen eventuell einzelne benachbarte Bündel, aber es kommt entweder im ganzen Stengel kein solides Rohr zustande (*L. coronaria*) oder höchstens in den untersten Internodien (*Saponaria cerastioides*, *Silene catholica*). Bei *S. viridiflora* und *Cucubalus* tritt das solide Rohr wesentlich eher auf und bei *Saponaria officinalis*, *Gypsophila*, *Tunica* und nach NÄGELI¹⁾ auch bei *Dianthus plumarius* so frühzeitig, daß, abgesehen von den jüngsten Zuständen, das Bündelrohr im ganzen Stengel solid ist. Durchbrechungen durch durchgehende Markstrahlen scheinen diesem soliden Rohr zu fehlen; häufig wird das Cambium kontinuierlich und verstärkt es noch durch sekundären Zuwachs (*Sap. cerastioides*, *Cucubalus*, *Gypsophila*), manchmal ist der Zuwachs recht bedeutend (*Silene viridiflora*, *catholica*, *Saponaria officinalis*).

1) l. c. p. 97.

Ein solides Gefäßbündelrohr findet sich nach CHRIST¹⁾ auch noch in unteren Teilen bei zahlreichen Arten der Gattungen *Silene*, *Lychnis*, *Dianthus*, *Gypsophila*, *Saponaria*, *Velesia*.

b) Alsineen.

Untersucht wurden fünf Kräuter mit dekussierten Blättern und einsträngiger Spur: *Cerastium perfoliatum* L., *C. tomentosum* DC., *Stellaria Holostea* L., *Spergula arvensis* L., *Arenaria serpyllifolia* L. Bei *Spergula* sind die Blätter wegen der in ihren Achseln stehenden gestauchten Zweige scheinbar büschelig angeordnet²⁾. Die einsträngigen Spuren des untersten oder der beiden untersten Blattpaare des Achselssprosses werden bei dieser Art entweder mit der Spur des Tragblattes vereintläufig oder steigen neben dieser im Stengel hinab, so daß die Tragblattspur mehrsträngig-nebenläufig erscheint³⁾.

Der Stengel sämtlicher Formen zeigt eine mehr oder minder starke Knotenschwellung, er ist verzweigt und gewöhnlich solid (*Cerastium perfoliatum* hohl mit solidem Knoten). Das mechanische System ist bei *Stellaria* besonders ausgebildet: Die Epidermis ist stark sklerotisch, in den vier Stengelkanten verlaufen Leisten stark verdickten Sklerenchyms, das subepidermale großzellige Rindengewebe ist ebenfalls sklerenchymatisch; nur ein schmales Rohr von Assimilationsgewebe trennt es von dem extraphloemalen Kollenchymrohr. Die übrigen Arten besitzen ein ähnliches Festigungsrohr unter dem subepidermalen Assimilationsgewebe wie die Sileneen. Bei *Cerastium* kommt noch ein schwaches extraphloemales Kollenchym hinzu.

Bei *Cerastium perfoliatum*, *Spergula* und *Arenaria* bleiben die Bündel im Internodium gut getrennt, im Knoten bildet sich durch seitliche Verbreiterung und kleine Anastomosen ein vollkommener Gürtel aus, an den die eintretenden Spuren gewöhnlich angeschlossen sind. Bei *Cerastium perfoliatum* sind die Basen der Blätter eines Paares verwachsen, im Knoten findet sich bei dieser Pflanze die HANSTEINSche Seitenverbindung⁴⁾ zwischen den

1) CHRIST, Vergleichende Anatomie des Laubstengels der Caryophyllaceen usw. Diss. Marburg 1887.

2) ENGLER-PRANTL III, 1 b, p. 85.

3) Vgl. NÄGELI, l. c. p. 98 f.

4) Vgl. oben p. 195: „Seitenverbindung“ nach HANSTEIN = Gefäßstrangverbindung der (seitlichen) Spurstränge verschiedener Blätter eines Wirtels; „Rückenverbindung“ zwischen den Spursträngen desselben Blattes.

Spursträngen beider Blätter. Bei *Cerastium tomentosum* und *Stellaria Holostea* verbreitern sich die Bündel frühzeitig und bilden auch im Internodium ein solides Rohr.

Während bei den drei übrigen Arten fruktifizierende Exemplare untersucht wurden, kamen bei *Stellaria Holostea* und *Cerastium tomentosum* nur sterile Laubspresse zur Untersuchung. Nach CHRIST (p. 57) ist das Bündelrohr im blühenden Stengel von *Stell. Holostea* nicht solid; vermutlich verhält sich dieser wie *Cerast. perfoliatum*. Ähnlich ist es wahrscheinlich bei *Cerast. tomentosum*, bei dem CHRIST (p. 52) ebenfalls in Basalinternodien blühender Laubstengel (p. 6) getrennte Bündel gefunden hat.

Ein ähnliches rasches Verschmelzen zum soliden Rohr gibt NÄGELI¹⁾ für Frühjahrstrieb von *Alsine laricifolia* Wahl. an, „die noch keine Endblüte angelegt haben“. Analog scheinen sich viele Caryophyllaceen zu verhalten, wenigstens fand CHRIST bei verschiedenen Spezies aus den Gattungen *Cerastium*, *Moenchia*, *Alsine*, *Buffonia*, *Minuartia*, *Moehringia*, *Cherleria*, *Malachium*, *Arenaria*, *Sagina*, ebenso auch bei manchen Paronychieen, *Sclerantheen* und *Portulacaceen* das Gefäßbündelrohr respektive das Xylemrohr in unteren Internodien blühender Sprosse geschlossen.

Rubiaceen.

Die Rubiaceen besitzen fast ausnahmslos dekussierte Blätter mit Nebenblättern. Die sieben untersuchten Formen gehören alle der Abteilung der Galieen an: *Rubia tinctorum* L., *Crucianella stylosa* Trin., *Galium Cruciata* Scop., *G. Molugo* L., *Asperula tinctoria* L., *A. glauca* Bess., *Sherardia arvensis* L.

Die Nebenblätter der Galieen sind beinahe ohne Ausnahme laubig entwickelt²⁾. Sie zeigen den Laubblättern ähnliche Ausbildung, so daß, je nachdem sie frei oder verwachsen sind, verschieden-zählige Blattwirtel entstehen. Nur die eigentlichen Laubblätter enthalten die oberen Teile von Blatt und Achse gemeinsamen Gefäßbündeln. Um den Knoten läuft durch die Rinde ein Anastomosengürtel, an den sich die blatteigenen Stränge der übrigen Wirtelblätter ansetzen³⁾. Die Blattspuren sind einsträngig. Die vierkantige Achse ist gewöhnlich solid, bei *Asperula tinctoria*

1) l. c. p. 97.

2) ENGLER-PRANTL IV, 4, p. 3.

3) Vgl. HANSTEIN, Abhandl. d. Berliner Akad. d. Wiss. 1857 Physikalische Abhandlungen, p. 78 ff.

hohl mit solidem Knoten (schwach hohl öfter bei einigen anderen Formen) und im Knoten etwas angeschwollen. Seitensprosse können vorhanden sein oder fehlen. In bezug auf die Bündelverbindungen verhalten sich alle Formen gleich. Bei *Galium Mollugo* bildet das Procambium vor Ausdifferenzierung des Protoxylems und Protophloems auf dem Querschnitt einen geschlossenen Ring. Bald nach Auftreten der ersten Gefäßbündelstränge (in den vier Stengelkanten) schließt sich das Rohr durch Verbreiterung der Bündel und wird wenige Millimeter unter dem Gipfel (nichtblühender Sprosse) solid. Ebenso bei sämtlichen übrigen untersuchten Formen: *G. Crucjata* z. B. 3 mm, *Rubia* ca. 3 cm unter dem Gipfel. Den frühzeitigen Schluß zum soliden Bündelrohr konstatierte NÄGELI¹⁾ noch an *Galium rubioides* L.; ich fand ihn ferner bei einigen kurz darauf untersuchten Formen: *Vaillantia hispida* L., *Asperula arvensis* L., *A. orientalis* Boiss. u. Hoh. und *A. odorata* L.

Die Funktion der Festigung der Achse übernimmt im wesentlichen das Xylemrohr. In den Stengelkanten laufen Kollenchymleisten, die Epidermis kann kollenchymatisch sein, spezifisch mechanische Elemente fehlen der Rinde fast ganz, vor dem Phloem ist manchmal ein Kollenchymmantel angedeutet (*Asperula*, *Crucianella*, *Galium*).

Durchgehende Markstrahlen scheinen dem Bündelrohr zu fehlen; es kann in unteren Teilen noch durch sekundäres Cambiumwachstum (besonders im Xylemteil) verstärkt werden: *Rubia*, recht kräftig bei *Asperula glauca* und *tinctoria*.

Valerianaceen.

Untersucht wurden: *Centranthus ruber* DC., *C. macrosiphon* Boiss., *Fedia Cornucopiae* Vahl, *Valeriana* Phu L., *Valerianella coronata* DC.

Die Valerianaceen zeichnen sich durch ihre stets dekussiert stehenden Blätter und ihre dichasiale Verzweigung aus, die zum Teil in falsche Dichotomie übergeht²⁾.

Der Stengel meiner Arten ist hohl mit Knotenquerplatten (*C. macrosiphon*, *Fedia*, *Valeriana*) oder solid (*C. ruber*, *Valerianella*), Knotenanschwellungen fehlen. Das mechanische System wird im wesentlichen durch das von Xylemteilen und interxylärem

1) l. c. p. 101.

2) ENGLER-PRANTL IV, 4, p. 172.

Sklerenchym gebildete Festigungsrohr und den mehr oder weniger sklerotischen äußeren Teil des Markes dargestellt. Etwas subepidermales Kollenchym kann hinzukommen, Hartbast fehlt in der Rinde.

Die Blattspur ist mehrsträngig (dreisträngig; bei *Valeriana* bis fünfsträngig), die Spurstränge sind in der Blattbasis verbunden, außerdem ist die Seitenverbindung zwischen den beiden Spuren eines Blattpaares vorhanden¹⁾. Die Blattspurstränge treten mit Stengelsträngen verschränkt in die Achse ein und fassen dabei etwa drei von diesen zwischen sich.

Während im Laufe des Internodiums Bündelverbindungen fehlen, höchstens in unteren Internodien von *Centranthus* und *Valeriana* hin und wieder zwei benachbarte Bündel durch seitliche Verbreiterung miteinander verschmelzen, sind im Knoten gewöhnlich zwei partielle Bündelgürtel vorhanden. Es werden nämlich oberhalb der Bündellücken die Grenzstränge miteinander verbunden und die zwischen zwei Spursträngen hindurchlaufenden Stengelstränge treten miteinander durch seitliche Verbreiterung oder kleine Anastomosen in Verbindung. Zwischen den beiden partiellen Gürteln laufen dann die Medianstränge des nächstoberen Blattpaares frei vorbei. In manchen Fällen jedoch werden auch diese Stränge noch durch kleine Anastomosen angeschlossen, so daß dann ein vollkommener Knotengürtel zustande kommt. Dies ist seltener bei *Fedia* und *Valeriana*, häufiger bei *C. ruber* der Fall und bei *C. macrosiphon* beinahe die Regel. Die eintretenden Blattspurbündel nehmen an dem Gürtel gewöhnlich nicht teil (in unteren Knoten von *C. ruber* und *macrosiphon* können sie durch seitliche Verbreiterung angeschlossen werden). Es sind also bei den untersuchten Valerianaceen, selbst wenn kein Spurstrang angeschlossen ist, sämtliche in einem Knoten vorhandenen Bündel in zwei, höchstens drei aufeinanderfolgenden²⁾ Knoten in seitlicher Verbindung. Dieser Zustand bleibt erhalten, auch wenn das Cambium kontinuierlich wird (*Centranthus*, *Fedia*, *Valeriana*); der sekundäre Zuwachs (bei *Centranthus* und *Fedia* nicht unbedeutend) vermittelt kein Verschmelzen der Bündel zum soliden Rohr.

Geraniaceen.

Die Geraniaceen besitzen gegenständige oder wechselständige Blätter³⁾. Untersucht wurden: *Geranium rotundifolium* L.,

1) Vgl. HANSTEIN, Abh. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1857, p. 84 f.

2) Eventuell Zweigen verschiedener Ordnung angehörenden.

3) SWEET, Geraniaceae, Vol. I, p. VII. London 1820—1822.

pratense L., sanguineum L., Robertianum L., Erodium gruinum Willd.

Da bei allen diesen Arten die Blätter annähernd opponiert stehen und nur in unteren Teilen von *Geranium rotundifolium* abwechselnde Blätter vorkommen, sollen die Geraniaceen an dieser Stelle besprochen werden. Die Opposition der Blätter ist keine genaue, die Blätter eines Paares sind einseitig genähert. Die Verzweigung ist im allgemeinen dichasial, häufig ist der eine Seitensproß gegen den anderen gefördert. (Bei *G. rotundifolium* trägt der Hauptsproß unterwärts einzelnstehende Blätter mit geringen Achselsprossen, dann folgen einige Blattpaare mit geringen, nach oben mit stärkeren Achselsprossen, dann gewöhnlich ein dreizähliger Wirtel mit reduziertem Haupt- und kräftigen Achsel-sprossen, die ihrerseits dichasial verzweigt sein können.) Der Stengel ist bei allen 5 Arten solid, seine Knoten sind ebenso wie die Basis der Achselspresse kräftig angeschwollen (bei *rotundifolium* fehlt im unteren Stengelteil die Achsenanschwellung).

Die Blattspur ist dreisträngig, ihre Stränge sind in der Blattbasis miteinander durch Anastomosen oder gabelig ansetzende blatteigene Zwischenstränge verbunden; sie treten verschränkt in die Achse ein und fassen dabei je eines oder mehrere der axialen Bündel zwischen sich. Auf der Stengelseite, wo die Blätter eines Paares einander genähert sind, verhalten sich deren Spuren verschieden. Entweder verschränken sich auch noch die einander zugekehrten Lateralstränge (*G. pratense*), oder werden vereint-läufig (*sanguineum*, *Robertianum*), oder aber sie bleiben durch einen oder mehrere Stengelstränge getrennt (*G. rotundifolium*, *Erodium*).

Das Bündelrohr ist locker (*pratense*, *Robertianum*) oder dicht (*sanguineum*, *rotundifolium*, *Erodium*). Das mechanische System besteht im wesentlichen aus einem rindenständigen, unter dem Assimilationsgewebe liegenden, geschlossenen Hartbastrohr (bei *Erodium* geschlossen oder unterbrochen), von dem aus an die markständigen Bündel gewöhnlich (bei *Robertianum* nicht) Hartbastleisten heranreichen (teilweise bis in das Phloem hinein: *pratense*, *sanguineum*). Epidermis und eventuell subepidermale Schicht sind kollenchymatisch.

Während im Internodium Bündelverbindungen vollkommen fehlen, zieht sich im Knoten der dichasial verzweigten Arten, wenn ein Hauptsproß vorhanden ist, um diesen herum ein vollkommener Bündelgürtel, an den sich jederseits ein größerer,

ebenfalls vollkommener, um die Basis des Achselsprosses laufender Gürtel anschließt. Wenn der Hauptsproß — wie häufig an der entwickelten Pflanze — fehlt, so schließen sich die Achselsproßgürtel zu einem ∞ förmigen Doppelgürtel zusammen. Die eintretenden Spurstränge sind in manchen Fällen an diesen angeschlossen, gewöhnlich aber frei. (Bei *Erodium* sind in unteren Knoten meist alle drei, in oberen die lateralen Stränge angeschlossen oder dort alle frei; bei *G. pratense* ist in unteren Knoten öfter der eine oder andere Lateralstrang angeschlossen.) Auf dem Querschnitt sind die Bündel nur bei *Erodium* annähernd in einen einfachen Kreis geordnet, bei den übrigen Arten erscheinen die stärkeren Bündel mehr zentral gelagert als die schwächeren; am ausgeprägtesten ist diese Erscheinung bei *G. Robertianum*, wo die Bündel in zwei deutliche Kreise geordnet erscheinen. An den Knotengürteln nehmen die beiden Kreise in gleicher Weise teil.

Bei *G. rotundifolium* liegen die Knotenverhältnisse im oberen dichasialen (respektive trichasialen) Teil der Pflanze analog. Im unteren Teil sind keine vollkommenen Gürtel vorhanden: wo die Blätter einzeln stehen, findet sich ein partieller Knotengürtel zwischen den Grenzsträngen der Spur; wo die Blätter opponiert stehen, schließen sich die beiden entsprechenden partiellen Gürtel auf der Seite, auf der die Blätter einander genähert sind, zusammen (auf dieser befindet sich nur ein Stengelstrang zwischen den beiden Spuren, so daß dieser gleichzeitig Grenzstrang von beiden ist). Es entsteht hier also ein partieller Gürtel, der beide Blätter des Paares umfaßt und an dem auf der stärker entwickelten Stengelseite etwa drei Stengelstränge frei vorbeilaufen. Diese nehmen im nächstunteren Knoten am dortigen partiellen Gürtel teil.

In diesem Falle reichen zur Verbindung sämtlicher in einem Knoten vorhandenen Stränge (einschließlich der eintretenden Spuren) drei Knoten aus, bei einzelnstehenden Blättern würden vier bis fünf dazu nötig sein¹⁾. In oberen Teilen von *rotundifolium* und bei allen übrigen Formen sind die Stränge in zwei aufeinanderfolgenden Knoten (die allerdings meist Sprossen verschiedener Ordnung angehören) sämtlich in seitlichem Konnex; im unteren Teil von *Erodium gruinum* ist dies regelmäßig, in mittleren Teilen dieser Pflanze und unteren von *Geranium pratense* hin und wieder schon in einem Knoten der Fall.

1) Gewöhnlich stehen nur die beiden untersten Blätter einzeln.

Dieser Zustand bleibt dauernd erhalten, denn das Cambium wird nicht kontinuierlich und sekundärer Zuwachs fehlt gänzlich.

Zusammenfassung der Gruppe B.

Von den fünf untersuchten Familien weisen zwei (Caryophyllaceen und Rubiaceen) einsträngige Spuren, eine (Labiaten) zweisträngig-unverschränkte und zwei (Valerianaceen, Geraniaceen) mehrsträngig-verschränkte auf.

Bei den Labiaten laufen die beiden Stränge zum Blattmittelnerven zusammen oder werden durch ein gabelig ansetzendes stammeigenes Zwischenbündel verbunden. Bei Geraniaceen und Valerianaceen anastomosieren die Spurstränge in der Blattbasis, bei letzteren sind die einander zugekehrten Lateralstränge des Blattpaares außerdem durch einen Rindenstrang verbunden; ähnlich auch die Spuren eines Paares bei den Rubiaceen und bei *Thlaspi perfoliatum*.

Auch innerhalb dieser Gruppe ist mindestens für mittlere und untere Stengelteile eine Verbindung sämtlicher Stränge eines Knotens (einschließlich der eintretenden Spurstränge) in wenigen aufeinanderfolgenden Stengelgliedern garantiert.

Bei den

Labiaten: in 1—2 Knoten;

Sileneen und Alsineen: zum Teil in 1—2 Knoten, zum Teil (solides Rohr) in 1 Internodium;

Valerianaceen: in höchstens 3 Knoten, teilweise schon in 2 Knoten;

Rubiaceen: schon in jungen Teilen in 1 Internodium;

Geraniaceen: in 2 aufeinanderfolgenden Knoten, die meist Zweigen verschiedener Ordnung angehören, eventuell schon in einem; bei *Ger. rotundifolium* würde in unteren Teilen, wenn genug einzelstehende Blätter vorhanden wären, die Verbindung in 4 bis 5 Knoten erreicht sein.

Die eintretenden Spurstränge nehmen bei Geraniaceen und Valerianaceen in der Regel nicht an den Knotenverbindungen teil (unter ersteren nur in unteren Partien von *Erodium* häufig alle 3, von *Geranium pratense* hin und wieder ein lateraler; bei letzteren können sie in unteren Knoten von *Centranthus ruber* und *macrosiphon* angeschlossen werden). Bei Caryophyllaceen und Rubiaceen nehmen sie gewöhnlich teil, bei den Labiaten sind sie durch die Verschmelzung in der Kante angeschlossen.

Die Bündelverbindungen sind auf den Knoten beschränkt bei Geraniaceen und Valerianaceen, ebenso bei den Labiaten, bei

denen jedoch die Verschmelzung der Kantenbündel in Knoten und Internodium hinzukommt. Auch bei den Sileneen und Alsineen sind die Verbindungen zunächst im Knoten vorhanden, die Verschmelzung dehnt sich aber später häufig auf das Internodium aus. Bei den Rubiaceen tritt die Verschmelzung zum soliden Rohr etwa gleichzeitig in Knoten und Internodium auf.

Wir konstatieren also auch bei der Gruppe B eine Verbindung der axialen Bündel innerhalb weniger Stengelglieder, dabei teils eine Lokalisation der Bündelverbindungen im Knoten, teils eine Verschmelzung der Spurstränge zum soliden Bündelrohr, wie wir sie schon früher bei Campanulaceen und Resedaceen antrafen.

C. Familien, die Vertreter mit wechselständigen und solche mit opponierten resp. wirteligen Blättern aufweisen, oder bei deren einzelnen Vertretern die Blattstellung von der wechselständigen zur opponierten resp. wirteligen wechselt.

Primulaceen.

Untersucht wurden: *Anagallis arvensis* L., *Lysimachia vulgaris* L., *punctata* L., *epheperum* L. und *ciliata* L.

1. *Anagallis arvensis* besitzt am ausgebildeten Sproß gewöhnlich opponiert-dekussierte Blätter, seltener drei- oder vierzählige alternierende Wirtel. Nach oben hin stehen die Blätter abwechselnd, ihre definitive Anordnung geht aus der Spiralstellung hervor¹⁾. Sie tragen achselständige Blüten, unterwärts kommen auch größere Seitensprosse vor. Der Stengel ist solid, je nach der Blattstellung vier- bis sechskantig, die Blätter sind an den Stengelseiten inseriert.

Das mechanische System wird im wesentlichen durch die Xyleme und diese verbindende schmale Sklerenchymbrücken dargestellt. Kollenchym und Hartbast fehlen. Der Gefäßbündelverlauf ist von NÄGELI¹⁾ ausführlich beschrieben. Er ähnelt sehr dem der Labiaten, mit den durch die mehrzähligen Wirtel bedingten Modifikationen. Die beiden Blattspurstränge verschmelzen zum Mittelnerven des Blattes. Die beiden in jeder Stengelkante laufenden Spurstränge verschmelzen sehr frühzeitig zu je einem breiten Kantenstrang. An den Stengeln mit dreizähligen Wirteln

1) NÄGELI, l. c. p. 109.

wird häufig eine Kante unterdrückt, es verschmelzen dort zwei Bündelpaare, so daß diese Stengel dann fünf Kantenstränge erhalten (vgl. NÄGELI, l. c.). Zwischen je zwei Kantensträngen tritt häufig, aber nicht immer, ein Zwischenstrang auf, der ihnen parallel durchs Internodium läuft und sich oberhalb des Achsel sprosses gabelig an sie ansetzt. Auf den nicht blattragenden Stengelseiten sind die Kantenbündel ebenfalls (durch Anastomosen) in Verbindung, auch wenn die Zwischenstränge fehlen. Es sind also die axialen Bündel innerhalb eines Knotens in seitlichem Konnex.

Dieser Zustand bleibt für gewöhnlich dauernd erhalten. In manchen Fällen verbreitern sich zwei benachbarte Kantenbündel seitlich bis zu ihrer Verschmelzung innerhalb der Stengelseiten. Diese Erscheinung scheint aber seltener zu sein und erstreckt sich nur auf einzelne Bündelpaare und Internodien (nicht immer die untersten). Das Cambium wird nicht kontinuierlich; das Zustandekommen eines soliden Rohres wurde nirgends beobachtet.

Nach KAMIENSKIS Untersuchungen¹⁾ schließt sich *Lysimachia nemorum* L. eng an *Anagallis* an. Dekussierte Blattstellung, vierkantiger Stengel mit vier starken Kantenbündeln, deren Xyleme durch Sklerenchym verbunden sind, zweisträngige Blattspur, deren Stränge im Knoten nach den beiden Kanten divergieren und in die starken Kantenbündel übergehen, beim Eintritt ins Blatt sich zum Mittelnerven aneinanderlegen und so die Kantenstränge verbinden, sind dieser Pflanze mit erwachsenen Zuständen von *Anagallis* gemeinsam. In zwei aufeinanderfolgenden Knoten sind sämtliche Stengelstränge in Verbindung. Knotenanastomosen sind bei KAMIENSKI nicht erwähnt, ich hatte keine Gelegenheit, die Pflanze daraufhin zu untersuchen.

2. *Lysimachia vulgaris*, *punctata*, *ephemerum*, *ciliata*. Die von mir untersuchten *Lysimachia*-Arten zeichnen sich zum Teil durch sehr wechselnde Blattstellung aus. *L. vulgaris* besitzt gewöhnlich zwei-, drei- oder vierzählige alternierende Wirtel, doch auch spiralig bis zerstreut angeordnete Blätter. Ähnlich finden sich bei *punctata* drei- bis fünfzählige alternierende Wirtel, seltener Spiral- oder zerstreute Stellung. Bei meinen Exemplaren von *ephemerum* fand ich die letztere, bei *ciliata* dekussierte Blatt-

1) F. KAMIENSKI, Vgl. Anatomie d. Primulaceen. Abh. d. naturf. Ges. zu Halle, 1880, Bd. XIV, p. 200 f; vgl. Taf. IX, Fig. 6.

stellung, doch kommen auch drei- bis vierzählige Wirtel vor¹⁾. Die Achse ist solid und bei allen Formen verzweigt.

Das mechanische System besteht im wesentlichen aus einem extraphloemalen Sklerenchymrohr; auch der äußere Teil des Markes sklerotisiert etwas, am stärksten bei ciliata, dort kann man von einem intraxylären mechanischen Rohr sprechen. Dazu kommt das frühzeitig solid werdende Xylemrohr, eventuell noch etwas subepidermales Kollenchym.

Die Blattspur ist bei vulgaris, punctata, ephemerum breit einsträngig, schon primär von schmalen Markstrahlen von geringer Höhe durchsetzt; bei ciliata kommt zu dem ebenso gebauten Medianstrang jederseits noch ein feiner Lateralstrang hinzu, so daß die Spur dreisträngig ist; ihre Stränge sind in der Blattbasis unverbunden. Die einander zugekehrten Lateralstränge der Blätter eines Paares werden sofort vereintläufig und verschmelzen mit den Mediansträngen des nächstoberen Blattpaares. Die Medianstränge gabeln sich im zweitunteren Knoten über der eintretenden Spur und setzen ihre Gabeläste an die Medianstränge des nächstunteren Knotens an. Es sind so primär alle Bündel in zwei aufeinanderfolgenden Knoten seitlich verbunden. Sehr ähnlich ist der ursprüngliche Verlauf nach KAMIENSKI²⁾ bei vulgaris und punctata mit wirteliger Blattstellung. Dort entspricht der Spurstrang dem Medianstrang von ciliata, nur daß die Lateralstränge fehlen. Auch hier ist die Verbindung in zwei Knoten erreicht. Der ursprüngliche Zustand ist aber nur in den jüngsten Teilen vorhanden. Sehr frühzeitig verschmelzen bei allen untersuchten Arten die Bündel teils durch seitliche Verbreiterung, teils durch Bildung von Zwischensträngen zum soliden Rohr³⁾. Bei punctata wurde das Rohr in Laubtrieben schon wenige Millimeter unter dem Gipfel solid gefunden, bei vulgaris und ephemerum erfolgt die Verschmelzung etwas später, am spätesten und unvollständig bei ciliata. Bei dieser Art bleiben in den obersten Internodien (fruktifizierender Exemplare) einzelne Bündel dauernd getrennt; sie werden dann dort durch interxyläres Sklerenchym zum mechanischen Rohr verbunden.

1) Überall, wo Wirtelstellung vorkommt, pflegen die Blätter des Wirtels nicht genau auf gleicher Höhe zu stehen.

2) L. c. p. 195 u. 197; Taf. VIII, Fig. 7 u. 8.

3) Vgl. auch KAMIENSKI, l. c. p. 195, 197, 200; 198.

Nach KAMIENSKI verschmelzen auch bei *L. nummularia* L. die Bündel zum soliden Rohr.

Balsaminaceen.

Die Balsaminaceen besitzen wechsel-, gegen- oder quirlständige Blätter. Untersucht wurden fünf *Impatiens*-Arten: *I. parviflora* DC., *amphorata* Edgw., *fulva* Nutt., *Noli tangere* L. und *glanduligera* Royle. Bei letzterer Art, die abgerundet sechskantige Stengel besitzt, stehen die Blätter unterwärts dekussiert (bis 3 Paare), weiter nach oben in alternierenden dreizähligen Wirteln, deren Blätter häufig etwas auseinanderrücken. Bei den übrigen Arten folgt auf die opponierten Primordialeblätter noch ein Paar fast opponierter Blätter, darauf tritt die $\frac{2}{5}$ -Spiralstellung ein. Am ausgebildeten Sproß nehmen bei ihnen die Internodien nach oben hin nicht gleichmäßig an Länge ab. Die Formen sind sämtlich verzweigt, die Seitensprosse sind an ihrer Basis ebenso wie der Achsenknoten selbst kräftig angeschwollen. Der Stengel ist hohl mit solidem Knoten (doch sind auch die unteren Knoten von *glanduligera* hohl). Das mechanische System ist schwach, es besteht aus einem mehrschichtigen subepidermalen Kollenchymmantel und schmalen Sklerenchymbrücken, welche die Xyleme verbinden. Über den Bündelverlauf ist folgendes zu bemerken.

1. *I. fulva*, *amphorata*, *parviflora*, *Noli tangere*: Im entwickelten Stengel sind in dem Teil mit spiraliger Blattstellung fünf starke Stränge vorhanden, welche durch frühzeitige Verschmelzung ursprünglich nebeneinander absteigender lateraler Spurstränge zustande kommen. Die Blattspuren sind dreisträngig-nebenläufig; an ihrer Eintrittsstelle in die Achse anastomosieren sie miteinander und zwar liegt diese Verbindung schon in der Achse. Jede Blattlücke wird von zwei dieser starken Bündel begrenzt. Die lateralen Spurstränge werden jederseits sofort mit dem Grenzstrang vereintläufig. Der anodische starke Grenzstrang läuft durch zwei, der kathodische durch drei Internodien, bildet wieder kathodischen respektive anodischen Grenzstrang der zweit- respektive drittunteren Spur und nimmt den entsprechenden Lateralstrang auf. Unterhalb des Achselsprosses sind die beiden starken Grenzstränge durch die Spurstranganastomosen in Verbindung, ebenso ist oberhalb von ihm eine Verbindung vorhanden, so daß der Achselsproß auf einem Ring aufsitzt. Aus dem Gesagten ergibt sich, daß

sämtliche in einem Knoten vorhandenen Bündel des Stengels (einschließlich der eintretenden Spur) innerhalb von fünf aufeinanderfolgenden Knoten in seitlicher Verbindung stehen. Die medianen Spurbündel laufen zwischen den starken Strängen durch drei Internodien frei und setzen sich im drittunteren Knoten kathodisch ausbiegend an den benachbarten starken Strang (d. h. ursprünglich an den Lateralstrang) an.

Zu diesen Bündeln kommen in älteren Stengelteilen noch Zwischenstränge in wechselnder Zahl hinzu. Sie treten zuers auf, wenn das Cambium kontinuierlich wird, sind gewöhnlich recht fein und verlaufen durchs Internodium parallel, dagegen können sie im Knoten miteinander oder mit den starken Nachbarsträngen anastomosieren. In unteren Knoten wird auch häufig der vorbeiläufende Medianstrang eines höheren Blattes durch eine Anastomose an eines der starken Bündel angeschlossen. Der Knotengürtel wird im untersten Knoten gewöhnlich vollkommen.

2. *Impatiens glanduligera*: Entsprechend der Blattstellung finden sich hier sechs starke Stränge¹⁾ im Stengel, die in den Stengelkanten verlaufen und zu je zwei ein Blatt seitlich begrenzen. Sie sind auch hier durch Verschmelzung zugekehrter Lateralstränge verschiedener Blätter entstanden. Die Blattspur verhält sich an ihrer Eintrittsstelle in die Achse wie bei den geschilderten Arten. Der Achselsproß sitzt auch hier auf einem Bündelring auf. Die Medianstränge laufen durch zwei Internodien frei und setzen sich im zweitunteren Knoten an den einen begrenzenden starken Strang an, respektive laufen in die dort über dem Achselsproß vorhandene Anastomose hinein. Schon in relativ jungen Knoten entstehen Anastomosen zwischen vorbeilaufenden Mediansträngen des nächstoberen Wirtels und deren starken Nachbarsträngen, so daß der Gürtel in der Regel schon in mittleren Knoten vollkommen wird. Ebenso ist im erwachsenen Stengel in den Knoten, wo die Blätter opponiert sind, der Gürtel vollkommen. Es sind also in mittleren und unteren Teilen sämtliche Stengelbündel innerhalb eines, höchstens zweier Wirtel in seitlicher Verbindung. In stärkeren Knoten tragen die Anastomosen des Gürtels häufig den Charakter eines wirren Geflechtes, in dem die anastomosierenden Gefäßelemente und kleinen Ge-

1) Im unteren Teil der Pflanze, wo die Blätter opponiert stehen, ist eine größere Zahl vorhanden.

fäßgruppen eigenartig hin und hergebogen und verkrümmt erscheinen.

Das Cambium aller untersuchten Arten wird früh kontinuierlich, es scheidet zunächst zwischen den Bündeln nach innen Libriform ab; aber alsbald beginnen sich im sekundären Holz interxylär zahlreiche tracheale Elemente auszubilden, zuerst als parallele Zwischenstränge, nach unten zu häufiger werdend. In den unteren Partien fruktifizierender Pflanzen stellen sie zum Teil schräg miteinander anastomosierende Stranggruppen dar. In den alleruntersten Internodien füllen diese Zwischenbildungen — wellig hin- und herlaufend, sich aneinanderlegend und wieder trennend — den ganzen Raum zwischen den primären Strängen aus, so daß das Bündelrohr im extremen Fall (starke Exemplare) als solid angesprochen werden kann.

Cannabaceen.

Von den Cannabaceen wurden zwei krautige Vertreter untersucht, von denen der eine, *Humulus Lupulus* L., stets opponierte Blätter besitzt, während am anderen, *Cannabis sativa* L., die dekussierte Blattstellung oberwärts und besonders an Seitensprossen dadurch in eine wechselständige übergeht, daß die Blätter der Paare auseinandergerückt erscheinen.

Beide Arten besitzen eine verzweigte, sechskantige, im Internodium hohle, im Knoten solide Achse; Knotenschwellungen fehlen. Bei *Humulus* werden die ursprünglich dekussierten Blattpaare am entwickelten Sproß häufig durch Torsionen der Internodien in eine Ebene gebracht. Das mechanische Gewebe besteht aus kollenchymatischer Epidermis (bei *Cannabis* ist auch die subepidermale Zellschicht kollenchymatisch), in den Stengelkanten laufenden Kollenchymleisten, rindenständigen Bastfasergruppen und sklerenchymatischem interxylärem Gewebe.

*Humulus*¹⁾ wie *Cannabis* (nach TSCHIRCH²⁾) weisen ungegliederte Milchröhren auf.

Die Spuren sind dreisträngig, ihre Stränge mit Stengelbündeln verschränkt. Bei *Humulus* sind die Spurstränge in der Blattbasis durch Anastomosen verknüpft, außerdem ist zwischen den benachbarten Lateralsträngen die HANSTEINSche Seitenverbindung vorhanden³⁾; bei *Cannabis* laufen die drei Stränge in

1) SOLEREDER, Systematische Anatomie, 1899, p. 865.

2) SOLEREDER, Ergänzungsband 1908, p. 296.

3) Vgl. NÄGELI, l. c. p. 115.

dem Blattstiel zu einem breiten zusammen. Das Bündelrohr beider Arten ist dicht. Über den Achsel sprossen sind gewöhnlich Verbindungen der Grenzstränge vorhanden. Zwischen je zwei benachbarten Spursträngen laufen mehrere Stengelbündel.

Bei *Humulus* ist auf frühem Stadium, ehe vom Cambium die weiten, auf dem Querschnitt sehr auffallenden sekundären Gefäße gebildet werden, im Knoten keine Gürtelbildung vorhanden, und es fehlen auch im Internodium Bündelverbindungen. Das Cambium wird früh kontinuierlich (in den im Herbst untersuchten Exemplaren war es an sterilen Seitenzweigen im dritt-oberen ausgebildeten Internodium vollkommen kontinuierlich) und scheidet in den interfaszikulären Teilen zunächst Libriform ab. Durch die Bildung sekundärer Gefäßelemente nehmen die Xyleme an Breite zu und können seitlich in Verbindung treten. Im Internodium erfolgt dies ziemlich spät und unregelmäßig. Im Knoten dagegen treten frühzeitig die Gefäße der zwischen den Spursträngen durchlaufenden Bündel in seitliche Verbindung, teils einfach durch Verbreiterung der Xyleme, teils durch kleine Anastomosen. Die Grenzstränge treten ebenfalls oberhalb der Bündellücken in Verbindung, und es kommen zunächst zwei partielle Gürtel zwischen den äußeren Begrenzungssträngen der Spuren zustande, zwischen denen jederseits ein Medianstrang des nächsthöheren Blattpaares frei vorbeiläuft; bald wird auch dieser auf ähnliche Weise angeschlossen und der Gürtel wird vollkommen. Die eintretenden Spuren dagegen treten nicht mit ihren Nachbarsträngen in seitliche Berührung. Es sind also auf diesem Stadium (das an sterilen Seitenzweigen etwa 15 cm unter dem Gipfel erreicht war) sämtliche Bündel eines Knotens (mit eintretenden Spursträngen) in zwei aufeinanderfolgenden Knoten (wenn zwei partielle Gürtel vorhanden sind, in drei Knoten) in seitlichem Konnex. Die sekundären Gefäße treten später auch im interfaszikulären Raum der Internodien auf, doch kommt kein solides Xylemrohr zustande.

Cannabis verhält sich sehr ähnlich, weicht nur in unteren Teilen ab. Zunächst fehlen auch hier Knoten- und Internodialverbindungen. Das Cambium wird frühzeitig kontinuierlich (an Seitenzweigen 15—20 cm unter dem Gipfel). Im Knoten treten die Bündel früher in seitliche Kommunikation, so daß in mittleren Stengelteilen vollkommene Knotengürtel zustande kommen und die Stengelstränge innerhalb zweier (respektive bei abwechselnder

Stellung in vier) Knoten in Verbindung stehen. In unteren Teilen wird das Xylemrohr solid.

Urticaceen.

Untersucht wurden drei Kräuter mit dekussierten Blättern: *Boehmeria spicata* Thbg., *Urtica dioica* L., *U. pilulifera* L. und eines mit spiraliger Blattstellung: *Parietaria officinalis* L. Der Stengel ist bei *Boehmeria* und *Parietaria* solid, bei den beiden *Urtica*-Arten hohl mit solidem Knoten. *Boehmeria* trägt nur oberwärts blattachselständige Infloreszenzen, die anderen Arten sind verzweigt. Knotenanschwellungen des Stengels fehlen vollkommen. Die Festigung des Stengels übernimmt neben subepidermalem mehrschichtigem Kollenchym (bei *Urtica* nur Leisten in den Stengelkanten) und Bastfasergruppen in der extraphloemalen Rindenschicht das von den Xylemen und interfaszikularen Sklerenchymbrücken gebildete mechanische Rohr. Über die Bündelverbindungen ist zu konstatieren:

1. *Boehmeria spicata*. Der Stengel ist undeutlich sechskantig, die drei Spurstränge anastomosieren in der Blattbasis und treten mit je ein bis drei Stengelsträngen verschränkt in die Achse ein. Sonst verhält sich *Boehmeria* wie *Cannabis*. Das Cambium ist (an den ca. 50 cm hohen blühenden Exemplaren) etwa 10 cm unter dem Gipfel kontinuierlich. Bündelverbindungen fehlen zunächst. In mittleren Stengelteilen sind zwei partielle, wenig tiefer ein vollkommener Gürtel im Knoten vorhanden; hier stehen also die Bündel (samt eintretenden Spursträngen) in zwei, höchstens drei Knoten in Verbindung, in unteren Teilen ist das Xylemrohr solid geworden.

2. *Urtica dioica* und *pilulifera*. Der Stengel ist ursprünglich sechskantig, zwei Kanten fließen am entwickelten Sproß zusammen, so daß die Achse abgerundet vierkantig erscheint. Die Blattspur verhält sich wie bei *Boehmeria*. Die Blätter sind kanteständig, der Medianstrang tritt in die eigene Kante ein, während je zwei der vier Lateralstränge eines Blattpaares in die beiden anderen (verschmolzenen) Kanten eintreten. Während im Internodium Bündelverbindungen fehlen, kommt im Knoten ein vollkommener Gürtel zustande. Über den Bündellücken anastomosieren die Nachbarstränge miteinander, auf jeder Seite ist ein breiter Strang gleichzeitig Spurgrenzstrang beider Blätter eines Paares. Die eintretenden Spurstränge sind nicht angeschlossen,

aber im nächsten Knoten am Gürtel beteiligt. Alle Bündel eines Knotens sind demnach in zwei aufeinanderfolgenden Gürteln in seitlicher Verbindung. Das Cambium wird frühzeitig kontinuierlich, scheidet interfazikulär zunächst Libriform, dann abwechselnd Libriform- und Parenchymplatten ab¹⁾, allmählich entstehen im Zuwachs auch sekundäre Zwischenstränge, doch kommt kein solides Rohr zustande. Vielmehr treten im sekundären Zuwachs Zerklüftungen der Bündel in einzelne radiale Platten ein, die aber im Knoten in Verbindung bleiben.

3. *Parietaria officinalis* besitzt zahlreiche, kurze Internodien. Blattstellung nach der $\frac{3}{8}$ -Spirale, der Stengel ist annähernd rund. Die Blattspur ist dreisträngig, ihre Stränge sind in der Blattbasis unverbunden. Im Internodium fehlen zunächst Bündelverbindungen; im Knoten findet sich ein partieller Gürtel zwischen den Grenzsträngen der Spur. Es sind so sämtliche Stränge eines Knotens (mit eintretender Spur) innerhalb von fünf Gürteln miteinander in seitlicher Verbindung. Das Cambium wird schon in ziemlich jungen Stengelteilen kontinuierlich, bildet später interfazikulär auch tracheale Elemente aus, wodurch einzelne Xyleme in seitliche Verbindung treten, ohne daß dadurch aber ein solides Rohr entsteht.

Euphorbiaceen.

Die Euphorbiaceen führen öfter (giftigen) Milchsafte, ihre Blattstellung ist wechsel- oder gegenständig. Untersucht wurden zwei Euphorbieen (mit Milchsafte): *Eu. altissima* Boiss. und *Lathyris* L., und zwei Mercurialinen (ohne Milchsafte): *Mercurialis perennis* L. und *annua* L.

1. *Euphorbia*. Die Blattstellung ist bei *Lathyris* dekusiert, an der entwickelten Pflanze von *altissima* zerstreut. Knotenschwellungen fehlen vollkommen. Die Achse ist bei *altissima* solid, bei *Lathyris* hohl. Die Spuren sind dreisträngig, die Stränge in der Blattbasis unverbunden, mit Stengelsträngen so verschränkt, daß zwei bis drei von diesen zwischen zwei Spursträngen bleiben. Das Bündelrohr ist dicht. Bei *altissima* ist manchmal über der Bündellücke des Medianstranges eine Anastomose zwischen den Grenzsträngen vorhanden, bei *Lathyris* sind diese über sämtlichen Bündellücken außer in den jüngsten Stengelteilen regelmäßig

1) Vgl. GRAVIS, Recherches anat. sur les organes de l'Urtica dioica. Brüssel 1885, p. 28 und Taf. II, Fig. 5—9; Taf. VIII, 4—6.

durch gabelig ansetzende Stengelbündel oder kleine Anastomosen verbunden. In mittleren Teilen der letzteren Art können im Knoten zwei partielle Gürtel zwischen den Spursträngen zustande kommen, indem die zwischen den Spurbündeln laufenden Stengelstränge anastomosieren oder seitlich verschmelzen. Der Spurbegrenzungsstrang der einen Seite eines Blattes wird abwärts häufig mit dem zugekehrten des nächstunteren, mit ihm gekreuzten Blattes vereintläufig. In anderen Fällen bleiben beide getrenntläufig, ohne sich zu verschränken. Sind bei drei aufeinanderfolgenden Blattpaaren die partiellen Gürtel vorhanden und stehen die Grenzstränge in der geschilderten Weise miteinander in Verbindung, so sind sämtliche in einem Knoten vorhandenen Bündel von *Lathyris* (inklusive eintretender Spurstränge) innerhalb der Knoten dieser drei Blattpaare verbunden. Dieser Fall wird in mittleren Stengelteilen öfter beobachtet, ist aber keineswegs immer verwirklicht. Bei beiden Arten fehlen zunächst Bündelverbindungen im Internodium. Bei beiden wird das Cambium bald kontinuierlich (an sterilen Sprossen von *altissima* etwa 10 cm, von *Lathyris* schon ca. 3 cm unter dem Gipfel). Durch den sekundären Zuwachs kommen bei *altissima* die Bündel bald in seitliche Verbindung: schon 20 cm unter dem Gipfel sind im sekundären Xylem vielfach Gefäßelemente gebildet worden, die schräg anastomosenartig miteinander in Kommunikation treten, und wenig tiefer im Stengel ist das Xylemrohr solid geworden (ca. 25 cm unter dem Gipfel der untersuchten 1,50 m hohen Exemplare). Bei *Lathyris* ist der Cambiumzuwachs ebenfalls recht ansehnlich, die seitliche Verschmelzung tritt später ein als bei *altissima*, in unteren Teilen der untersuchten, ca. 40 cm hohen sterilen Exemplare war erst teilweise eine seitliche Verbindung der Bündel zustande gekommen.

Nach NÄGELI tritt, wenn man seine Bemerkung (l. c. p. 116), daß die Spurstränge weiter nach unten zu „in einen Holzring vereinigt“ seien, so auffassen darf, später ein solides Xylemrohr auf.

2. *Mercurialis*. Der solide, vierkantige Stengel zeigt deutlich (bei *annua* sehr kräftig) angeschwollene Knoten, die dekussierten Blattpaare sind kantenständig, die blattragenden Kanten im nächstunteren Internodium abgerundet. *M. annua* ist stark verzweigt, die untersuchten Exemplare von *perennis* waren unverzweigt. Die Stränge der dreisträngigen Blattspur verschränken sich mit Stengelbündeln, die lateralen beschreiben einen Bogen

Die Scrophulariaceen

besitzen abwechselnde, gegenständige oder quirlig angeordnete Blätter. Untersucht wurden: *Digitalis lutea* L., *Verbascum thapsiforme* Schr., *Scrophularia nodosa* L. und *vernalis* L., *Collinsia bicolor* Benth., *Mimulus luteus* Auct. und *cardinalis* Dougl., *Veronica Beccabunga* L., *Anagallis* L., *scutellata* L., *azurea* Lk., *longifolia* L., *Chamaedrys* L., *caucasica* Bieb., *neglecta* Hort. Jen., *gentianoides* Vahl, *virginica* L.

Die ersten beiden Arten haben spiralige, die übrigen am entwickelten Sproß dekussierte oder wirtelige Blattstellung; diese beiden sind unverzweigt; bedeutendere Achselsprosse tragen *Mimulus*, *Collinsia*, *Melampyrum* und *Scrophularia*, während die *Veronica*-Arten meist kleine Achselsprosse oder achselständige Infloreszenzen besitzen. Die Sproßachse ist gewöhnlich solid, seltener hohl mit solidem Knoten (*Scroph. vernalis*, *Collinsia*, ältere Stengel von *Mimulus*) und zeigt manchmal Knotenschwellungen (*Mimulus luteus*, wenig *cardinalis*). Mechanisch am wichtigsten ist das Rohr, welches, wo kein solides Xylemrohr gebildet wird, aus den Xylemen und interxylären Librifibrillenbrücken besteht (*Scrophularia*, *Collinsia*, *Mimulus*, oberer Teil der Fruchtstandsachse von *Digitalis* und *Verbascum*). Hinzukommen können extraphloemaler Hartbast (*Digitalis*, *Verbascum*, *Scrophularia*, *Mimulus cardinalis*, einige *Veronica spec.*) und subepidermales Kollenchym (*Verbascum*, *Veronica spec.*, *Collinsia*, *Scrophularia*).

Das Verhalten der einzelnen Formen in bezug auf die Gefäßbündelverbindungen ist verschieden, gemeinsam haben alle, daß im Internodium Bündelverbindungen fehlen, solange kein solides Rohr gebildet wird.

1. *Collinsia*, *Scrophularia nodosa* und *vernalis*. Die Blattstellung ist bei den ersteren Arten dekussiert, die dritte zeigt dekussierte Paare oder alternierende dreizählige Wirtel, der Stengel ist je nachdem vier- oder sechskantig; die Blätter sind seitenständig. Die Blattspur ist zweisträngig-unverschränkt, der Bündelverlauf wie bei den Labiäten, in jeder Stengelkante findet sich, wie dort, frühzeitig ein aus Spursträngen verschmolzener breiter Strang. Bei Übergang in den Blattstiel verschmelzen die Spurstränge zum Blattmittelnerven. Auf diese Weise stehen an den blattragenden Seiten die entsprechenden Kantenbündel in Verbindung, auf den nicht blattragenden Seiten fehlt eine

solche. Sämtliche Stränge der Achse sind so innerhalb zweier aufeinanderfolgender Knoten in seitlichem Zusammenhang. Bei *Collinsia* ist über dem Achselsproß ein nach unten offener Gefäßbündelbogen zwischen den Kantensträngen vorhanden. In den Stengelseiten stellen sich meist feine Zwischenstrangbildungen in wechselnder Zahl ein, die über dem Achselsproß gabelig an die Kantenstränge anzusetzen pflegen. Auf späterem Stadium wird das Cambium kontinuierlich, interfaszikular treten weitere Zwischenbildungen auf, in unteren Teilen verschmelzen die Bündel eventuell zum soliden Rohr. Bei *Collinsia* ist dies die Regel, bei *Scrophularia* ist es nur in untersten Internodien starker Exemplare der Fall.

2. *Mimulus luteus* und *cardinalis* zeigen dekussierte Blattstellung. Der Stengel ist bei *cardinalis* rund, bei *luteus* ungleich sechskantig: zwei abgerundete Kanten entsprechen den Blattmedianen des nächstoberen Knotens, dazwischen laufen jederseits zwei etwas genäherte scharfe Kanten. Im Stengel sind vier stärkere Bündel vorhanden, die bei *luteus* den scharfen Kanten entsprechen und die offenbar durch Verschmelzung aus lateralen, verschiedenen Blättern angehörenden Spurbündeln entstehen. Im entwickelten Sproß ist der Bündelverlauf folgender. Die Blattspuren sind dreisträngig, ihre Stränge in der Blattbasis verbunden; außerdem sind die einander zugekehrten Lateralstränge durch die Seitenverbindung¹⁾ verknüpft. Die Spurbündel steigen zwischen je zwei der starken Kantenbündel nebenläufig durch zwei Internodien ab, dann werden die lateralen Stränge mit den Kantenbündeln vereintläufig, während der mediane über dem dort vorhandenen Achselsproß durch gabeligen Ansatz eine Verbindung der starken Bündel herstellt. Auf diesem Zustand sind sämtliche in einem Knoten vorhandenen Bündel (einschließlich der eintretenden Spurstränge) innerhalb von drei aufeinanderfolgenden Knoten seitlich in Verbindung. In älteren Stengelteilen treten Zwischenbündel auf und die vorhandenen Stränge verbreitern sich seitlich. Es verschmelzen dann gewöhnlich zunächst die lateralen Spurstränge schon im zweitunteren Internodium ihres Abstieges mit den Kantenbündeln, so daß sie dann nur durch ein Internodium frei verlaufen und schon in zwei Knoten sämtliche Bündel seitlich zusammenhängen. Auch kommt in unteren Knoten älterer Exemplare manchmal ein vollkommener Anastomosengürtel vor, indem an den nicht blattragenden Stengelseiten die durch die

1) Vgl. oben p. 229.

lateralen Spurstränge verbreiterten Kantenbündel mit den vorbeilaufenden medianen Spursträngen anastomosieren. Selten und höchstens in unteren Internodien fruktifizierender Exemplare führt die Zwischenstrangbildung bei *luteus* zum soliden Bündelrohr, während ein solches bei *cardinalis* (fruktifizierend) schon in mittleren Internodien vorhanden ist. Das Cambium wird bei beiden Arten kontinuierlich, bei *luteus* ist der Zuwachs gering, bei *cardinalis* kann er das solide Bündelrohr noch ziemlich kräftig verstärken.

3. *Digitalis lutea*, *Verbascum thapsiforme*, *Veronica*. Die Blattstellung wurde bei *Digitalis* als eine $\frac{2}{5}$ -, bei *Verbascum* als eine $\frac{3}{8}$ -Spirale, bei *Veronica* gewöhnlich dekussiert gefunden: *Beccabunga*, *Anagallis*, *scutellata*, *longifolia*, *Chamaedrys*, *caucasica*, *neglecta*; bei den letztgenannten beiden Arten wurde ein Übergang der opponierten Blattstellung in eine wechselständige beobachtet, ebenso oberwärts an *azurea*, die gewöhnlich zwei- oder dreizählige Wirtel besitzt; *V. virginica* weist drei- bis sechszählige Wirtel auf.

Die Blattspuren sind breit einsträngig. Bei *Digitalis* verschmelzen sie bald zum soliden Rohr, das Cambium wird kontinuierlich und verstärkt das solide Bündelrohr noch. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Verbascum* (das solide Rohr tritt später auf als bei *Digitalis*), bei dem der sekundäre Zuwachs beträchtlich ist. Bei beiden Formen sind in fruktifizierenden Sprossen nur im oberen Teil der Infloreszenzachse die Bündelrohre nicht solid geworden. Das Rohr bleibt von ein- bis zweireihigen parenchymatischen Markstrahlen durchsetzt. Noch früher und weitgehender verschmelzen die Spurstränge bei den *Veronica*-Arten zum soliden Rohr, dem hier Markstrahlen vollkommen fehlen. Schon wenige Millimeter unter dem Gipfel sind keine Spurstränge auf dem Querschnitt mehr zu unterscheiden (*Beccabunga*), an blühenden Sprossen ist das Rohr bis in die Blütenstandsachsen solid (z. B. *V. azurea*, *longifolia*).

JUEL¹⁾ hat die Entwicklungsgeschichte von *V. longifolia* untersucht und gefunden, daß das Procambium „einen vollständigen Ring bildet“ und daß „schon in sehr frühen Stadien ein vollständiger Holzring ausgebildet ist, der von keinen Markstrahlen unterbrochen wird“.

1) JUEL, H. O., De tela fibrovasali Ver. long. L. Om byggnaden och utvecklingen af stammens fibrovasalväfnad hos Ver. long. L. (Über den Bau und die Entwicklung des Fibrovasalgewebes des Stammes von Ver. long. L.). Acta horti Bergiani, Bd. II. Stockholm 1892. Referat im Just 1892, I, p. 572.

Das frühzeitige Solidewerden des Bündelrohres wurde außer bei den drei genannten Arten ferner bei allen untersuchten Veronicaformen beobachtet: *V. Chamaedrys*, *caucasica*, *neglecta*, *gentianoides*, *virginica*, *Anagallis* und *scutellata*; von NÄGELI¹⁾ wurde es bei *V. incisa* Ait. gefunden. Das kontinuierliche Rohr von *Veronica* kann sich noch durch sekundäres Cambiumwachstum verstärken (z. B. bei *V. azurea* und *longifolia*).

Auch bei *Melampyrum arvense* L., das vergleichsweise untersucht wurde, verbreitern sich die Spurstänge und verschmelzen frühzeitig zum soliden Rohr, welches durch sekundäres Dickenwachstum in unteren Teilen noch verstärkt wird.

Ranunculaceen.

Die Ranunculaceen besitzen gegen- oder wechselständige Blätter und in den oberirdischen Stengeln meist getrennte Gefäßbündel²⁾. Gerade die letztere Eigentümlichkeit macht sie für die vorliegende Untersuchung besonders interessant. Untersucht wurden drei Arten mit opponierten Blättern: *Ammone japonica* S. und Z., *Clematis recta* L. und *Clematis Vitalba* L., und neun Arten mit spiraliger Blattstellung: *Ranunculus lanuginosus* L., *R. sceleratus* L., *Caltha palustris* L., *Thalictrum elatum* Jacq., *Th. maius* Jacq., *Aconitum Lycoctonum* L., *A. Fischeri* Rehb., *Delphinium spec.* und *D. Staphysagria* L.

All diese Formen sind mehr oder minder verzweigt, eine Knotenschwellung ist nur bei *Clematis Vitalba* angedeutet, bei den übrigen fehlt sie ganz. Die Achse ist solid (*Anemone*, *Clematis*, *Aconitum*, *D. Staphysagria*), hohl mit solidem Knoten (*Ranunculus*, *Caltha*, *Thalictrum*) oder ganz hohl (*Delphinium spec.*) Das mechanische System besteht bei *Caltha* und *Ranunculus* im wesentlichen aus sklerenchymatischen Scheiden um die Bündel, bei den übrigen Arten außer *Cl. recta* aus einem rindenständigen Festigungsrohr, in welches die Belege der äußeren oder aller Bündel hineinreichen. Bei *Cl. recta* begleiten kräftige Sklerenchymschienen die Bündel auf ihrer Außenseite. Hinzukommen kann subepidermales Kollenchym (*Clematis*). Die interfaszikularen Partien sind vielfach in ihrem äußeren Teil sklerenchymatisch (*Clematis*, *Aconitum Fischeri*, *Anemone*, *Thalictrum*), teils auch

1) l. c. p. 96.

2) ENGLER-PRANTL III, 2, p. 43.

der äußere Teil des Markes (*Clematis*). Bei *Ran. lanuginosus* ist das Rindenparenchym etwas sklerotisch.

In bezug auf die Bündelverbindungen können wir die untersuchten Arten in drei Gruppen einteilen:

I. Gruppe: Blätter opponiert, Bündelverbindungen im Internodium fehlen vollständig: *Clematis Vitalba*, *Cl. recta*, *Anemone japonica*. Die erstgenannte *Clematis* ist zwar ein oberirdisch ausdauerndes Holzgewächs, doch schien es nicht uninteressant, ihre einjährigen krautigen Triebe mit den krautigen *Ranunculaceen* zu vergleichen. *Cl. recta* ist eine Staude. Beide Arten besitzen dreisträngige Spuren, deren Stränge in der Blattbasis durch Anastomosen oder gabelig ansetzende blatteigene Stränge verbunden sind. Bei *recta* lösen sich manchmal einzelne oder alle Spurstränge im Blattstiel in mehrere kleinere Stränge auf, die an der Eintrittsstelle entweder vereintläufig werden oder anastomosieren. Bei *Vitalba*¹⁾ sind die einjährigen Triebe sechskantig, die Kanten alternieren in den aufeinanderfolgenden Internodien. In jeder Kante läuft ein stärkeres Bündel (im nächstoberen Knoten eintretende Spurstränge), in jeder Stengelseite gewöhnlich ein schwächeres (stammeigene Zwischenstränge). Die herabkommenden Kantenbündel teilen sich kurz oberhalb des Knotens gabelig und setzen sich mit ihren Gabelästen an die eintretenden Spurstränge an²⁾. Auf diese Weise kommt im Knoten ein vollkommener Bündelgürtel zustande, an dem die eintretenden Spurstränge teilnehmen. Die Zwischenstränge des Internodiums setzen sich an den Knotengürtel an.

Bei *Cl. recta* verschränken sich die eintretenden Spurstränge mit Stengelbündeln, im Knoten anastomosieren sämtliche Bündel (zum Teil mehrfach) und bilden so ebenfalls einen vollkommenen Gürtel, an dem die eintretenden Spuren teilnehmen.

Das Bündelrohr beider Arten ist dicht, bei *recta* fanden sich in einem 5 mm starken Internodium 36 mehr oder weniger starke Stränge, offenbar zum Teil Zwischenstränge.

Bei *Anemone* stehen die Blätter annähernd dekussiert; an unteren Paaren umfaßt das eine Blatt das andere, die Achsel sprosse übergipfeln den Hauptsproß; dieser trägt im untersten Knoten häufig noch ein drittes (wohl auch viertes) zu den anderen gekreuztes Blatt (mit Achsel sproß), welches direkt oberhalb der

1) Vgl. hierzu NÄGELI, l. c. p. 110; DE BARY, l. c. p. 470 u. 475.

2) Näheres s. NÄGELI, l. c. p. 110 f.

beiden anderen steht, so daß scheinbar dieser Knoten drei Blätter trägt. Die Blätter der oberen Paare (am Achsel sproß) umfassen einander nicht.

Die Blattspur ist vielsträngig (als Minimum in oberen Blättern fünf, als Maximum in unteren 19 Stränge beobachtet), ihre Stränge treten mit Stengelbündeln verschränkt ein, fassen deren mehrere zwischen sich, durchbrechen das Bündelrohr und dringen ins Mark ein, um sich abwärts der Peripherie allmählich wieder zu nähern. Man findet daher auf dem Querschnitt eines Internodiums mehrere (bis fünf) ineinander übergehende Kreise von Bündeln, von denen die zentral gelegenen die stärksten sind. Oberhalb und unterhalb der Durchtrittsstelle eines Spurstranges durch das Bündelrohr anastomosieren seine Grenzstränge. Außerdem sind die Bündel sämtlicher Kreise, auch die eintretenden Spurstränge, miteinander im Knoten durch Anastomosen verbunden. Es findet sich daher einerseits um den Hauptsproß, andererseits um die Basis jedes Achsel sprosses herum ein vollkommener Knotengürtel; die drei Gürtel sind miteinander im Konnex. Es stehen also im Knoten sowohl die sämtlichen Bündel des Haupt- und der Achsel sprosse; als auch die eintretenden Spurstränge miteinander in seitlicher Verbindung.

Im Internodium fehlen der Anemone wie den Clematis-Arten Bündelverbindungen vollkommen. Während bei ersterer ein interfaszikulares Cambium durchaus fehlt, schließt sich bei Clematis auf späterem Stadium das Cambium zum kontinuierlichen Rohr. Bei *recta* kommt es in den interfaszikularen Teilen nur zur Abscheidung weniger Markstrahlzellen. Bei *Vitalba* dagegen findet ein kräftiges sekundäres Dickenwachstum statt; aber auch hier bleiben die 12 Bündel (selbst jahrelang) im Internodium seitlich getrennt.

In manchen Fällen nur treten in späteren Jahren nach SANIO¹⁾ und STRASBURGER²⁾ im Zuwachs der Markstrahlen schräg von Bündel zu Bündel verlaufende Zwischenstrangbildungen auf.

II. Gruppe: Blätter wechselständig, Bündelverbindungen auf den Knoten beschränkt: *Ranunculus lanuginosus* und *sceleratus*, *Caltha*, *Thalictrum elatum* und *maius*. Die Blattstellung folgt bei allen der $\frac{2}{5}$ -Spirale,

1) SANIO, Botanische Zeitung 1863, p. 127.

2) STRASBURGER, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen, Jena 1891, p. 319.

bei *Ran. lanuginosus* sind die beiden untersten Blätter fast opponiert. Die Blattbasis umfaßt nur an unteren Blättern von *Thalictrum* den Stengelumfang ganz, sonst nur zu etwa ein bis zwei Dritteln. Bei *Caltha* sind die Bündel zu einem einfachen Rohr angeordnet, bei den übrigen Formen treten die Spurstränge durch die anderen hindurch und man findet auf dem Querschnitt mehrere Bündelkreise, die ineinander übergehen und deren stärkste Bündel am meisten zentral gelegen sind. Das Bündelrohr ist sehr locker bei *Caltha* (mittlere Bündelentfernung vier bis sechs Bündelbreiten), locker auch bei *Ranunculus*; bei *Thalictrum* dicht.

Die Blattspur ist mehrsträngig (*Caltha* dreisträngig) häufig an unteren Blättern vielsträngiger als an oberen (an *Ran. sceleratus* 3—5, *lanuginosus* 3—9; *Thal. maius* 3—19, *elatum* 9—17 Stränge beobachtet); ihre Stränge verschränken sich beim Eintritt in den Stengel mit axialen Bündeln, deren sie mehrere zwischen sich fassen (bei *Ran. sceleratus* 1—5); untereinander sind sie in der Blattbasis meist nicht sämtlich verbunden.

Bei *Caltha* in oberen, seltener in unteren Blattbasen die drei Spurstränge durch feine Anastomosen verbunden; bei *Ran. sceleratus* in unteren (5 Stränge) höchstens jederseits die Lateralstränge; bei *R. lanuginosus* in oberen (3 Stränge) gewöhnlich unverbunden, in mittleren (5 Stränge) jederseits die lateralen, in unteren hin und wieder zwei benachbarte Stränge; bei *Thalictrum* sind die Spurstränge über der Eintrittsstelle in die Achse ganz unverbunden, erst weiter distalwärts in dem scheidigen Blattgrund verbunden.

Im Internodium fehlen Bündelverbindungen durchgängig. Im Knoten ist bei *Caltha* der Gürtel vollständig, er reicht um Haupt- und Achselproß herum. An ihn sind die lateralen Spurstränge ziemlich regelmäßig, seltener die medianen durch kleine Anastomosen angeschlossen.

Bei *Ranunculus lanuginosus* besteht der Knotengürtel zwischen den äußeren Begrenzungssträngen der Spur aus kräftigen Anastomosen, auf der der Blattmedianen abgewandten Seite des Stengels wird er durch feine Bündelanastomosen vervollständigt, welche die Stengelbündel in verschiedener Höhe verknüpfen. Selten fehlt dort die eine oder andere Verbindung (höchstens in oberen Knoten), so daß der Gürtel dann partiell erscheint. Auch oberhalb des Achselprosses anastomosieren sämtliche Stengelbündel miteinander, so daß — wenn man so sagen will — sich eine Abzweigung des Gürtels über die Basis des Achselprosses hinwegzieht. Von den eintretenden Blattspursträngen sind die

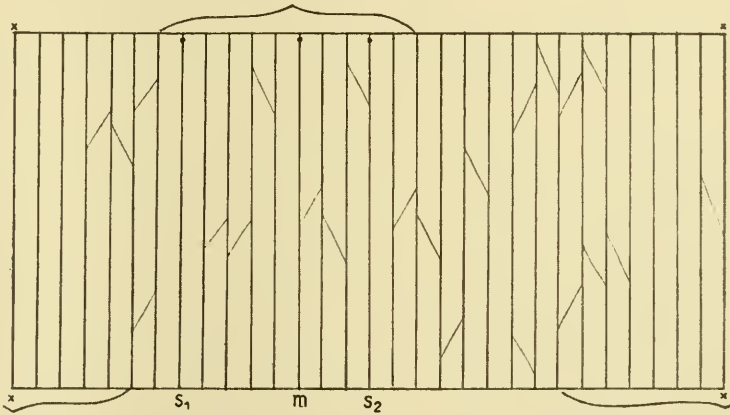
lateralen meist, weniger häufig die medianen durch kleine Anastomosen an den Gürtel angeschlossen.

Bei *Ran. sceleratus* wird der Gürtel partiell ausgebildet. Er spannt sich zwischen den Grenzsträngen der Spur aus; in unteren Knoten, häufig auch in oberen, sind jederseits noch ein bis zwei weitere Stränge angeschlossen. Für gewöhnlich sind (besonders in unteren Teilen) sämtliche eintretenden Spurstränge mittels kleiner Anastomosen am Gürtel beteiligt. Durch diesen partiellen Gürtel werden durchschnittlich etwa die Hälfte der oberhalb des Knotens im Stengel vorhandenen Bündel verbunden (z. B. 15 von 29; 14 von 26; 10 von 20). Der anodische Lateralstrang der Spur nimmt am zweitunteren Gürtel teil, der Medianstrang pflegt (als letzter Strang auf der kathodischen Seite) an denselben Gürtel angeschlossen zu sein, während der kathodische Lateralstrang schon im nächstunteren Gürtel beteiligt ist. Daher stehen, selbst wenn die eintretenden Spurstränge alle nicht an den eigenen Gürtel angeschlossen sein sollten, innerhalb von drei Knoten sämtliche Stränge seitlich in Beziehung.

Die beiden *Thalictren* verhalten sich übereinstimmend. Bei ihnen ist, je nachdem die Blattbasis ganz (untere Teile) oder nur teilweise (oben) den Stengel umfaßt, ein vollkommener oder partieller Knotengürtel ausgebildet; in letzterem Fall laufen auf der dem Blatt abgewandten Stengelseite einige Bündel frei vorbei. Der Gürtel kommt durch weitgehendes Anastomosieren, Verschmelzen und Sichwiederteilen der Bündel zustande, an dem sämtliche Bündelkreise des Stengels, doch nicht die eintretenden Spurstränge teilnehmen. Manchmal findet das eine oder andere Bündel keinen Anschluß an den Gürtel und läuft frei vorbei, ist aber dann im nächstunteren Knoten angeschlossen; in zwei, höchstens drei aufeinanderfolgenden Knoten stehen alle Bündel eines Knotens (die eintretende Spur mitgerechnet) miteinander in Verbindung. Wo ein Achselsproß vorhanden ist, werden die Spurstränge, die in der Blattbasis unverbunden sind, an ihrer Eintrittsstelle in das axiale Rohr durch seinen Bündelansatz indirekt verknüpft. Seine Gefäßbündel nämlich legen sich (ähnlich wie bei den Umbelliferen) über seiner Insertionsstelle zu zwei nach beiden Seiten divergierenden Stämmen aneinander, welche sich oberhalb der eintretenden Blattspurstränge in der wulstartig verdickten Rinde des Hauptsprosses halten und mit kleinen Bündelästchen auf ihnen inseriert sind.

Allen Formen der zweiten Gruppe geht ein interfaszikulares Cambium und überhaupt ein sekundäres Cambiumwachstum vollständig ab.

III. Gruppe: Blätter wechselständig, Bündelverbindungen in Knoten und Internodium vorkommend: *Aconitum Lycoctonum*, *A. Fischeri*, *Delphinium spec.* und *Staphysagria*. Die Blätter sind nach der $\frac{2}{5}$ - bis $\frac{3}{8}$ -Spirale angeordnet, bei *Delphinium spec.* stehen öfter zwei bis drei Blätter fast auf gleicher Höhe. Bei dieser Pflanze bilden die Bündel auf dem Querschnitt annähernd einen Kreis, bei den übrigen Formen sind mehrere ineinander übergehende Bündelkreise vorhanden. Das Bündelrohr ist locker (*Lycoctonum*) oder dicht. Die Stränge der dreisträngigen (bei *Lycoctonum* an unteren Blättern fünf-



Textfig. 4. *Aconitum Fischeri*. Anastomosensystem eines fünftunteren Internodiums. Schematisch. Näheres im Text.

strängigen) Blattspuren treten mit je mehreren (bei *Lycoctonum* ein bis zwei) Stengelbündeln verschränkt in die Achse ein; in der Blattbasis pflegen sie zu anastomosieren (bei *Staphysagria* oft mehrfach). Im Knoten von *Aconitum Lycoctonum* anastomosieren über den Bündellücken deren Grenzstränge, ebenso die dazwischenlaufenden Stengelstränge. Es ist dadurch stets ein partieller Gürtel zwischen den äußeren Grenzsträngen der Spur vorhanden. Dieser umfaßt ungefähr die Hälfte der oberhalb des Knotens vorhandenen Bündel (z. B. 8 von 15). Gewöhnlich ist er beiderseits noch durch Anschluß der ein bis zwei benachbarten Stengelstränge mittels (stets sehr feiner) Anastomosen verlängert. In unteren Knoten wurde in einigen (seltenen) Fällen ein voll-

kommener Gürtel beobachtet. Die eintretenden Blattspuren stehen mit dem eigenen Gürtel nicht in Verbindung. Der kathodische Lateralstrang, respektive bei fünfsträngiger Spur die beiden kathodischen Lateralstränge, nehmen am nächstunteren Gürtel teil, der Medianstrang ist im zweitunteren Knoten kathodischer Grenzstrang der dort eintretenden Spur; er und die anodischen Lateralstränge sind an diesem zweitunteren Gürtel beteiligt. In drei Knoten ist also durch die partiellen Gürtel alles (auch eintretende Spur des obersten) seitlich verbunden. Die Verbindung oberhalb des Medianstranges zwischen seinen Grenzsträngen wird durch eine meist sehr steile Anastomose dargestellt, deren unteres Ende einige Millimeter über der Blattansatzstelle liegt und die sich über mehrere (2—4) cm in das darüber befindliche Internodium hinauferstrecken kann. Wenn man diese Verbindung auch als Internodialanastomose betrachten kann, so ist sie doch durch ihre Beziehung zum darunterliegenden Knoten fixiert. Hin und wieder finden sich im Internodium einzelne, ebenfalls steile Bündelanastomosen, welche keine derartige Beziehung zu haben scheinen.

Bei *Aconitum Fischeri* findet sich ein ähnlicher Anastomosengürtel zwischen den äußeren Spurgrenzsträngen, an den noch ein bis zwei benachbarte Stengelstränge angeschlossen sein können. Die Internodialanastomosen sind viel zahlreicher als an voriger Art. Sie werden durch kleine Bündelchen dargestellt, die sich von einem größeren ablösen und schräg aufwärts laufend an das benachbarte anlegen. In anderen Fällen läuft zwischen zwei größeren Bündeln ein kleines in dem Zwischenraum herüber und hinüber, verschmilzt streckenweise bald mit dem einen, bald mit dem anderen der Bündel und stellt so mehrere übereinanderliegende Anastomosen dar. Oder eines der kleinen Bündelchen. (vermutlich Zwischenstränge) teilt sich mitten im Internodium gabelig und die Gabeläste verschmelzen mit den benachbarten Strängen. Auf diese Weise waren an noch nicht blühenden Sprossen in mittleren Internodien zahlreiche Bündel miteinander verbunden.

In dem Beispiel eines beliebig herausgegriffenen, 2,5 cm langen Internodiums (fünftunteres einer blühenden Pflanze), dessen Stränge in Textfig. 4 schematisch dargestellt sind, umschließt die untere Klammer die im nächstunteren, die obere die im nächstoberen Knoten miteinander durch partielle Bündelgürtel verbundenen Stengelstränge s_1 , m und s_2 sind die im nächstoberen Knoten austretenden Spurstränge, die an dem dortigen Gürtel nicht beteiligt sind. Zwischen den 30 Strängen ist im Internodium 19mal die Verbindung vorhanden (viermal doppelt), während sie 11 mal fehlt. Berücksichtigt man die

beiden Bündelgürtel mit, so sieht man, daß nur das einzige Bündel s_1 nicht mit einem Nachbarstrang in Verbindung steht, und daß zwischen den Bündeln, welche an den Knotengürteln unbeteiligt sind, nur in einem Falle die Verbindung fehlt. (s_1 ist in der Blattstielbasis mit m verbunden, es sind also sämtliche Bündel tatsächlich in seitlichem Konnex.)

Durch die partiellen Gürtel allein sind innerhalb von drei Knoten sämtliche Bündel eines Knotens exklusive, innerhalb von vier Knoten inklusive eintretender Spurstränge seitlich in Verbindung. Durch Gürtel und Internodialverbindungen kann diese Verknüpfung schon in einem Internodium und den beiden anschließenden Gürteln erreicht werden, ist in mittleren und unteren Stengelteilen aber für gewöhnlich erst in zwei Internodien und den beiden zugehörigen Knoten verwirklicht.

Bei *Delphinium spec.* umfaßt der partielle Knotengürtel etwas über ein Drittel des Stengelumfangs; die eintretende Blattspur ist auch hier nicht an den Gürtel angeschlossen, die Verbindungsanastomosen sind über den Bündellücken kräftig und ziemlich steil, dazwischen feiner und gewöhnlich viel weniger steil (vgl. Textfig. 5). Im Internodium sind unabhängig von den Blattansatzstellen regelmäßig feine, mehr oder weniger schräge Anastomosen vorhanden, deren Zahl ziemlich gering ist. Durch die Gürtelbildungen allein sind sämtliche in einem Knoten vorhandenen Stränge (mit dort eintretender Spur) innerhalb von vier aufeinanderfolgenden Knoten ($\frac{3}{8}$ -Stellung) verbunden. Die Internodialanastomosen erscheinen nicht häufig genug, um die Verbindung regelmäßig in einer kürzeren Strecke zu ermöglichen.



Textfig. 5. *Delphinium spec.* Partiieller Anastomosengürtel des Knotens zwischen den Spurgrenzsträngen (g, g). s_1, m, s_2 die drei Blattspurstränge.

Delphinium Staphysagria verhält sich ähnlich wie die vorige Art. Die Grenzstränge anastomosieren über den Blattlücken miteinander, häufig dagegen die dazwischen durchlaufenden Stengelstränge nicht, so daß nur in manchen Fällen ein partieller Knoten-

gürtel resultiert. Die eintretenden Spurstränge sind nicht angeschlossen. Die Internodialanastomosen finden sich viel häufiger als bei voriger Art, und zwar verbinden sie sowohl Bündel des äußeren Kreises unter sich, sowie Bündel der innern Kreise unter sich, als auch verschiedenen Kreisen angehörende Bündel miteinander. Ich glaube behaupten zu dürfen, daß durch Knoten- und Internodialanastomosen in der Regel sämtliche in einem Knoten vorhandenen Bündel (samt eintretender Spur) in dem Raume zwischen drei bis vier aufeinanderfolgenden Stengelknoten in seitlicher Beziehung stehen.

Ein sekundäres Cambiumwachstum fehlt auch den Formen der dritten Gruppe im allgemeinen. Nur bei der unbestimmten *Delphinium*-Spezies treten in älteren Stengelteilen interfazikuläre Teilungen auf, welche zur Bildung eines kontinuierlichen Cambiumringes führen, ohne daß aber durch den (geringen) Zuwachs eine seitliche Verbindung der Stränge hergestellt wird.

(Compositen.)

Anhangsweise sei hier noch einiges über *Carduus nutans* L. mitgeteilt. Ich hätte die mannigfaltige Familie der Compositen gern näher in den Kreis der Untersuchung gezogen, aber die vorgeschrittene Jahreszeit brach diese ab. *Carduus nutans* besitzt $\frac{2}{5}$ - bis $\frac{3}{8}$ -Blattstellung, die Blattbasis ist etwa halbumbfassend, sie läuft auf der kathodischen Seite gewöhnlich durch zwei, auf der anodischen durch drei Internodien am Stengel herab, so daß dieser fünf Flügel zeigt. Die Achse ist verzweigt, später meist etwas hohl. Die Blattspur wird durch eine mediane (drei- bis fünf-strängig-nebenläufige) Stranggruppe, die sofort in das axiale Rohr eintritt, und jederseits einen lateralen Strang dargestellt, welcher in einer der geflügelten Stengelkanten abwärts läuft, um sich später an ein axiales Bündel anzusetzen. Sämtliche Stränge sind in der Blattbasis durch Anastomosen verbunden. Oberhalb der Bündellücke der medianen Stranggruppe respektive des Achselprozesses ist regelmäßig eine Verbindungsanastomose der Grenzstränge vorhanden. Ebenso finden sich etwas tiefer ziemlich regelmäßig schräge Verbindungen zwischen diesen Grenzsträngen und den zwei ersten Nachbarbündeln, so daß dann ein partieller Knotengürtel vorliegt. Im Internodium sind regelmäßig zahlreiche Anastomosen vorhanden (vgl. die Textfig. 7 und 8), die zum Teil von feinen Zwischensträngen ausgehen. In mittleren und unteren

Stengelteilen sind sämtliche Bündel der Achse innerhalb von ein bis zwei Internodien seitlich in Verbindung. Die Zwischenstränge und Anastomosen, die vor Auftreten des Cambiumwachstums entstehen, werden nach Kontinuierlichwerden des Cambiums wie die ursprünglichen Bündel radial verstärkt, ohne daß ein solides Bündelrohr zustande kommt.

Zusammenfassung der Gruppe C.

Bei den untersuchten Familien findet sich einsträngige (einige Primulaceen, einige Scrophulariaceen) und mehrsträngige Spur. In letzterem Fall bleiben die Stränge in der Blattbasis nur selten unverbunden (*Lysimachia ciliata*, *Parietaria*, *Euphorbia*), gewöhnlich sind sie verbunden: entweder laufen sie zum Blattmittelnerven zusammen (*Anagallis*, *Lysimachia nemorum*, *Collinsia*, *Scrophularia*, *Cannabis*), oder sie anastomosieren im Blattgrund zum Teil (*Caltha*, *Ranunculus*) oder sämtlich (*Humulus*, *Boehmeria*, *Urtica*, *Mercurialis*, *Mimulus*, *Clematis*, *Thalictrum*, *Aconitum*, *Delphinium*, *Carduus*; bei den Balsaminen liegen die Verbindungen schon in der Achse), oder die Spurstränge treten durch ihren Ausschluß an den Knotengürtel in Kommunikation (*Anemone*). HANSTEINSche Seitenverbindung zwischen den Spuren der Blätter eines Paares findet sich bei *Humulus* und *Mimulus*.

Durch Anastomosen sind die eintretenden Spurstränge an den Knotengürtel außer bei *Anemone* auch bei *Clematis*, einzelne gewöhnlich auch bei *Caltha* und *Ranunculus* angeschlossen, durch Verschmelzung der kantenläufigen Spurstränge nehmen sie bei den Balsaminen, *Anagallis*, *Collinsia*, *Scrophularia* teil, bei den von mir untersuchten *Lysimachien* nach Eintritt des soliden Bündelrohres.

Auch bei den Familien der Gruppe C sind die Stengelbündel innerhalb weniger aufeinanderfolgender Stengelglieder miteinander in seitlicher Verbindung. Wie die folgende Tabelle zeigt, ist dabei kein wesentlicher Unterschied zwischen Pflanzen mit wechselständigen und solchen mit wirteligen Blättern, nur wird bei letzteren gewöhnlich die Verbindung in weniger Stengelgliedern erreicht als bei den Pflanzen mit abwechselnden Blättern.

Es ist angegeben, in wieviel Knoten oder Internodien mittlerer und unterer Stengelteile die Verbindung sämtlicher Bündel eines Knotens (samt dort eintretender Spur) verwirklicht ist. *w* bedeutet opponierte oder wirtelige, *a* abwechselnde Blattstellung.

- Primulaceen: *Lysimachia nemorum* (w) und *Anagallis* (w) in 2 Knoten; übrige *Lysimachien* (a oder w): 1 Internodium.
- Balsaminaceen: a : *J. parviflora*, *amphorata*, *fulva*, *Nolitangere*: in 5 Knoten; w : *J. glanduligera* in 2 Knoten; unterstes Internodium (a und w): solides Rohr.
- Cannabaceen: *Humulus* (w): 2—3 Knoten; *Cannabis* (w): 2 Knoten, (a): 4 Knoten, untere Teile: 1 Internodium.
- Urticaceen: *Urtica* (w): 2 Knoten; *Boehmeria* (w): 2—3 Knoten, unten: 1 Internodium; *Parietaria* (a): 5 Knoten.
- Euphorbiaceen: *Eu. Lathyris* (w): mittlere Teile: eventuell 3 Knoten, in unteren Teilen, wie *Eu. altissima* (a) schon in mittleren: 1 Internodium; *Mercurialis* (w): 1—2 Knoten, *annua* in unteren Teilen: 1 Internodium.
- Scrophulariaceen: *Mimulus* (w) mittlere Teile: 2—3 Knoten, unterste Teile eventuell (*luteus*) oder schon mittlere (*cardinalis*): 1 Internodium; *Collinsia* (w) und *Scrophularia* (w): 2 Knoten, untere Teile eventuell 1 Internodium; *Digitalis* (a), *Verbascum* (a): 1 Internodium; *Veronica* (w): schon frühzeitig 1 Internodium.
- Ranunculaceen: *Clematis* (w) und *Anemone* (w): 1 Knoten; *Caltha* (a) und *Ranunc. lanuginosus* (a): 1—2 Knoten; *Ac. Fischeri* (a): 2 Knoten + 1—2 Internodien; *Thalictrum* (a): 2—3 Knoten; *Ran. sceleratus* (a) und *Ac. Lycoctonum* (a): 3 Knoten; *Delph. Staphysagria* (a): 3—4 Knoten + 2—3 Internodien; *Delph. spec.* (a): 4 Knoten.
- Compositen: *Carduus* (a): 1—2 Internodien + 1—2 Knoten.

Aus der Aufstellung ergibt sich, daß auch in der Gruppe C die Beschränkung der Bündelverbindungen auf den Knoten vorherrscht, sei es, daß die Stränge dort durch Anastomosen verknüpft sind, sei es daß die ursprünglich getrennten Bündel dort frühzeitiger als im Internodium seitlich verschmelzen; beides kommt bei a - und bei w - Stellung vor. Ebenso auch die Verschmelzung zum soliden Bündelrohr.

Ein geringer Unterschied zwischen Pflanzen mit wechselständigen und opponierten resp. wirteligen Blättern, der bei sämtlichen untersuchten Formen durchgreift, besteht darin, daß Bündelanastomosen im Internodium bei getrenntbleibenden Bündeln nur bei den ersteren auftreten: *Aconitum Lycoctonum* und *Fischeri*, *Delphinium spec.* und *Staphysagria*, *Carduus nutans* (vgl. oben die *Fumariaceen*, *Papaveraceen*, *Cruciferen* und unten die Aufstellung der Typen).

III. Allgemeiner Teil.

Zusammenfassung.

Wenn wir aus den in den drei Einzelzusammenfassungen hervorgehobenen Punkten das Fazit ziehen, so erhalten wir folgendes wesentliche Resultat.

In erwachsenen, vielfach auch schon in jungen Stengelteilen sind die sämtlichen axialen Bündel bei der weitaus größeren Mehrzahl der untersuchten Formen innerhalb weniger Stengelglieder miteinander in seitlicher Verbindung. Im allgemeinen kommt diese Verbindung innerhalb von 1—4 aufeinanderfolgenden Knoten respektive Internodien zustande, seltener erst in 5 oder 6 Stengelgliedern.

Dabei zeigt sich, daß bei opponierter respektive wirteliger Anordnung der Blätter die Verbindung durchschnittlich in weniger Stengelgliedern erreicht wird als bei wechselständiger. Bei den w -Familien¹⁾ sind zur Verbindung sämtlicher Bündel 1—3, vorherrschend 1—2 Knoten oder Internodien notwendig, während bei den α -Familien 1—6, vorherrschend 2—4 Knoten respektive Internodien dazu nötig sind. Bei den gemischten Familien tritt diese Beziehung ebenfalls vielfach hervor (vgl. Urticaceen, Ranunculaceen, Balsaminaceen), besonders deutlich, wenn α -Stellung in w -Stellung übergeht: *Cannabis* (α 4, w 2 Knoten), vgl. auch untere Teile von *Geranium rotundifolium* (α 4—5, w 3 Knoten).

Von dieser im allgemeinen geltenden Beziehung kommen allerdings im einzelnen Abweichungen vor. So muß sich das Verhältnis bei Vertretern einer Familie umkehren, wenn bei α -Stellung das Bündelrohr solid wird (*Lysimachia ephemerum*), während die Bündel bei w -Stellung getrennt bleiben (*Anagallis*).

Der allgemeine Vorteil des Zahlenverhältnisses zugunsten der Pflanzen mit wirteligen Blättern ist nichts Auffallendes, denn es ist klar, daß eine Pflanze, die z. B. die Verbindung ihrer Bündel durch partielle Knotengürtel zwischen den Spurgrenzsträngen herstellt, in weniger Knoten die Verbindung sämtlicher axialen Bündel erreichen muß, wenn im Knoten zwei oder mehr dieser partiellen Gürtel vorhanden sind, als wenn nur einer sich dort vorfindet.

1) Vgl. oben p. 261.

An dem Zustandekommen dieser Verbindung der axialen Bündel wirkt sehr häufig der Umstand mit, daß die Stränge mehrsträngiger Blattspuren vor ihrer Eintrittsstelle in die Achse durch Anastomosen oder anderweitig in Kommunikation stehen.

Von den 164 daraufhin genauer untersuchten Arten ist bei 158 in mittleren und unteren Teilen die Verbindung innerhalb weniger Stengelglieder erreicht, nur 6 (= 3,66%), fügen sich nicht in die allgemeine Regel. Es sind dies 2 Papaveraceen, 2 Malvaceen und 2 Asperifoliaceen. Es sind jedoch bei den beiden Papaveraceen (*Argemone*, *Glaucium*) Bündelanastomosen im Internodium vorhanden, nur bleiben sie dort wenig zahlreich, bei je einer der Malvaceen (*Anoda*) und der Asperifoliaceen (*Borrago*) wird das Bündelrohr in den untersten Teilen solid, und bei diesen wie bei den beiden letzten Arten (*Malope*, *Symphytum*) finden sich Anastomosen über den Bündellücken. Es ist also auch bei diesen sechs Formen eine gewisse Tendenz zur Bündelverbindung zu konstatieren.

Ich glaube nach all dem berechtigt zu sein, mit der durch die Beschränkung auf das untersuchte Material nötigen Reserve folgenden Satz auszusprechen.

Es ist eine äußerst weit verbreitete Eigenschaft der krautigen Dicotylen, ihren primären Gefäßbündelverlauf, wenn nötig, durch nachträgliche Veränderungen derartig zu modifizieren, daß in mittleren und unteren Stengelteilen der erwachsenen Pflanze sämtliche in einem Knoten vorhandenen Stränge, eingerechnet die dort eintretenden Spurstämme, innerhalb weniger aufeinanderfolgender Stengelglieder (Knoten oder Internodien) miteinander in seitlicher Verbindung stehen. Die Anzahl dieser Knoten oder Internodien überschreitet gewöhnlich die Zahl 5, vielfach auch die Zahl 4 nicht.

Typen der Gefäßbündelverbindungen.

Der Modus der seitlichen Verbindung der Gefäßbündel ist verschieden (vgl. die Einleitung). Es kommen folgende Fälle und deren Kombinationen in Betracht:

1. Bündelanastomosen im Knoten vorhanden.
2. Bündelanastomosen im Internodium vorhanden.

3. Frühzeitiges seitliches Verschmelzen der Bündel im Knoten.
4. Frühzeitiges seitliches Verschmelzen: a) einzelner; b) aller Bündel im Knoten und Internodium.
5. Seitliches Verschmelzen zum soliden Rohr durch die Cambiumtätigkeit.

Es lassen sich darnach die folgenden Typen der Gefäßbündelverbindung aufstellen.

w bedeutet wieder opponierte oder wirtelige, a abwechselnde Blattstellung, sek. Dw. = sekundäres Cambiumwachstum.

Aus der Aufstellung ist ersichtlich, daß in sämtlichen Typen außer I 4 sich w - und a -Vertreter finden. Für jeden Typ sind Beispiele gegeben.

I. Bündel längere Zeit getrennt bleibend (a und w).

1. Bündelanastomosen fehlen ganz oder fast ganz, ein Knotengürtel kommt nicht zustande; es können sich einzelne Anastomosen im Knoten finden (über der Lücke der einsträngigen Spur oder bei mehrsträngig-verschränkter Spur über den Bündellücken), aber durch die Knotenanastomosen wird nicht die Verbindung aller Stengelbündel in wenigen aufeinanderfolgenden Stengelgliedern hergestellt (a und w).
 - a. Auch durch sek. Dw. kein solides Rohr gebildet: Malope (a), Symphytum (a), oder dies höchstens in den alleruntersten Teilen: Anoda (a), Borrigo (a),
 - b. In mittleren und unteren Teilen durch das sek. Dw. solides Rohr gebildet: z. B. Euphorbia Lathyris (w), Eu. altissima (a), meiste Malvaceen (a) u. Asperifoliaceen (a).
2. Bündelanastomosen fehlen, durch frühzeitige Verbreiterung der Bündel im Knoten kommen dort Gürtelbildungen zustande (a und w).
 - a. In unteren Internodien bleiben die Bündel getrennt: z. B. Humulus (w), Caryophyllaceen zum Teil (w): Cerastium perfoliatum, Spergula, Arenaria, Lychnis coronaria.
 - b. Später wird durch das sek. Dw. das Bündelrohr auch im Internodium solid: z. B. Cannabis (a und w), Boehmeria (w), Caryophyllaceen zum Teil (w): Silene viridiflora, Cucubalus.

3. Bündelanastomosen im Internodium fehlen, im Knoten vorhanden. Durch die Knotenanastomosen Verbindung in einigen Stengelgliedern garantiert (*a* und *w*).

A. Im Knoten Anastomosen über der einsträngigen oder mehrsträngigen nebenläufigen Spur (*a* und *w*).

- a. Später kein solides Rohr¹⁾: Fumariaceen (*a*)
II. Gruppe.
- b. Durch sek. Dw. später eventuell solides Rohr: *Nasturtium officinale* (*a*) und *Mimulus luteus* (*w*) zeigen höchstens in den untersten Teilen, *Mimulus cardinalis* (*w*) schon in mittleren ein solides Rohr.

B. Gürtelbildungen im Knoten (bei verschränkter Spur). (*a* und *w*).

- a. Partieller Gürtel oder zwei partielle Gürtel (*a* und *w*).
 - a*. Sek. Dw. fehlt vollkommen: Ranunculaceen zum Teil (*a*): *Ranunc. sceleratus*, *Thalictrum* (obere Teile); oder bringt keine Verbindung zum soliden Rohr hervor: z. B. *Violaceen* (*a*) zum Teil; *Papilionaceen* zum Teil (*a*): *Trifolium*, *Astragalus*, *Hedysarum*; *Bupleurum* (*a*); *Parietaria* (*a*); *Valerianaceen* zum Teil (*w*): *Fedia*, *Valeriana*.
 - β*. Sek. Dw. erzeugt in unteren Teilen solides (Xylem-) Rohr: z. B. *Melilotus* (*a*).
- b. Vollkommener Gürtel (*a* und *w*).
 - a*. Sek. Dw. fehlt ganz: Ranunculaceen zum Teil (*a* und *w*): *Caltha* (*a*), *Ranunculus lanuginosus* (*a*), *Anemone* (*w*); *Polygonum Bistorta* (*a*) und *divaricatum* (*a*); *Phellandrium* (*a*), *Berula* (*a*); *Geraniaceen* (*w*); oder bringt kein solides Rohr hervor: *Clematis* (*w*); *Rumex* (*a*), *Oxyria* (*a*); untere Teile von *Levisticum* (*a*) und *Foeniculum* (*a*); *Mercurialis perennis* (*w*).

1) Hierher kann man auch die oberen Teile von *Cardamine amara* rechnen, bei der in unteren Teilen schräge Anastomosen auftreten.

- β. In unteren Teilen wird durch das sek. Dw. ein solides Rohr gebildet: *Fagopyrum* (*a*); *Mercurialis annua* (*w*).

4. Anastomosen im Internodium vorhanden (nur *a*).

- a. Sek. Dw. fehlt vollkommen. Knotenanastomosen entweder nicht vor denen des Internodiums hervorgehoben: *Fumariaceen* I. Gruppe (über der dreisträngig-nebenläufigen Spur Anastomose der Grenzstränge); *Papaveraceen* zum Teil: *Eschscholtzia*, *Bocconia*, *Argemone*, *Glaucium*; *Delphinium Staphysagria*; *Cruciferen* zum Teil: z. B. *Bunias orientalis*; oder im Knoten deutlicher partieller Gürtel: *Ranunculaceen* zum Teil: *Aconitum*. Auf der Grenze stehen: *Papaveraceen* zum Teil: *Chelidonium*, *Papaver somniferum*.
- b. Sek. Dw. in unteren Teilen eintretend, im Knoten kann ein partieller Gürtel zustande kommen oder fehlen.
- a. Kein solides Rohr: *Carduus*; *Cruciferen* zum Teil: *Alliaria*; *Delphinium species*.
- β. In unteren Teilen durch sek. Dw. solides Rohr: *Cruciferen* zum Teil: z. B. *Thlaspi*, *Sisymbrium*.

II. Einige Bündel (kantenläufige Spurstränge) frühzeitig verschmelzend; dadurch und durch Knotenanastomosen oder Verschmelzung der Spurstränge im Blattstiel kommt die Verbindung zustande (*a* und *w*).

- a. Keine Bildung eines soliden Rohres: *Labiaten* (*w*) zum Teil: z. B. *Lamium*; *Balsaminaceen* (*a* und *w*) schwächere Exemplare; *Primulaceen* zum Teil: *Anagallis* (*w*); *Scrophularia* (*w*).
- b. In unteren Teilen solides Rohr durch Vermittlung des sek. Dw: *Labiaten* (*w*) zum Teil: *Scutellaria*, starke Exemplare von *Teucrium*, *Stachys*; *Balsaminaceen* (*a* und *w*): starke Exemplare von *Impatiens amphorata*, *parviflora*, *glanduligera*; *Scrophulariaceen* zum Teil (*w*): *Collinsia*.

III. Sämtliche Bündel mehr oder weniger frühzeitig zum soliden Rohr verschmelzend (*a* und *w*).

Zum Beispiel Campanulaceen (*a*); Resedaceen (*a*); Rubiaceen (*w*); Sileneen zum Teil (*w*): *Saponaria officinalis*, *Gypsophila*, *Tunica prolifera*; Alsineen zum Teil (*w*): *Cerastium tomentosum*, *Stellaria Holostea*; Primulaceen zum Teil (*a* und *w*): *Lysimachia vulgaris*, *punctata*, *ephemerum*, *ciliata*; Scrophulariaceen zum Teil: *Digitalis* (*a*), *Veronica* (*w*).

Beziehung der Typen zu systematischen Gruppen.

Wenn wir jetzt die Frage zu beantworten suchen, inwiefern stimmen die Typen der Bündelverbindungen mit systematischen Gruppen überein, so lehrt uns ein Blick auf die aufgestellte Tabelle zweierlei.

Einmal zeigen gewisse Familien einen recht einheitlichen Charakter, so die Campanulaceen, Rubiaceen, Geraniaceen.

Andererseits finden sich innerhalb gewisser Familien teilweise ziemlich starke Verschiedenheiten.

Diese sind öfter nur quantitativer Art. So ist es z. B. in der Gruppe der Sileneen, Alsineen, Cannabaceen, deren Bündel bei gewissen Arten nur innerhalb der Knoten seitlich verschmelzen, während sich bei anderen die Verschmelzung auf das Internodium ausdehnt. Ähnlich verhalten sich die Malvaceen, Asperifoliaceen, Papilionaceen, Labiaten, wo die Unterschiede auf früherem oder späterem Zustandekommen des soliden Rohres durch das Cambiumwachstum beruhen. Auch wenn bei gewissen Valerianaceen die beiden partiellen Gürtel des Knotens getrennt bleiben, während sie sich bei gewissen Arten zu einem vollständigen Gürtel vereinigen, kann man darin eine nur quantitative Verschiedenheit sehen.

Bei anderen Familien sind tiefergreifende Unterschiede vorhanden. So besitzt die eine Gruppe der Fumariaceen internodiale Bündelanastomosen, während diese der zweiten Gruppe vollkommen fehlen. Unter den Primulaceen verschmelzen die Bündel bei gewissen *Lysimachien* zum soliden Rohr, bei *Anagallis* und *Lysimachia nemorum* bleiben sie getrennt. Unter den Scrophulariaceen sind drei verschiedene Typen vertreten: *Mimulus* verhält sich ähnlich wie die zweite Gruppe der Fu-

mariaaceen, Collinsia und Scrophularia wie die Labiaten, während Veronica, Verbascum und Digitalis ein solides Rohr zeigen. Auch die Ranunculaceen weisen trotz ihrer Übereinstimmung in dem Mangel einer Verbindung der Bündel durch sekundäres Cambium-Wachstum ziemlich weitgehende Verschiedenheiten auf. Es kommen vor:

Vollkommener Anastomosengürtel im Knoten bei Fehlen von Verbindungen im Internodium;

Partieller Knotengürtel bei Fehlen von Verbindungen im Internodium;

Internodialanastomosen bei Fehlen des Knotengürtels;

Internodialanastomosen in Verbindung mit einem partiellen Knotengürtel.

In manchen Fällen machen die Unterschiede auch vor den Gattungen nicht Halt: so gehören z. B. drei Corydalisformen zur ersten, zwei zur zweiten Gruppe der Fumariaceen.

Zusammenfassend läßt sich sagen: die verschiedenen Typen der Bündelverbindungen stehen in gewissen Fällen mit den systematischen Gruppen in Korrelation, während in anderen Fällen eine derartige Beziehung vermißt wird.

Ob sich die Art der Bündelverbindung in der systematischen Anatomie verwenden läßt, vielleicht in ähnlicher Weise, wie vielfach die Markstrahlen sich haben verwenden lassen, müssen weitere, speziell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen ergeben.

Physiologische Bedeutung der Leitbündelverbindungen.

a) Stoffleitung.

Das Leitbündelgewebe vereinigt in sich zwei Funktionen, die der Stoffleitung und — wenigstens in seinem Xylemteil — auch die der Festigung des Pflanzenkörpers, für welche letztere noch ein spezifisch mechanisches Gewebe zur Verfügung steht.

Wirft man die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Leitbündelverbindungen im krautigen Dicotylenstengel auf, so wird man diese in den beiden genannten Richtungen zu suchen haben. In der Frage nach ihrer Bedeutung für die Stoffleitung wird vorzugsweise das Experiment entscheiden müssen, während eine Diskussion der Bedeutung für die Festigung sich mehr auf

die vergleichende Anatomie stützen wird. Beide Fragen seien hier anhangsweise gestreift.

Man geht bei ihrer Beurteilung am besten von den sozusagen einfachsten Fällen der Bündelverbindung aus, in denen Anastomosen zwischen den Stengelsträngen vorhanden sind, ohne daß diese anderweitig verbunden werden. Dieser Fall ist verwirklicht z. B. bei den Fumariaceen, denen ein sekundäres Cambium-Wachstum vollkommen abgeht. Bei der ersten Gruppe dieser Familie (vgl. oben p. 197), bei der zahlreiche Bündelanastomosen im Internodium zerstreut vorkommen, erscheint ein Vergleich mit den Bündelanastomosen in der erwachsenen Laubspreite berechtigt.

HABERLANDT¹⁾ findet, gestützt auf Versuche an Ahornblättern, abgesehen von ihrer mechanischen Bedeutung die Hauptaufgabe der Bündelanastomosen der Blattspreite in der gleichmäßigen Wasserversorgung des Assimilationssystems, die noch garantiert bleibt, wenn auch einige Zuleitungsbahnen durch Verletzung (Tierfraß, Hagelschlag usw.) unterbrochen werden.

WIELER²⁾ hat einen Ausgleich der Wasservorgung durch die Leitbündelverbindungen in unverletzten Stengeln und Blättern gezeugnet und ihn nur für anomale Verhältnisse (Unterbrechung einzelner Bahnen) zugegeben, obwohl einige seiner Versuche an Blättern einen solchen Ausgleich sehr wahrscheinlich machen. Er sagt selbst, daß bei Unterbrechung gewisser Blattbündel „eine lebhaftere Bewegung durch die Anastomosen stattfindet“. RIPPPEL³⁾ hat (p. 63) für einige der von WIELER benutzten Versuchsblätter den Ausgleich von Lösungen experimentell zeigen können.

Neuerdings haben GERRESHEIM⁴⁾ und RIPPPEL³⁾ in ihren zusammenhängenden Arbeiten durch zahlreiche Versuche gezeigt, daß bei ungleichmäßiger Transpiration einzelner Blattspreitenteile, überhaupt bei ungleichen Druckverhältnissen innerhalb der ein-

1) Phys. Anat., 4. Aufl., p. 350.

2) A. WIELER, Über den Anteil des sekundären Holzes der dicotyledonen Gewächse an der Saftleitung und über die Bedeutung der Anastomosen für die Wasserversorgung der transpirierenden Flächen. Pringsh. Jahrb. XIX, 1888, p. 132.

3) A. RIPPPEL, Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Wasserbahnen der Dicotylen-Laubblätter mit besonderer Berücksichtigung der handnervigen Blätter. Diss. Marburg 1913.

4) E. GERRESHEIM, Über den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dicotyledonen. Diss. Marburg 1912.

zelenen Leitungsbahnen die stärker beanspruchten Bahnen aus schwächer beanspruchten Wasser durch aktive Saugung durch die (in Blattgrund, Blattstiel und Blattspreite vorhandenen) Leitbündelverbindungen hindurch entnehmen können, und „daß die Verbindungsbahnen im erwachsenen Laubblatt der Dicotyledonen, wenn sie reichlich vorhanden sind, wie es in den weitaus überwiegendsten Fällen zutrifft, einen völlig ausreichenden, schnellen Wasserausgleich zwischen allen Teilen der direkten Leitungsbahnen herbeiführen können“. (RIPPEL, p. 63 f.)

Einige Versuche an erwachsenen Blättern, die von POTONIÉ¹⁾ und BOSCHART²⁾ angestellt wurden, weisen auf ein ähnliches Resultat hin³⁾.

TSCHERMAK⁴⁾ konstatierte durch Aufsteigenlassen von Farblösungen in Stengeln von *Anthriscus silvestris* und *Impatiens Roylei*, daß, wenn nur einzelne Leitungsbahnen in die Farbstofflösung tauchten, oder wenn gewisse Bahnen durch Einkerbungen von der direkten Zufuhr abgeschnitten waren, durch die gürtelförmige Verbindung der Gefäßbündel im nächstoberen Knoten Farbstofflösung in die nicht direkt damit versorgten Gefäßbündel übertrat.

Schon vor Erscheinen der oben genannten Arbeiten von GERRESHEIM und RIPPEL hatte ich einige Versuche angestellt, die mich zu analogen Anschauungen über die Bedeutung der Bündelanastomosen im Stengel führten. Einer davon sei hier besprochen.

Es wurde Mitte Juni vormittags 9 Uhr an einem erwachsenen (fruktifizierenden) Stengel von *Corydalis nobilis* im untersten Internodium etwa 5 cm median unter dem Blatt ein bis über die Mitte gehender Einschnitt angebracht, in diesen ein Stannioblättchen geklemmt, dann die Pflanze dicht über dem Boden abgeschnitten und in Wasser gestellt. Das Verkleben des Schnittes mit Kakaobutter lieferte kein anderes Resultat, wie vorausgehende Versuche gezeigt hatten. Der Rest des untersten Internodiums war 30 cm lang. Um 11 Uhr 50 waren sämtliche Blätter noch vollkommen turgeszent. Jetzt wurde die untere

1) H. POTONIÉ, Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Paläontologie. Jena 1912, p. 141.

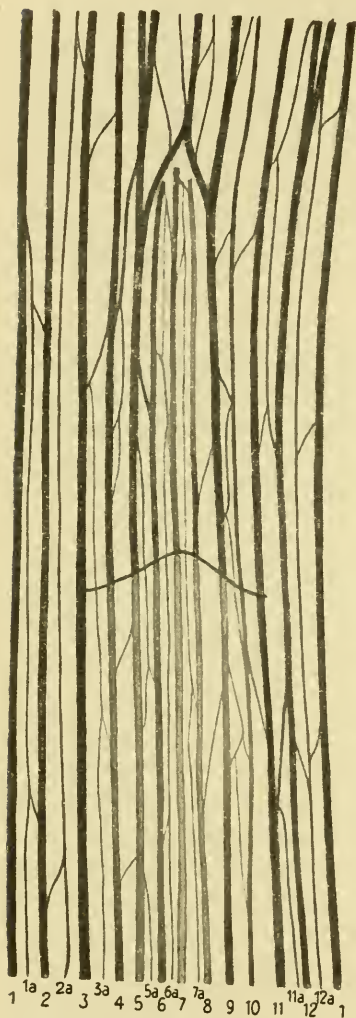
2) K. BOSCHART, Beiträge zur Kenntnis der Blattasymmetrie und Exotrophie. Flora 1911, p. 95.

3) Vgl. hierzu RIPPEL, l. c. p. 63.

4) Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Kl. 1896, p. 62 u. 64.

Schnittfläche erneuert und die Pflanze in eine mäßig konzentrierte Eosinlösung übergestellt. Nachmittag 4 Uhr folgte die Unter-

suchung. Das in Frage kommende Stück des Stengels ist in Fig. 6 dargestellt. Von den 12 vorhandenen Spursträngen sind acht durchschnitten. Strang 6—7—8 stellen die Spur des Blattes dar, sie sind vollkommen durchtrennt. Trotzdem zeigte die Untersuchung, daß sämtliche Bündel des Blattes vom Eosin gerötet waren. Sie sind also aus den Nachbarbündeln durch Vermittlung der Anastomosen versorgt worden. Allerdings war die Versorgung doch zu schwach, um den Transpirationsverlust vollständig decken zu können, denn nachmittags 4 Uhr war das Blatt, unterhalb dessen der Einschnitt lag, gewelkt, während die übrigen, höher inserierten Blätter strotzend geblieben waren. Für diese höheren Stengelteile hatte also der dritte Teil der vorhandenen Leitbündel genügt, um eine ausreichende Wasserzufuhr zu ermöglichen; schon dicht über dem gewelkten Blatt waren sämtliche Bündel der Achse vollkommen gerötet. Daß ein Transport von Wasser respektive Eosinlösung durch die Bündelanastomosen stattgefunden hat (und nicht auf osmotischem Wege durch das unverdickte Markstrahlparenchym erfolgt ist), läßt sich in der Verteilung der Rötung genau verfolgen. In der Textfig. 6 soll durch die verschiedene Tiefe der Schwärzung die Stärke der Rötung angedeutet sein. Die ganz leicht schraffierten Bündel (z. B. unterer Teil von 7) waren ganz un-



Textfig. 6. *Corydalis nobilis*. Teil des Bündelrohres auf der eben gelegten Cylinderfläche von innen gesehen dargestellt. Die natürliche Länge ist beibeibehalten, die Breite etwa verdoppelt. Die gebogene Querlinie in der Mitte der Zeichnung stellt den Einschnitt dar. Näheres im Text.

zung die Stärke der Rötung angedeutet sein. Die ganz leicht schraffierten Bündel (z. B. unterer Teil von 7) waren ganz un-

gerötet geblieben. An der Verteilung des Eosins ist folgende Tatsache besonders interessant. Der oberhalb des Einschnittes befindliche Teil des Bündels 5 (ähnlich auch die Bündel 4, 6, 9, schwächer 7) ist bis zum Schnitt herab stark gerötet, obwohl dieses erst bedeutend höher, in der Nachbarschaft des Knotens, mit seinem Nachbarbündel 4, von dem es die Lösung bezogen hat, in Verbindung steht. Es hat also keineswegs bloß beim Aufwärtssaugen eine Überleitung aus einem Strang in den anderen stattgefunden, sondern es ist das Wasser (respektive die Lösung) durch die Anastomosen hindurch auch abwärts nach der — da von der direkten Zuleitung abgeschnittenen — relativ stärker beanspruchten Bahn übergeleitet worden. Dies wirft Licht auf die Wirkungsweise der Anastomosen überhaupt. Es erscheint folgender Schluß berechtigt: die Leitbündelanastomosen haben innerhalb der erwachsenen Pflanze in ihrem Gefäßteil die Funktion der leichteren Verteilung von Wasser und darin gelösten Stoffen über die Leitungsbahnen der Pflanze; das Wasser strömt dabei von weniger beanspruchten Bahnen nach den Stätten stärkeren Verbrauches. Besonders bedeutungsvoll muß die Ausgleichsmöglichkeit des Wassers respektive der Lösungen werden, wenn einzelne Leitungsbahnen unterbrochen (durch Hagelschlag, Tierfraß usw.) oder unwegsam gemacht werden (durch Quetschungen, Knickungen usw.).

Es scheint mir kein Grund vorzuliegen, für die übrigen Modi der seitlichen Bündelverbindung in erwachsenen Stengeln eine gleiche Funktion des Xylemteiles zu verneinen. Daß in der normalen Pflanze die Xylemteile der Bündelverbindungen tatsächlich von dem Wasserstrom durchflossen werden, darauf weist schon der Umstand hin, daß sich die Bündelverbindungen regelmäßig röteten, wenn ich abgeschnittene, in Eosinlösung stehende Pflanzen ungehindert transpirieren ließ.

Ob dem Phloemteil der Bündelanastomosen in erwachsenen Stengelteilen eine gewichtigere Bedeutung zuzusprechen ist, kann hier nicht entschieden werden. Dagegen scheint der Umstand zu sprechen, daß bei zahlreichen Pflanzen das Xylemrohr solid wird, ohne daß sich die Phloemteile seitlich zusammenschließen. Gleichwohl ist anzunehmen, daß durch den Siebteil der Anastomosen Überleitungen aus einem benachbarten Bündel in das andere stattfinden.

Die Frage, ob den Bündelverbindungen in jugendlichen Stengelteilen, soweit sie dort überhaupt schon vorhanden sind,

eine wichtigere Bedeutung zukommt, ist eine Frage für sich, zu deren experimenteller Behandlung vielleicht *Corydalis* und *Diclytra* oder gewisse *Veronica*-Arten geeignete Objekte abgeben würden. Nach Erfahrungen, die KÜSTER¹⁾, GENTNER²⁾ und BOS-HART³⁾ an wachsenden Blättern gemacht haben, ist eine solche Bedeutung übrigens ziemlich unwahrscheinlich.

Aus den Untersuchungen der drei Autoren geht hervor, daß bei Durchschneidung gewisser Bündel der Spreite oder des Blattstieles an jungen Blättern die Leitbündelanastomosen einen vollständigen Ersatz nicht zu bieten vermochten, daß vielmehr die Spreitenteile, deren Hauptzuleitungsbahnen unterbrochen waren, mehr oder weniger stark in der Entwicklung zurückblieben (vgl. hierzu RIPPEL, l. c. p. 65 f.).

b) Mechanische Bedeutung.

Die zweite Funktion, die dem Gefäßbündelgewebe — in seinem Xylemteil — zukommt, ist die der Festigung des Pflanzenkörpers. Die spezifisch mechanischen Gewebe, welche die dicotyle Pflanze besitzt, sehen wir häufig mit den Xylemteilen der Bündel sich zu einer mechanischen Einheit verbinden. So ist die Erscheinung weit verbreitet, daß die Xylemteile durch interfaszikuläre Libriformbrücken zu einem mechanischen Rohr vereinigt werden. Eine gewisse mechanische Bedeutung auch der Leitbündelverbindungen ist so von vornherein als wahrscheinlich anzunehmen.

Wir gehen wieder von den Bündelanastomosen aus. Mögen diese nun im Knoten oder im Internodium liegen, so können sie — in ähnlicher Weise wie die von SCHWENDENER⁴⁾ beschriebenen „Mestomanastomosen“ in den Luftgangdiaphragmen gewisser Monocotylen — als tangentielle Verspannungen zwischen den längsverlaufenden Bündeln dienen. In diesem Sinne können sie in Fällen wichtig werden, wo das spezifisch mechanische System nur schwach ausgebildet ist. Dies ist z. B. bei den *Fumariaceen* der Fall. Diese seien hier etwas näher betrachtet.

Wir haben unter ihnen (vgl. den speziellen Teil) zwei Gruppen zu unterscheiden: die erste mit zahlreichen Zwischensträngen und

1) KÜSTER, E., Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903, p. 144.

2) GENTNER, G., Untersuchungen über Anisophyllie und Blattasymmetrie. Flora 1909, p. 290.

3) BOSCHART, K., Beiträge zur Kenntnis der Blattasymmetrie und Exotrophie. Ibid. 1911, p. 94 f.

4) SCHWENDENER, S., Das mechanische Princip im Bau der Monocotylen. Leipzig 1874, p. 89 f.

reichlichen Leitbündelanastomosen in (Knoten und) Internodium: *Corydalis nobilis*, *cava*, *glauca*, *Diclytra*; die zweite ohne Internodialanastomosen, nur mit einzelnen Verbindungen im Knoten: *Corydalis ochroleuca*, *lutea*, *Fumaria*, *Bicuculla*. Die Frage ist jetzt: läßt sich eine Korrelation zwischen dem Vorhandensein der Leitbündelanastomosen und der Ausbildung des axialen Stereoms nachweisen, oder mit anderen Worten: ist das mechanische System der Arten der ersten Gruppe schwächer ausgebildet als bei denen der zweiten? Ist dies der Fall, so gewinnt die Annahme einer eingreifenderen mechanischen Bedeutung der Anastomosen an Wahrscheinlichkeit.

Ist nun der Bau der untersuchten *Fumariaceen* auch im allgemeinen als schwach zu bezeichnen, so existieren doch deutliche relative Unterschiede in der Stärke des mechanischen Systems. Am schwächsten ist *Corydalis cava* gebaut. Das Festigungsgewebe besteht nur aus drei- bis vierschichtigen Kollenchymleisten vor den stärkeren Bündeln und der kollenchymatischen subepidermalen Schicht. Bei *Cor. ochroleuca* kommt noch eine ganz schwache Kollenchymscheide an der Innenseite der Bündel hinzu. Bei *Cor. lutea* sind ferner die Wände der im Rindenparenchym zerstreuten Sekretzellen verdickt, außerdem findet sich ein extraphloemaler Stereommantel, gebildet aus schwach verdicktem und verholztem Rindenparenchym. Bei *Fumaria officinalis* und *Vaillantii* kommen zu den in den Kanten verlaufenden Kollenchymleisten Hartbastschienen vor den Phloemen hinzu, durch schwach verdicktes und verholztes Rindenparenchym zum Stereomrohr verbunden. Bei *Cor. nobilis* ist das Rindenparenchym unverdickt, dafür begleiten Stereomschienen die Außen- und Innenseiten der Bündel und in den Stengelkanten laufen kräftige Kollenchymrippen. Bei *Diclytra* fehlt Kollenchym, aber die Sklerenchymleisten vor den Bündeln sind ziemlich stark und das dazwischenliegende Rindenparenchym ist recht kräftig verdickt. Noch stärker wird der Stereommantel bei *Bicuculla*, die auch noch die Kollenchymschienen besitzt; mechanisch am stärksten gebaut ist schließlich *Corydalis glauca*. Bei ihr ist Epidermis und subepidermale Schicht vor den Bündeln kollenchymatisch, Stereomschienen aus stark verdicktem Sklerenchym begleiten die Außenseite der Gefäßbündel, das Rindenparenchym zwischen diesen Leisten, ebenso auch das Markstrahlgewebe und der äußere Teil des Markes sind kräftig verdickt und verholzt, so daß die Bündel rings von Stereom umgeben erscheinen.

Eine Korrelation zwischen Entwicklung des Stereoms und des Anastomosensystems ist demnach innerhalb der Fumariaceen nicht vorhanden. Die mechanisch kräftigste Form (*Cor. glauca*) und ebenso die kräftig gebaute *Diclytra* gehören neben der schwächsten Art (*Cor. cava*) und der mittelstarken *Cor. nobilis* zur ersten Gruppe, und ebenso finden wir in der zweiten mechanisch kräftigere (*Bicuculla*) neben schwachen bis mittelstarken Formen (*Cor. ochroleuca*, *lutea*, *Fumaria*).

Auf eine mechanische Bedeutung der Bündelanastomosen scheint eine andere Tatsache hinzuweisen. Es besitzen nämlich sämtliche Arten der ersten Gruppe hohle Achsen, während der Stengel bei denen der zweiten gewöhnlich solid bleibt. Aber schon bei *Fumaria officinalis* kommt öfters eine hohle Achse vor und wie sich leicht zeigen läßt, ist in anderen Gruppen durchaus keine Beziehung zwischen Hohlsein des Stengels und Vorkommen von Bündelverbindungen vorhanden.

Die untersuchten Geraniaceen zeigen vollkommenen Gürtel und solide Achse, die Violaceen und Polygonaceen partiellen respektive vollkommenen Gürtel und hohle Achse, die Balsaminaceen hohle Achse und keinen Knotengürtel; die meisten Familien weisen Formen mit solidem und solche mit hohlem Stengel auf, ganz ohne Beziehung zum Typ der Bündelverbindung: Papilionaceen, Malvaceen, Asperifoliaceen, Resedaceen, Cruciferen, Umbelliferen, Labiaten, Caryophyllaceen, Rubiaceen, Valerianaceen, Urticaceen, Euphorbiaceen, Scrophulariaceen, Ranunculaceen. Nur bei den Papaveraceen besitzen gerade die beiden Arten, die sich durch die geringe Zahl der Bündelverbindungen auszeichnen, solide, die übrigen hohle Achsen.

Ebensowenig wie die Fumariaceen geben die übrigen Familien mit Internodalanastomosen einen Anhaltspunkt für eine eingreifende Bedeutung der letzteren für die Festigung der Achse. Die Cruciferen sind ziemlich allgemein kräftig gebaut. Von den untersuchten Arten fehlt das aus dem interfaszikularen Prosenchym und den Xylemen gebildete mechanische Rohr keiner, wenn es auch bei den hygrophytischen Arten (*Nasturtium officinale* und *Cardamine amara*) nur schwach ausgebildet ist. Extraphloemale (oft sehr kräftige) Hartbastschienen sind allgemein verbreitet, auch kommen öfters Verdickungen der Außen- und Innenwand der Epidermis, kollenchymatisch ausgebildete äußere Lagen des Rindenparenchyms und in den Stengelkanten verlaufende subepidermale Kollenchymleisten vor. Die Leitbündelanastomosen sind in das mechanisch festere interxyläre Prosenchym eingebettet,

verlaufen außerdem meist so steil (oft über mehrere Internodien), daß sie als Tangentialverspannung zwischen den Mestomsträngen kaum in Betracht kommen können. Umgekehrt leuchtet gerade hier, wo die seitliche Diffusion von Bündel zu Bündel aufgehoben oder stark erschwert ist, ihre Bedeutung als Austauschvermittler der geleiteten Stoffe sehr ein. Dazu kommt, daß die einzige Crucifere, bei welcher die Anastomosen vor dem Kontinuierlichwerden des Cambium-Ringes vermißt wurden, *Nasturtium officinale*, gerade mechanisch mit am schwächsten gebaut erscheint¹⁾.

Die Bündel der *Papaveraceen* sind außerhalb des Lepetoms von starken Stereomschienen begleitet; bei *Bocconia*, *Glaucium*, *Argemone*, *Papaver* gehen schwächere auch an der Innenseite der Gefäßbündel entlang. Gewöhnlich sind eine oder mehrere subepidermale Zellschichten kollenchymatisch, unter dem schwachen Assimilationsgewebe ist das Rindengewebe (außer bei *Argemone*) kräftig verdickt und verholzt; oft zeigt auch das Markstrahlgewebe mehr oder weniger stark verdickte Wände. Es wird so (außer bei *Argemone*) in unteren und mittleren Teilen des Stengels ein ziemlich breiter und kräftiger mechanischer Hohlzylinder gebildet, an den sich die Bündel innen anlehnen. Diese letzteren bilden bei *Bocconia*, *Argemone*, *Papaver* und *Glaucium* außerdem ein sehr dichtes Rohr.

Bei den *Ranunculaceen*, die Internodialanastomosen besitzen, ist ebenfalls in der Rinde ein kräftiges mechanisches Rohr vorhanden, an das die Bündel mit ihren extraphloemalen Sklerenchymleisten von innen heranreichen; auch hier würde eine mechanische Leistung der dünnen Mestomanastomosen, wie bei den *Papaveraceen*, gegenüber der dieses Rohres verschwinden.

Können wir uns nicht entschließen, in dem Auftreten der Internodialanastomosen eine spezifisch mechanische Einrichtung zu erblicken, so dürfen wir dies nicht ohne weiteres auf die Knotenanastomosen übertragen. Wohl kommen auch hier Verbindungen vor, die sich nur durch ihre Stellung und eventuell durch etwas weniger steilen Verlauf von denen des Internodiums unterscheiden, und von denen wir die gleiche Funktion wohl ohne weiteres annehmen dürfen (so ist es z. B. bei verschiedenen *Papaveraceen*, *Cruciferen*), aber es finden sich hier auch vielfach kräftige Gürtelbildungen. Zweifellos kann bei zartem

1) Übrigens auch diese gerade eine hohle Achse besitzt.

Rinden- und Markstrahlgewebe und sehr lockerem Bündelrohr wie etwa bei *Caltha palustris* oder *Phellandrium aquaticum* der vollkommene Knotengürtel eine wichtige Verspannung der axialen Bündel darstellen, die an der Ansatzstelle des Achsel sprosses liegt und in den genannten Fällen auch den Knotenquerplatten des sonst hohlen Stengels ein Widerlager bietet.

Andererseits aber ist auch hier zu betonen, daß es Fälle gibt, in denen die mechanische Leistung des Knotengürtels augenscheinlich gegen die der eigentlichen Festigungsgewebe stark zurücktritt. So ist es, um ein paar Beispiele herauszugreifen, etwa bei *Siler trilobum* oder gewissen *Polygonaceen* (*Polyg. Bistorta*, *divaricatum*, *Rumex salicifolius*) der Fall.

Siler besitzt sehr kräftige extraphloemale Hartbastschienen, die durch sklerotisches Gewebe zu einem mechanischen Rohr verbunden werden. Das interfazikulare Gewebe ist ebenfalls durch Sklerenchymfasern dargestellt, die nach innen allmählich in sklerotisches Parenchym übergehen. Außerdem laufen in der Rinde unter dem schmalen Assimilationsgewebe kräftige Kollenchymleisten, die vielfach zu breiten Platten seitlich verschmelzen.

Die drei *Polygonaceen* besitzen ein kräftiges extraphloemales Hartbastrohr, an das sich die Bündel innen anlehnen; um das Bündel zieht sich eine aus Sklerenchymfasern gebildete Scheide; der Raum der primären Markstrahlen wird interxylär, meist auch interphloemal von Sklerenchym eingenommen, in der Rinde findet sich außerdem Kollenchym.

Werfen wir noch einen Blick auf die mechanische Bedeutung eines soliden Xylemrohres. Zunächst die Fälle, wo es durch seitliche Verschmelzung ohne Mitwirkung des Cambiumwachstums zustande kommt. An und für sich dürfte wieder außer allem Zweifel stehen, daß diese Bildung eine mechanische Leistung erfüllt. In manchen Fällen übernimmt das solide Xylemrohr fast allein die Festigung des Pflanzenkörpers. So ist es bei den *Campanulaceen* und *Rubiaceen*, wo in der Rinde an mechanischen Elementen höchstens ein wenig schwaches Kollenchym vorhanden ist.

Trotzdem können wir in der Bildung dieses Rohres keine Anpassung an mechanische Bedürfnisse erkennen. Denn erstens kommt es auch in Fällen zustande, wo durch ein starkes Sklerenchymrohr der Rinde (viele *Caryophyllaceen*) oder gar ein extraphloemales und intraxyläres, also doppeltes rein mechanisches Rohr (*Lysimachia ciliata*) für eine Festigung des Stengels

genügend gesorgt ist. Und zweitens hat die Pflanze ein Mittel, das sie äußerst häufig anwendet und demgegenüber das solide Xylemrohr vom rein mechanischen Standpunkte mindestens keinen Vorteil bietet, nämlich den interxylären Teil der primären Markstrahlen mit sklerenchymatischem Gewebe zu erfüllen und auf diese Weise ebenfalls ein mechanisches Rohr herzustellen. Letzterer Modus findet sich zudem öfter in den oberen Stengelteilen bei Pflanzen, in deren unteren Stengelpartien ein solides Xylemrohr vorhanden ist, wenn dort die Bündel getrennt bleiben: so z. B. in den Infloreszenzachsen von *Campanula rapunculoides*, *Verbascum thapsiforme*.

Wo das solide Rohr durch die Tätigkeit des Cambiums zustande kommt, werden in fast allen Fällen zunächst im interfaszikulären Teil Sklerenchymzellen (meist im Anschluß an interxyläre primäre Sklerenchymelemente) und erst allmählich auch tracheale Elemente abgeschieden, bis das Ganze in xylemähnliches Gewebe übergeht. Auch hier ist nicht einzusehen, welchen mechanischen Vorteil ein derartiger Übergang bieten sollte.

Nach alledem glaube ich berechtigt zu sein, den für die Internodialanastomosen ausgesprochenen Satz auf sämtliche Bündelverbindungen auszudehnen und zu sagen: den Bündelverbindungen kommt wohl in vielen Fällen eine gewisse mechanische Bedeutung zu, doch ist diese immerhin untergeordnet und als eine Nebenfunktion anzusehen. Die Hauptfunktion der Bündelverbindungen sehen wir darin, daß sie eine leichtere seitliche Verteilung des Wassers und der Nährsalze, vielleicht auch noch anderer geleiteter Stoffe über das axiale Leitungssystem ermöglichen.

Beziehung der Typen zu ökologischen Gruppen.

Es soll hier noch einiges über eine Fragestellung gesagt werden, wie sie im ersten Anfang der Arbeit im Vordergrund stand. Es wurde damals gefragt, ob sich etwa das Auftreten der Bündelverbindungen als eine Anpassung an gewisse ökologische Faktoren auffassen lasse, mit anderen Worten, ob sich bei gewissen ökologischen Gruppen Bündelverbindungen vorfinden und bei anderen nicht. Je mehr sich die Bündelverbindung im Laufe der Untersuchung als eine fast allgemeine Eigenschaft der behandelten Pflanzenformen herausstellte, verlor diese Fragestellung an Berechtigung. Jetzt kann sie nur noch lauten: lassen sich in

den verschiedenen Typen der Bündelverbindungen Anpassungszustände an gewisse Lebensbedingungen erkennen? Da sich auf diese Frage keine positive Antwort hat geben lassen, sollen hier nur ganz kurz drei Gruppen betrachtet werden, um an ihnen die Inkongruenz zwischen ökologischem Typ und Typus der Bündelverbindung zu zeigen.

Bei dem funktionellen Zusammenhang, der zweifellos zwischen Wasserleitung in der Pflanze und Bündelverbindungen vorhanden ist, wäre es von vornherein denkbar, daß bei den Hygrophyten, denen das Wasser reichlich zur Verfügung steht, sich ein Zusammenhang zwischen dem Vegetationsmedium und der Ausbildung der Bündelverbindungen zeigt.

Den Milchröhren wird heute¹⁾ neben ihrer Funktion als Aufnahmeort gewisser überflüssiger Stoffwechselprodukte vielfach eine direkte Bedeutung für die pflanzliche Ernährungsphysiologie zugesprochen, insofern als man eine Beteiligung an der Leitung kohlehydrat- und eiweißartiger Bildungstoffe annimmt. Außerdem²⁾ werden dem Milchsaft zwei Nebenfunktionen zugeschrieben, die in ökologischer Hinsicht von Bedeutung sind. Einerseits gerinnt er rasch an der Luft und erzeugt so bei mechanischen Verletzungen einen schnellen Verschluß der Wunde, andererseits kommt er wegen seiner (vielfach giftigen) Eigenschaften als Schutzmittel gegen Tierfraß in Betracht. Es wäre vielleicht denkbar, daß sich eine Beziehung zu der einen oder anderen dieser Eigenschaften in einer besonderen Ausbildung der Bündelverbindungen bei den Milchsaftpflanzen äußert. In ähnlicher Weise könnte man fragen, ob etwa bei den giftigen Pflanzen überhaupt, die ja besonders gegen Angriffe der Tierwelt geschützt erscheinen, ein besonderer Modus dieser Verbindungen zutage tritt. Wie sich aus den speziellen Ausführungen ergibt, ist in keinem dieser Fälle ein derartiger Zusammenhang verwirklicht. Es seien hier einige Beispiele angeführt.

Hygrophyten. Es zeigen:

Nasturtium officinale: lange Zeit nur Anastomosen über der Blattlücke respektive dem Achselsproß, in ältesten Teilen eventuell nach Eintritt des kontinuierlichen Cambium-Ringes ein solides Rohr.

1) Vgl. die Darstellung von HABERLANDT, l. c. p. 310 ff.

2) Ibid., p. 314.

- Cardamine amara*: zunächst Anastomosen über der Blattlücke respektive oberhalb des Achselsprosses, in älteren Teilen schräge Anastomosen auch im Internodium.
- Berula angustifolia*, *Phellandrium aquaticum*: einen vollkommenen Anastomosengürtel im Knoten unter Anschluß der eintretenden Spurstränge, im Internodium getrenntbleibende Bündel.
- Lysimachia nemorum*: vollkommenen Knotenastomosengürtel ohne Anschluß der eintretenden Spuren. Im Internodium dauernd getrennte Bündel.
- Veronica Beccabunga*, *scutellata*, *Anagallis*: ein frühzeitig solides Bündelrohr.
- Caltha palustris*: einen vollkommenen Anastomosengürtel im Knoten, bei teilweisem Anschluß der eintretenden Spurstränge, im Internodium dauernd getrennte Stränge.
- Ranunculus sceleratus*: einen partiellen Anastomosengürtel im Knoten, sonst wie *Caltha*.

Milchsaftpflanzen. Es zeigen:

- die *Papaveraceen*: mehr oder weniger zahlreiche Internodialanastomosen, zum Teil auch Knotenastomosen, eventuell partiellen Knotengürtel (vgl. speziellen Teil). Von den untersuchten Arten besitzen sämtliche Milchsaft, der allerdings den oberirdischen Organen von *Eschscholtzia* fehlt.
- die *Campanulaceen*: ein frühzeitig solides Rohr. Sämtliche untersuchten Arten weisen Milchsaft auf.
- Humulus*: bald zwei partielle, später einen vollkommenen Knotengürtel, der durch seitliche Verbreiterung der Bündel infolge des Cambium-Wachstums gebildet wird; die eintretenden Spuren sind nicht angeschlossen.
- Cannabis*: wie *Humulus*, später solides Rohr durch sekundäres Dickenwachstum.
- Euphorbia*: bald solides Rohr durch sekundäres Dickenwachstum.

Giftige Pflanzen.

Bezeichnung der Giftigkeit nach LEUNIS-FRANK¹⁾: † wenig giftig oder schädlich oder als giftig oder schädlich verdächtig, †† giftig, ††† sehr giftig.

Es zeigen:

- † *Chelidonium*: partiellen Knotengürtel, an den die eintretende Spur angeschlossen ist, einzelne Anastomosen im Internodium.
- † *Viola*-Arten: partiellen Anastomosengürtel im Knoten, meist unter teilweisem Anschluß der eintretenden Spurstränge, im Internodium Bündel getrennt.
- † *Humulus* s. o.

1) J. LEUNIS, Synopsis der Pflanzenkunde. III. Auflage von A. B. FRANK, Bd. I, 1883, p. 889 ff.

- † *Caltha palustris* s. o.
- †† *Cannabis* s. o.
- †† *Mercurialis*: vollständigen Anastomosengürtel im Knoten unter Anschluß der eintretenden Spur, Bündel im Internodium bei *M. perennis* dauernd getrennt, bei *M. annua* später solides Rohr infolge sekundären Cambium-Wachstums.
- †† *Phellandrium* s. o.
- †† *Euphorbia* s. o.
- †† *Clematis*: vollkommenen Anastomosengürtel im Knoten unter Anschluß der Spur, im Internodium getrennte Bündel.
- †† *Aconitum*: partiellen Anastomosengürtel im Knoten ohne Anschluß der eintretenden Spur, mehr oder weniger zahlreiche Anastomosen im Internodium.
- ††† *Papaver somniferum*: im Internodium und Knoten einzelne Anastomosen, eventuell partiellen Knotengürtel unter teilweisem Anschluß der eintretenden Spur, im Internodium sonst dauernd getrennte Bündel.
- ††† *Ranunculus scleratus* s. o.
- ††† *Delphinium Staphysagria*: im Internodium und Knoten Anastomosen, eventuell im Knoten partiellen Gürtel ohne Anschluß der eintretenden Spur.

Schon diese wenigen Beispiele zeigen, daß innerhalb der drei Gruppen keine Gesetzmäßigkeit herrscht, daß vielmehr die Typen ganz regellos verteilt erscheinen. Dies ist, wie man sieht, bei den angeführten giftigen Pflanzen auch der Fall, wenn man die nur verdächtigen Arten ganz außer Betracht läßt.

Auch zwischen der Art der Verzweigung des Sprosses und dem Typus der Bündelverbindung ließ sich keine Beziehung erkennen, beide sind unabhängig voneinander. (Man vergleiche z. B. die *Fumariaceen*.)

Es sei hier noch kurz auf eine Auffassung FRIEDRICH WETTSTEINS eingegangen, die dieser gelegentlich und ohne nähere Begründung in seiner Abhandlung über die Entwicklung der Beiwurzeln einiger dicotyler Sumpf- und Wasserpflanzen¹⁾ äußert. Er sagt dort: „Die Leitbündel sind zu einem einzigen Bündelring vereinigt bei *Veronica beccabunga* L., *Lysimachia nummularia* L., *Jussiaea grandiflora* MICH. und *Myriophyllum verticillatum* L.

„Die einfache Stranganordnung ist vermutlich dem gestaltenden Einfluß des Wassers zuzuschreiben. Bei gesonderten Leitbündeln ist der Transport des Wassers in bestimmte, voneinander unabhängige Bahnen eingeengt, was bei Landpflanzen insofern von

1) Beih. bot. Centralbl. 1906, XX, Abt. 2, p. 58.

Wert ist, als eine Regulierung der Wasserversorgung der einzelnen Pflanzenteile möglich ist. Da den Sumpf- und Wasserpflanzen unbeschränkt Wasser zu Gebote steht, unterbleibt hier die Isolierung der einzelnen Stränge.“

Diese Auffassung ist in mehr als einer Hinsicht unberechtigt. Einmal nämlich ist bei *Veronica* das solide Bündelrohr keineswegs auf unsere drei hygrophytischen Arten beschränkt, sondern findet sich ebensogut bei landbewohnenden Arten, z. B. bei *V. Chamaedrys*, *gentianoides* usw., die von mir untersuchten 10 Arten besitzen es sämtlich schon in frühem Stadium. Es scheint hier als (ökologisch einstweilen unverständlicher) Gattungscharakter aufzutreten.

Unter den *Lysimachien* besitzen neben *nummularia* auch einige größere wasserliebende Formen ein solides Bündelrohr (*vulgaris*, *punctata*, *ephemerum*, *ciliata*), dagegen bleiben bei der ebenfalls feuchtigkeitsliebenden *Lys. nemorum* die Bündel im *Internodium* getrennt.

Ferner ist das solide Bündelrohr auch vielfach bei anderen Landpflanzen verbreitet. Ich erinnere nur an die *Campanulaceen* und die *Rubiaceen*.

Weiter glaube ich durch diese Untersuchung gezeigt zu haben, daß auch in Fällen, wo das Bündelrohr nicht solid wird, in der Regel Verbindungen der Gefäßbündel vorhanden sind, so daß diese gar keine „voneinander unabhängigen Bahnen“ darstellen.

Und schließlich scheint mir eine „Regulierung der Wasserversorgung“ gerade durch den seitlichen Zusammenhang der verschiedenen Leitungswege zum mindesten stark begünstigt zu werden, ob nun dieser Zusammenhang durch einzelne Anastomosen bei sonst getrennten Bündeln oder durch Verschmelzung der Gefäßbündelstränge zum soliden Bündelrohr hergestellt wird.

Auch von einem „Unterbleiben der Isolierung der einzelnen Stränge“ darf man strenggenommen nicht sprechen, da wie bei anderen Formen mit solidem Rohr (vgl. *Galium Mollugo*, p. 231), so auch bei *Veronica*, die ersten Gefäße und Siebröhren „in den Blattspurpartien“ auftreten¹⁾, es sich also hier um ein Verschmelzen der Spurstränge, bei den Formen mit isolierten Strängen um ein Unterbleiben dieser Verschmelzung handelt.

1) Vgl. im *JUST* 1892, I, p. 572 das Referat über *JUELS* Arbeit in *Acta Horti Bergiani*, Bd. II, 1892.

Knotenanschwellungen.

Auf eine Frage will ich noch hinweisen, weil sie sich vielleicht weiter ausbauen läßt. STAHL hat in seiner Abhandlung über den Sinn der Mykorrhizenbildung¹⁾ durch Wägungsversuche gezeigt, daß die Knotenanschwellungen an der Achse der Sileneen als Wasserreservoir wirksam sind, in denen die Pflanze bei herabgesetzter Transpiration nicht unerhebliche Mengen von Wasser zu speichern vermag, um es bei Bedarf wieder daraus zu entnehmen. Es kommen nun derartige Knotenanschwellungen, die vielleicht eine ähnliche Bedeutung haben, bei verschiedenen anderen krautigen Dicotylen vor. Betrachten wir kurz die von mir untersuchten derartigen Formen und die Beziehung der Leitbündelverbindungen zu den Anschwellungen.

Es zeigen:

Polygonum Bistorta und *divaricatum*, bei denen die Achse über der Blattansatzstelle angeschwollen ist, einen vollkommenen Knotengürtel;

die Caryophyllaceen (Sileneen und Alsineen) meist vollkommenen Gürtel oder solides Bündelrohr;

die Rubiaceen oberhalb ihres Wirtels wenig, aber doch deutlich angeschwollene Achse und solides Rohr;

die Geraniaceen, bei denen die Basis der Achselsprosse und die Hauptachse im Knoten angeschwollen sind, haben einen vollkommenen Gürtel je um die Achse und die Basis der Achselsprosse;

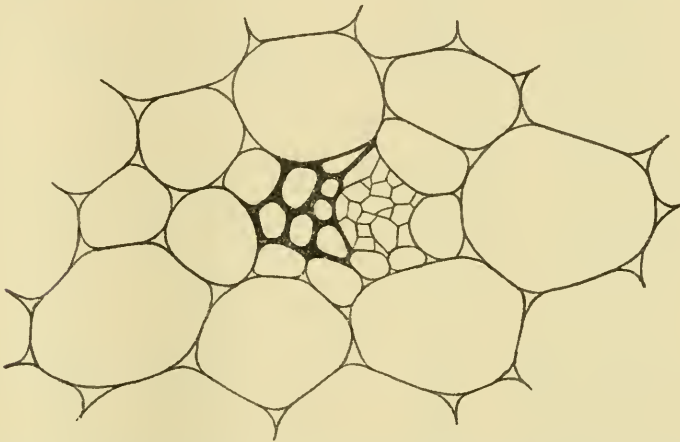
bei den Balsaminaceen, bei denen die Achse im Knoten, sowie die Basis der Achselsprosse starke Anschwellung aufweist, sitzt der Achselsproß auf einem kräftigen Anastomosenring auf;

Mercurialis perennis besitzt eine deutliche, wenn auch geringe Knotenanschwellung, *M. annua* eine sehr kräftige und ebenfalls angeschwollene Achselsproßbasis. Bei beiden Arten ist ein gewöhnlich vollkommener Knotengürtel vorhanden, bei *annua* wird die Achselsproßbasis von einem Anastomosenring umfaßt.

Bei *Chelidonium* läuft ebenfalls ein vollkommener Anastomosengürtel um die kräftig angeschwollene Basis des Achselsprosses, und ähnlich ist es bei *Corydalis lutea*, *ochroleuca*, *glauca*.

1) Pringsh. Jahrb., Bd. XXXIV, Heft 4, p. 600f.

Man möchte versucht sein, diese nahe allseitige Beziehung des Leitbündelgewebes zu den Anschwellungen als eine Einrichtung zur raschen Füllung (und Entleerung) des Wassergewebes anzusprechen, wenn sich auch dagegen einwenden läßt, daß erstens derartige Anastomosenverbindungen rings um die Basis des Achselsprosses auch bei Formen anzutreffen sind, wo keine Anschwellung vorhanden ist, z. B. bei *Fumaria Vaillantii*, und daß zweitens eine von mir untersuchte Form — allerdings als einzige — *Mimulus luteus*, deren Stengelknoten kräftige Verdickung zeigt, dort erst in ältesten Stengelteilen einen vollkommenen Gürtel des Bündelrohres aufweist. Aber gerade bei dieser Pflanze wird



Textfig. 7. *Carduus nutans*. Querschnitt einer feinen Bündelanastomose, die in ihrer Querschnittsgröße etwa einer Markstrahlzelle entspricht. Vergr. 390.

schon in jungen Knoten durch Anastomosen der drei Spurstränge und HANSTEINSche Seitenverbindung ein rindenständiger vollkommener Bündelgürtel hergestellt.

Es wäre vielleicht eine lohnende Aufgabe, die krautigen Pflanzen mit Knotenschwellungen auf die angeschnittene Frage hin einer vergleichenden Untersuchung zu unterziehen.

Hierbei wäre jedesmal anatomisch und experimentell festzustellen, ob die Anschwellung als Wasserspeicher fungiert, denn in gewissen Fällen sind Verstärkungen der Achse in der Nähe des Knotens als rein mechanische Einrichtungen zur Verstärkung der interkalaren Wachstumszone zu deuten¹⁾.

1) Vgl. HABERLANDT, Phys. Anat., 4. Aufl., p. 168.

Eine Beziehung soll nicht ganz unerwähnt bleiben. Es besitzen nämlich meine Formen mit frühzeitig solidem Bündelrohr (vgl. p. 266, III) fast durchweg einsträngige, meist breit einsträngige Blattspur. Nur bei *Lysimachia ciliata* kommt zu dem breiten Medianstrang noch jederseits ein feiner, ich möchte fast sagen, akzessorischer Lateralstrang hinzu, der auf den Bündelverlauf übrigens keinen Einfluß hat. Die breiten Medianstränge verlaufen wie bei den verwandten *Lysimachien* mit einsträngiger Spur (z. B. *L. vulgaris*), und die lateralen setzen sich an diese an. — Es kommen einsträngige Spuren aber ebensogut unter den anderen Typen vor.

Überschauen wir die letzten Ausführungen nochmals kurz und fassen wir ihren Inhalt zusammen, so können wir sagen: die verschiedenen Typen der Bündelverbindungen im Stengel der krautigen Dicotylen lassen sich ebensowenig wie im wesentlichen der Bündelverlauf im Stamme¹⁾ überhaupt als „direkte Konsequenzen von Anpassungen“ erkennen. Wir müssen uns vielmehr vorläufig auch in diesem Falle, wie so oft, wo uns eine nähere Einsicht versagt ist, mit der viel ausgesprochenen Wahrheit begnügen, daß der Natur zur Erreichung desselben Erfolges mannigfache Wege zu Gebote stehen, ohne daß wir im Einzelfalle einsehen können, warum sie diesen oder jenen geht.

Anatomisches.

Unter den Bündelverbindungen nehmen unser besonderes Interesse die Anastomosen in Anspruch; deshalb sei hier über ihre genauere Anatomie noch folgendes gesagt. Sie stellen auf dem Querschnitt gewöhnlich normal, öfter auch ein wenig schräg orientierte kollaterale Bündelchen dar, selbst wenn die Hauptstränge bikollateral sind, wie z. B. bei *Carduus nutans* (vgl. Fig. 7).

Die trachealen Elemente des Holzteiles sind in den Knoten-anastomosen Tracheiden oder kurzgliederige Gefäße (beiderlei Elemente z. B. bei *Polygonum divaricatum* vorhanden); in den internodialen Anastomosen kommen ebenfalls Tracheiden (vgl. die Zeichnung von *Carduus nutans*, Fig. 8) oder Gefäße (z. B. bei *Chelidonium maius*, Fig. 9) oder auch beides vor (*Corydalis nobilis*, größere Anastomosen von *Carduus nutans*).

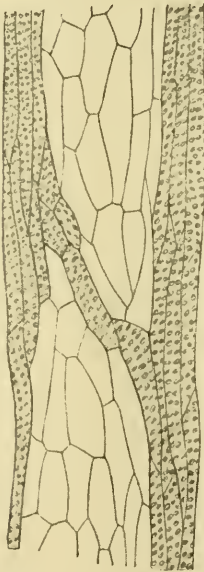
Zusammenstellung der Hauptresultate.

1. Es ist eine weitverbreitete Eigenschaft der krautigen Dicotylen, ihren primären Gefäßbündelverlauf, wenn nötig, durch

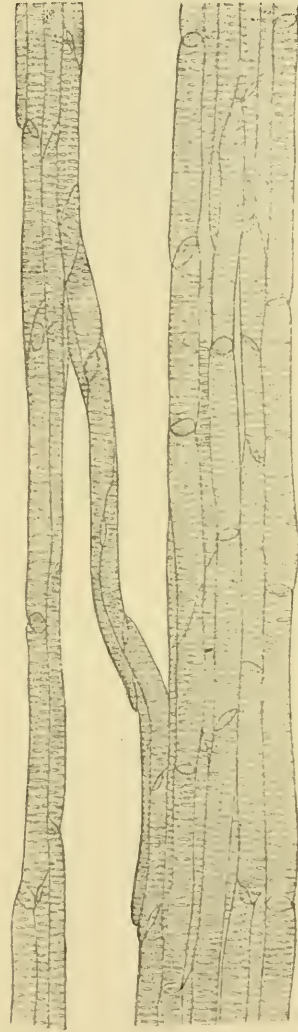
1) DE BARY, Vergl. Anat., p. 245.

nachträgliche Veränderungen derart zu modifizieren, daß in mittleren und unteren Stengelteilen sämtliche in einem Knoten vorhandenen Stränge, eingerechnet die dort eintretenden Spurstränge, innerhalb weniger aufeinanderfolgender Stengelglieder (Knoten oder Internodien) miteinander in seitlicher Verbindung stehen. Die Anzahl dieser Knoten oder Internodien überschreitet gewöhnlich die Zahl 5, oft auch die Zahl 4 nicht.

2. Die Verbindung der axialen Bündel kann auf ver-



Textfig. 8. *Carduus nutans*. Tangentialansicht des Gefäßteiles einer Bündelanastomose zwischen zwei starken Stengelbündeln, von denen nur wenige Elemente gezeichnet sind. Vergr. 97.



Textfig. 9. *Chelidonium majus*. Gefäßteil einer Bündelanastomose zwischen zwei starken Stengelsträngen, von denen nur einige Elemente gezeichnet sind. Tangentialansicht nach einem durchsichtig gemachten Präparat. Vergr. 45.

schiedene Art und Weise zustande kommen, man kann danach die dicotylen Kräuter in die oben aufgeführten Typen einordnen.

3. Diese Typen der Bündelverbindung stehen in gewissen Fällen mit den systematischen Gruppen in Korrelation, während in anderen Fällen eine derartige Beziehung vermißt wird.

4. Dagegen ist es nicht gelungen, eine ökologische Bedeutung der verschiedenen Typen festzustellen.

5. In physiologischer Beziehung schreiben wir den Leitbündelverbindungen in vielen Fällen eine gewisse Bedeutung für die Festigung des Pflanzenkörpers zu, betrachten diese aber als Nebenfunktion und sehen ihre Hauptfunktion darin, daß sie eine leichtere seitliche Verteilung des Wassers und der Nährsalze, vielleicht auch noch anderer geleiteter Stoffe über das axiale Leitungssystem ermöglichen.

6. Bei Formen, welche im Knoten oder an der Basis der Achselsprosse Anschwellungen aufweisen, scheint eine nahe Beziehung der Anschwellungen zum Leitsystem vorhanden zu sein; es werden in oder direkt unter den Anschwellungen vollkommene Gefäßbündelgürtel gefunden, wenn nicht ein solides Bündelrohr vorhanden ist.
