# Ein Beitrag zur Kenntnis der Leitbündel im Rhizom monokotyler Pflanzen.

Von

### Dr. Walther Laux.

(Hierzu Taf. II. und III.)

#### I. Einleitung.

Wie bekannt, zeigen die Leitbündel einer Anzahl rhizombildender Monokotyledonen in verschiedenen Teilen der Pflanze einen erheblich verschiedenen Bau. Während sie in den oberirdischen Internodien und in den Laubblättern dem collateralen Typus angehören, d. h. ihre beiden Hauptteile, das Xylem und das Phloëm, in Einzahl so nebeneinander gelagert zeigen, dass keines vom anderen ganz umfasst wird, zeigen die Bündel der Rhizome entweder sämtlich oder zum Teil einen concentrischen Bau, d. h. ihr Phloëm nimmt den mittleren Teil des Bündels ein und wird vom Xylem allseitig umschlossen.

Da vor drei Jahren, als ich diese Arbeit im Pflanzenphysiologischen Institute hiesiger Königl. Friedrich-Wilhelms-Universität begann, im ganzen nur dürftige und in der Litteratur weit zerstreute Angaben über den Bau der concentrischen Monokotylen-Bündel und ihr Verhältnis zu den collateralen Bündeln der oberirdischen Teile vorlagen, entschloss ich mich, auf den Rat des Herrn Prof. Kny, sie einer eingehenden Untersuchung zu unterwerfen. Ich beschränkte mich dabei zunächst auf den schon mehrfach untersuchten Acorus Calamus und einige engere Verwandtschaftskreise, wie sie die Familien der Juncaceen und Cyperaceen darbieten. Die Fortsetzung der Untersuchung, welche aus äusseren Gründen zu einem vorläufigen Abschlusse gebracht werden musste, behalte ich mir für die nächste Zeit vor.

Bei der Bearbeitung des Themas wurden folgende Fragen ins Auge gefasst und, so weit es mir möglich war, zu beantworten versucht:

- 1) Sind die concentrischen Monokotylen-Leitbündel in ihrer extremsten Form, wie sie z. B. im Rhizom von Acorus Calamus, Juncus silvaticus, Carex arenaria vorkommen, von den collateralen Bündeln der oberirdischen Teile nur durch die Anordnung ihrer beiden Hauptbestandteile (Xylem und Phloëm) oder auch durch Art und Qualität der Elementarorgane verschieden?
- 2) In welcher Weise gehen die collateralen Bündel bei ihrem Eintritt in das Rhizom in die concentrischen Bündel über? Ist dieser Uebergang ein allmählicher oder plötzlicher? In welcher Region findet er

statt? Kann ein und dasselbe Bündel in mehrfacher Wiederholung aus einem collateralen in ein concentrisches übergehen und umgekehrt? Wenn dies der Fall ist, welche Bedeutung besitzt dies für die Pflanze?

- 3) Zeigen sich auch auf demselben Rhizom-Querschnitte Uebergänge vom collateralen Typus zum concentrischen? Welche Beziehungen weisen solche Uebergänge zum Verlaufe der Bündel und zu ihrer Entwickelungsfolge auf?
- 4) Besitzen die Rhizome aller Arten eines und desselben Verwandtschaftskreises (z. B. der Gattungen Juncus und Carex) denselben Bau ihrer Leitbündel, und falls sich erhebliche Verschiedenheiten finden, lassen sich dann enge Beziehungen zwischen dem Bau und der Lebensweise der Arten erkennen?

Zur Untersuchung benutzte ich teils lebende Pflanzen, die dann in Spiritus conservirt wurden, teils Herbariumsmaterial. Erstere wurden mir in bereitwilligster Weise aus dem hiesigen Königl. botanischen Garten zu Schöneberg gewährt, letzteres habe ich, teils durch Vermittlung des Herrn Lehrer P. Sydow aus dem botanischen Tauschverein der Provinz Brandenburg erworben, teils — besonders Carices aus Oberbayern und Tyrol — überliess mir dasselbe Herr Prof. Kny.

#### II. Litteratur.

Die Unterscheidung der Leitbündel in concentrische und collaterale gehört erst der neueren Zeit an, wenn auch die Thatsache ihres Vorkommens bereits lange bekannt war. Die erste Erwähnung, und zwar in Form einer Erklärung von Abbildungen, findet sich, soweit ich die Sache verfolgen konnte, in dem Tafelwerke von Link<sup>1</sup>), welcher auf Tafel V, Fig. 2 einen Querschnitt des Rhizoms von Iris germanica darstellt; in der Erklärung zu dieser Abbildung sagt er: Die Spiroiden bilden einen ganzen oder halben Ring um den Bast. Solche Bündel kommen nicht selten in Rhizomen vor und werden auch im Knollstock gefunden. Nie sah ich sie im Stamme." In der Beschreibung zu Fig. 9, einer Abbildung des Querschnitts des Knollstocks von Cyperus aureus, der vor kurzem aus dem Keim erwachsen war. sagt er in unklarer Form: "Er besteht aus Parenchym, aus dem Spiralgefässe in gerader Linie nach dem Würzelchen fortgehend.2) Andere Spiralgefässe bilden Ringe und verschiedene Bogen, woraus Blätter werden. (3) Auf Tafel IX, Fig. 6 findet sich endlich noch ein

<sup>1)</sup> Link: "Icones anatomico-botanicae." 1837-42.

<sup>2)</sup> Wie aus der Abbildung selbst ersichtlich, ist hiermit die Abzweigung eines Leitbündels in eine Nebenwurzel gemeint; es ist durch den Schnitt nur die Partie des Xylems getroffen worden.

<sup>3)</sup> Hierunter versteht der Verfasser die durch den Schnitt horizontal getroffenen concentrischen Leitbündel und die Uebergangsformen mit halbmondförmigem Xylem.

typisch concentrisches Leitbündel abgebildet aus dem Knollstock von Papyrus antiquorum. In der Beschreibung spricht der Verfasser indes nur über die verschiedene Färbung der Gefässe, die in der Mitte ungefärbt, im Umfange braun gefärbt seien. Aus diesen Citaten ersieht man, dass Link die Thatsache von dem Vorhandensein verschiedenartig gebauter Leitbündel zwar schon bekannt war, dass er aber das Vorkommen von anderen als den in den oberirdischen Stämmen sich findenden Bündeln für eine Abnormität ansieht, welcher er keine Bedeutung beimisst.

In ganz ähnlicher Weise, nur noch deutlicher und geradezu als Ausnahme, erwähnt sodann Treviranus in seiner "Physiologie der Gewächse<sup>(1)</sup> jene jetzt als concentrischen Typus bezeichnete Form der Leitbündel und zwar in einem besonderen Abschnitte unter "Abänderungen", nachdem er in den vorhergehenden §§ über den "allgemeinen Bau der Monokotyledonen" und die "Zusammensetzung der Faserund Gefässbündel" sich verbreitet, ohne indes jene beiden Typen mit charakteristischen Namen zu belegen. Zuerst erwähnt er nämlich jene kleinsten Bündel2), welche häufig die Peripherie einnehmen, oder auch mit den grossen Leitbündeln alterniren und jetzt als "Bast-Bündel" oder "Sklerenchym-Bündel" bezeichnet werden, da ihnen sowohl das Xylem, als auch das Phloëm mangelt, als Ausnahme von den regelmässig gebauten Gefässbündeln, indem er sie als einzig aus "fibrösen Röhren" gebildet bezeichnet. Sodann giebt er eine genauere Beschreibung von grossen Bündeln, wiederum, ohne die Arten zu nennen, bei denen er dieselben beobachtet hat, indem er sagt: "Den hei weitem grössten Teil von jeglichem Bündel machen teils fibröse Röhren, teils verlängerte Zellen aus. Jene formiren gemeiniglich einen halbmondförmigen Körper, entweder bloss an der Aussenseite oder zugleich an der Innenseite des Bündels (also mechanische Zellen, Bastbeleg, auf Querschnitten als Bastsichel erscheinend), während der weitere Umfang desselben und seine übrige äussere Substanz durch die verlängerten Zellen (vermutlich Tracheïden) gebildet wird. Von diesen nun eingeschlossen sind die Gefässe und die Zellen für den eigenen Saft (letztere zum grossen Teile = Phloëm). "Zwischen den "fibrösen Röhren" und den "verlängerten Zellen" macht er keinen wesentlichen Unterschied. "Die Körper, welche ich als "fibröse Röhren" und "verlängerte Zellen" bezeichne," sagt er, "unterscheiden sich auf einem Längsabschnitte nicht weiter, als insofern jene eine weisse Farbe haben und mehr in die Länge gezogen sind, als diese, welche ins Gelbliche schimmern und deren Extremitäten minder zugeschärft sind. - Bedeutender zeigt sich der Unterschied der "fibrösen Röhren" und "verlängerten Zellen" auf Querschnitten, indem die Höhle (d. i. das Lumen) von jenen dann we-

<sup>1)</sup> Treviranus: "Physiologie der Gewächse" I, 1835. S. 195.

<sup>2)</sup> Welche Arten der Verfasser hierbei im Auge hat, ist nicht ersichtlich.

gen Dicke ihrer Wände nur als ein Punkt erscheint, während bei den anderen das Verhältnis der Wand und der Höhle so, wie bei den Zellen überhaupt ist." Concentrische Bündel endlich, aber, wie schon erwähnt, nicht unter diesem Namen, beschreibt er blos bei dem Rhizom von Carex arenaria, indem er sagt: "Im Rhizom von Carex arenaria z. B. nimmt den Umfang der im Durchschnitt runden Bündel eine Lage von Fasern ein (d. i. Scheide mechanischer Zellen), die Gefässe bilden einen Mittelring und Behälter für den eigenen Saft die Centralsubstanz." Auf Tafel III, Fig. 26 finden sich auch zwei derselben abgebildet und folgendermassen, der Anschauung des Verfassers gemäss, erklärt, nämlich die aus mechanischen Zellen bestehende Scheide als aus "fibrösen Röhren" bestehend, das Xylem als "Gefässe" und das Phloëm als "eigentümliche Saftbehälter eigener Art, so den Mittelpunkt des Holzbündels einnehmen." Hieran schliesst dann der Verfasser noch eine ziemlich genaue und mit den heutigen Anschauungen übereinstimmende Beschreibung des sogenannten collateralen Leitbündels, der auf Tafel III. Fig. 27 eine Abbildung eines Bündels auf dem Querschnitte des Stengels von Arundo Donax zur Erläuterung beigefügt ist.

In den Arbeiten der nun folgenden Forscher, welche sich mit der Untersuchung von Leitbündeln beschäftigt haben, findet sich nunmehr fast überall nach dem Vorgange von Sachs eine scharfe Trennung beider Typen, des collateralen und des concentrischen; auch beginnt man den Uebergangsformen von einem in den anderen Typus, die sich oft sogar auf ein und demselben Querschnitt finden und die Annahme wahrscheinlich machen, es seien beide Formen aus einer, nämlich die concentrische Form aus der collateralen entstanden oder umgekehrt, volle Aufmerksamkeit zu schenken. Hiermit entsteht nunmehr auch der Streit über den Wert jener Scheidung der Leitbündel in collaterale und concentrische. So hält z. B. de Bary streng fest an der Einteilung der Bündel in collaterale und concentrische, wobei er hervorhebt, dass die concentrische Form aus der collateralen entstanden sei und zwar durch allmähliche Umlagerung des anfangs nur parallel neben gelagerten Xylems um das Philoëm. Man müsse, trotzdem das eine Bündel nur eine Umänderung des anderen sei, an jener Einteilung festhalten. 1)

Russow dagegen spricht sich in seinen "Vergleichenden Untersuchungen"<sup>2</sup>) dahin aus, auch diejenigen Leitbündel, deren Phloëm vom Xylem umgeben ist, dem collateralen Typus unterzuordnen anstatt in ihnen Repräsentanten eines eigenen Haupttypus zu sehen, etwa einen Gegensatz zu den Leitbündeln, dessen Xylem vom Phloëm umschlossen wird. Er begründet diese seine Ansicht damit, dass auch bei diesen

<sup>1)</sup> De Bary: "Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane" S. 352. § 104.

<sup>2)</sup> Russow: "Vergl. Untersuchungen etc." 1872. S. 153. Mém. de l'Académie des sc. à St. Pétersbourg. VII Série. Tome XIX.

concentrischen Bündeln erstens die Entwicklungsrichtung des Xylems bezüglich der Stellung im Organ, wie bei den collateralen Bündeln. centrifugal sei und dass zweitens die Stellung der Protoxylem- und Protophloëmzellen nicht nur dieselbe wäre, wie bei jenen Bündeln, sondern auch in Bezug auf die Stellung des Xylems und Phloëms zu einander ganz allmähliche Uebergänge von der Nebeneinanderlagerung des Xylems und Phloëms bis zum vollständigen Umschlossensein des letzteren vom ersteren stattfänden. Als Beispiele für diesen Typus führt der Verfasser bereits an dieser Stelle Calodracon und die Rhizomleitbündel der meisten Cyperaceen und Juncaceen an.

In seiner drei Jahre später erschienenen Jubiläumsschrift<sup>1</sup>) teilt Russow die Leitbündel "mit deutlicher Differenzirung in Xylem und Phloëm" ein in "einfache" und in "zusammengesetzte". Die erste Gruppe der einfachen Leitbündel, die hier nur in Betracht kommen, charakterisirt er folgendermassen: "Je eine Protoxylem- und Protophloemzellengruppe einander diametral gegenübergestellt an den Polen des rundlichen, elliptischen oder eiförmigen Querschnitts. Entwicklungsrichtung des Xylems wie Phloëms rein centripetal, d. h. zum Centrum des Leitbündels hinstrebend." Erst bei der weiteren Einteilung dieser Gruppe, also in zweiter Linie, nimmt er Rücksicht auf die Lagerung des Xylems zum Phloëm, indem er folgende zwei Unterabteilungen aufstellt:

- "a) Xylem und Phloëm collateral; die an das Phloëm grenzende Fläche des Xylems eben, concav oder convex (sehr selten).
  - a) mit Cambiumstreifen.
  - β) ohne Cambiumstreifen (geschlossene Leitbündel).
- b) Phloëm vom Xylem umschlossen; nur bei geschlossenen Leitbündeln mehrerer Monokotyledonen: In den Rhizomen der Cyperaceen. Juncaceen, Irideen, einiger Aroideen, Smilacineen, Liliaceen und Ophiopogoneen.«

Ihm erscheint es nicht opportun, die später von Falkenberg als Uebergänge bezeichneten Formen, d. h. die mit halbkreis- oder halbmondförmiger Anordnung des Aylems auftretenden Leitbündel, dem collateralen Typus zuzuzählen; im Gegenteil geben dieselben für ihn einen Anlass, die Sachs'sche Einteilung nach der Anordnung des Xylems und Phloëms, wenigstens nicht in erster Linie, als grundlegend zu betrachten. Auf S 32 heisst es wörtlich: "Diese neuerdings von Sachs angenommene Bezeichnung (nämlich "collaterale" Leitbündel) entspricht nicht in allen Fällen der Sachlage, woher ich es in der obigen Einteilung vermieden habe die Lagerung des Xylems und Phloëm zu einander in erster Linie zu berücksichtigen. In den Rhizomen meh-

<sup>1)</sup> Russow: "Betrachtungen über das Leitbündel- und Grundgewebe aus vergleichendem morpholog. und phylogenet. Standpunkt." 1875. Jubiläumsschrift der Kais. Universität zu Dorpat.

rerer monokotyler Gewächse nämlich verlängern sich die anfänglich divergirenden Xylemschenkel soweit, dass sie nunmehr convergirend um das Phloëm ringförmig zusammenschliessen. An einem und demselben Rhizomquerschuitt erblickt man alle möglichen Mittelstufen zwischen den Leitbündeln mit collateralem Xylem und Phloëm und denen, deren Phloëm vom Xylem gänzlich umschlossen wird." Als Pflanzen, bei denen diese Art von Leitbündeln, die er als einfache bezeichnet und nicht mit zusammengesetzten Bündeln, bei denen gleichfalls der Phloëmkörper von einem Xylemringe umschlossen ist, verwechselt wissen will, vorkommt, führt er folgende auf: "Ausser bei Calodracon, das bereits von Nägeli genannt wird, die Rhizome der Cyperaceen, Juncaceen, Irideen, Liliaceen (Allium nutans), Smilacineen (Smilacina, Convallaria, Polygonatum), Aspidistreen (Plectogyne variegata), Ophiopogoneen (Flueggea japonica), Eriocauloneen (Paepalanthus) und Aroideen (Acorus Calamus und A. gramineus): ferner noch die Stammleitbündel von Alisma Plantago." Des Verfassers Auffassung unterscheidet sich wenig von der Falkenbergs. Er lässt jene Uebergangsformen in entgegengesetzter Weise zu Stande kommen, indem er vom collateralen Bündel ausgehend, das concentrische Bündel sich durch gradatim fortschreitende bis endlich vollständig ringförmige Umlagerung des Xylems bildend vorstellt.

Die Leitbündel der Monokotyledonen teilt Russow ferner ein, abgesehen von der oben gegebenen Einteilung, in solche, deren Gefässe unter einander nahezu gleich weitlichtig (Liliaceentypus) oder sehr ungleich weitlichtig sind (Gramineen-, Asparageen-, Palmen-, Scitamineen-Typus).

Es leuchtet ein, dass eine Einteilung der Leitbündel nach der gleichen oder ungleichen Weitlichtigkeit ihrer Gefässe mindestens ebensolche Schwierigkeiten darbietet, als dieselben in concentrische oder collaterale zu scheiden; finden sich doch diese von Russow herangezogenen Unterscheidungsmerkmale, wie er auch selbst hervorhebt (a. a. O. S. 36), stets nur an den grossen Leitbündeln eines Organs, sei es eines Stammes oder eines Blattes, während die peripherischen oft ganz beträchtliche Abweichungen zeigen. Hierzu wäre noch im allgemeinen zu bemerken, dass der Bau der Leitbündel im Rhizom oft anders, als im oberirdischen Stamme und hier meist anders als im Blatte ist, der Verfasser also bei einer Classificirung der Gewächse nach ihrem Leitbündeltypus vor allem genau anzugeben hätte, ob er die Einteilung nach den Rhizomleitbündeln, den Stammleitbündeln u. s. w. beabsichtige.

Mit den Uebergangsformen von einem Typus in den anderen beschäftigt sich eingehender wohl zuerst Falkenberg<sup>1</sup>), ohne wie Russow

<sup>1)</sup> Falkenberg: "Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monokotyledonen." 1876.

wegen des Vorhandenseins derselben an der Sach s'schen Einteilung der Leitbündel zu rütteln. Falkenberg erwähnt zuerst der beiden Typen von Leitbündeln, des collateralen und des concentrischen, und fährt dann fort: "Zwischen beiden Typen der Zusammensetzung finden sich Uebergänge. indem die Stränge mit concentrischer Anordnung der Gefässe und Cambiformzellen in dem Grade, wie sie sich ihrem Austritt aus dem Centralcylinder nähern, auch allmählich ihre Gefässe auf der äusseren Seite verlieren und so die Structur des anderen Typus mit collateraler Anordnung der Cambiformzellen und Gefässe annehmen. In den collateral gebauten Strängen treten geringe Abweichungen in der Anordnung der Gefässe auf; bisweilen bilden dieselben ein Bündel, das auf dem Querschnitt die Form eines Halbkreises zeigt, oder die eines Halbmondes, der die Cambiformzellen zur Hälfte umfasst, oder das Bündel von Gefässen ist in der Richtung des Stengelradius bedeutend verbreitert. Stets befinden sich die engen Spiralgefässe an der inneren Seite des Bündels und die weiteren Gefässformen schliessen sich an sie nach aussen an." Aus diesen Ausführungen geht hervor, das Falkenberg sich mit der Sachs'schen Einteilung in collaterale und concentrische Leitbündel einverstanden erklärt, und dass er die Zwischenformen als Uebergänge betrachtet.

Einige Jahre später, nachdem Russow und Falkenberg ihre anatomischen Arbeiten über Monokotyledonen bekannt gegeben hatten, veröffentlichte A. Guillaud im Jahre 1878 seine "Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les Monocotylédones«1), ohne indes wie er in einem Postscriptum bemerkt, im Stande gewesen zu sein, die Arbeiten jener beiden genannten Forscher noch zu berücksichtigen.

Der Verfasser vermeidet eine Scheidung der Leitbündel in concentrische und collaterale, wie es scheint absichtlich, und zwar, wie ich glaube deshalb, weil es ihm nicht darauf ankommt verschiedene Classen und Typen von Leitbündeln aufzustellen, sondern die Bestandteile der Bündel der Monokotyledonen mit denen der Dikotyledonen zu identificiren. Dass er indessen diejenige Form des Leitbündels, die man als concentrisch bezeichnet und die mit einigen Ausnahmen den Rhizomen der Monokotyledonen allein zuzukommen scheint, ebenfalls als die typische dieser Pflanzen betrachtet, beweisen seine Worte:2) "Dans les faisceaux des Monocotylédones, la région du phloème n'est pas tout à fait en avant, mais au milieu même du faisceau; la région du xylème n'est pas seulemeut en arrière, mais tout autour; elle enveloppe complètement le phloème comme d'un anneau." Ferner erwähnt er auch der Uebergangsformen, d. h. derjenigen Bündel, in denen der Gefässteil den Siebteil nicht als völlig geschlossener Ring umgiebt

<sup>1)</sup> Annales des sciences nat. Série VI. Tome V. 1878.

<sup>2)</sup> loc. cit. pag. 152.

und erklärt dieselben nach seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an den Rhizomen von Polygonatum vulgare, Convallaria majalis, Iris amoena und anderer Monokotyledonen, als dadurch entstanden, dass sich das Xylem von den "vaisseaux déroulables," d. h. den Erstlingsgefässen, ausgehend allmählich, erst hufeisenförmig, dann einen geschlossenen Ring bildend, um das Phloëm herumgelagert habe; diese "seconde portion du xylème" besteht nunmehr aus "vaisseaux indéroulables, poreux" und hauptsächlich aus "cellules lignenses."

Bei Gelegenheit der Besprechung der von Schwendener eingeführten, von mechanischem Gesichtspunkte ausgehenden Bezeichnung des Phloëms und Xylems in ihrer Gesamtheit als Mestom und der dieses oft begleitenden Mestomscheide, des Stereom, welches Guillaud "stereème" genannt wissen will, erwähnt er sodann noch einmal den concentrischen Bündeltypus, indem er sagt: Ein zweiter Typus (den ersten bilden jene Bündel, die einer Mestomscheide entbehren) ist der. wo das Phloëm in der Mitte liegt, eingeschlossen von zwei übereinandergelagerten Ringen (deux anneaux superposés), der eine aus Xylem, der andere aus "stereème" gebildet. Als dritten hierher gehörigen Typus nennt er jene oben bereits erwähnten Uebergangsformen, wenn sie von "Bastsicheln" oder einzelnen Sklerenchymbündeln begleitet werden. Die collateralen Bündel endlich, sofern sie rings von einer Mestomscheide umschlossen sind, bilden den vierten Typus und nähern sich den Verhältnissen, wie sie sich bei den Umbelliferen finden. Zum Schluss giebt er dann noch eine genaue Aufzählung und tabellarische Uebersicht der unter die beiden von topographischem Gesichtspunkte ausgehenden von Nägeli eingeführten Begriffe des Phloëms und des Xylems zu rechnenden Gewebe. Die Bezeichnungen "collaterale" und "concentrische" Bündel wendet er indes, wie gesagt, nirgends an.

Auch Wladislaw Rothert hat in seiner jüngst erschienenen Abhandlung¹), obgleich er im übrigen für die Einführung einer Fülle von neuen Bezeichnungen plaidirt, die bewährte Sach s'sche Einteilung der Leitbündel in collaterale und concentrische beibehalten. Er teilt²) die Leitstränge in einfache und zusammengesetzte; "die letzteren wiederum sind entweder einfach-zusammengesetzt (wenn sie aus einem Phloëm- und einem Xylemteil bestehen), oder mehrfach-zusammengesetzt (wenn sie aus einem Xylem- und zwei Phloëmteilen oder aus zwei Xylem- und einem Phloëmteil bestehen); "in den einfachzusammengesetzten ist die Lagerung von Xylem und Phloëm entweder collateral oder concentrisch (das Phloëm rings vom Xylem umgeben). Zu diesen beiden Bezeichnungen hat er noch folgende Bemer-

<sup>2)</sup> W. Rothert: "Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Differenzen im primären Bau der Stengel und Rhizome krautiger Phanerogamen etc." Dorpat 1885.

<sup>2)</sup> a. a. O. S. 27.

kungen hinzugefügt: "In den collateralen Leitsträngen grenzen Diktyom (d. i. Phloëm) und Tracheom (d. i. Tracheen und Tracheïden) wohl nie unmittelbar an einander, sondern sind durch ein oder mehrere Schichten Inom (d. i. Fasergewebe) getrennt. Meist ist dieses Inom Hapalom (d. i. dünnwandiges, unverholztes Inom), gehört also zu den Leitzellen, in manchen Fällen indessen ist dasselbe typisches Sklerenchym (bei Orchideen, Gramineen, Cypereen), durch welches Xylem und Phloëm vollständig oder unvollständig von einander getrennt werden. Trotzdem empfiehlt es sich beide zusammen als einen zusammengesetzten Leitstrang aufzufassen, da sie nichtsdestoweniger als zusammengehöriges, gegen das umgebende Gewebe mehr oder weniger deutlich abgegrenztes Ganze erscheinen." Zu der Bezeichnung "concentrische" Leitbündel bemerkt noch der Verfasser: "Die sogenannten concentrischen Leitstränge der Gefässkryptogamen, in denen das Xylem vom Phloëm umgeben ist, sind contrahirte Systeme von collateralen, bicollateralen oder einfachen Leitsträngen.«

# III. Begriff des collateralen und des concentrischen Bündels. Trennung des concentrischen Typus in den perixylematischen und den periphloëmatischen; Verbreitung beider.

Bevor wir auf den speciellen Teil, die eigenen Untersuchungen, näher eingehen, mögen noch einige Bemerkungen über die Begriffe des collateralen und des concentrischen Bündels vorausgeschickt werden. Bekanntlich versteht man in neuerer Zeit, nach Sachs' Vorgang, in der Pflanzenanatomie unter collateralen Leitbündeln solche, deren beide Hauptbestandteile, der Siebteil und der Gefässteil, mit einem Teile ihrer Oberfläche der Länge nach an einander und mit den übrigen Teilen derselben an anderes Gewebe grenzen, als concentrische Leitbündel dagegen diejenigen, in denen der eine jener beiden Teile die Mitte einnimmt und von dem anderen rings umgeben wird (vgl. De Bary, Vergl. Anatomie etc. S. 331 und S. 352). Mag nun, wie dies meist bei den Farrnkräutern der Fall ist, das Phloëm das Xylem umschliessen, oder umgekehrt, wie bei vielen Rhizomen monokotyler Pflanzen, das Xylem das Phloëm als Ring umgeben, beide Formen werden als concentrisch bezeichnet. Hierin scheint mir nun ein Uebelstand zu liegen, der der Abhilfe bedarf. Wenn man auch in einer Arbeit, die nur von Monokotyledonen handelt, unter concentrischen Bündeln schlechthin die fast allein dieser Pflanzenklasse angehörende Form, d. h. diejenige verstehen wird, wo das Xylem das Phloëm kreisförmig umgiebt, so genügt doch die einfache Bezeichnung "concentrisches Leitbündel" nicht immer, um eine klare Vorstellung von dessen Bau zu gewinnen. Um jeden Zweifel darüber auszuschliessen, welche der beiden möglichen concentrischen Formen gemeint sei. möchte ich für die concentrischen Leitbündel der Filicinen den Ausdruck "periphloëmatische" und für die der Monokotyledonen "perixylematische" vorschlagen. Diese beiden Bezeichnungen bedürfen weiter keiner Erklärung und wenn sie sich auch gerade nicht durch Kürze auszeichnen, so bieten sie jedenfalls den Vorteil grösserer Schärfe.

Was die Verbreitung jener beiden concentrischen Bündelformen anbetrifft, so finden sich die periphloëmatischen Bündel nach De Bary's Angaben¹) bei einzelnen Dikotyledonen mit anomalem Bündelverlauf (mark- und rindenständige Bündel der Melastomaccen; die Stammbündel der Gunnera-Arten), vereinzelt bei Cycadeen (kleine Bündel im Blattstiel von Dioon) und sind charakteristisch für die gesamte Farngruppe mit wenigen Ausnahmen (wie Ophioglossaceen, Osmundaceen).

Die perixylematischen Bündel kommen vor in den Rhizomen mancher — aber nicht aller — Monokotyledonen, z. B. Iris germanica, Cyperus aureus, Papyrus, Carex arenaria, nicht aber z. B. bei C. disticha und C. hirta.²) Diese Angaben lassen sich nun dahin erweitern, dass man jetzt wohl mit Sicherheit behaupten darf, dass der weitaus grösste Teil der Monokotyledonen-Rhizome mit perixylematischen Bündeln ausgerüstet ist. Hinlänglich bekannt ist das Auftreten perixylematischer Bündel beim Dickenwachstum von Dracaena und Aletris³); bei anderen durch secundäres Dickenwachstum ausgezeichneten Monokotyledonen (Yucca und Dioscorea) sind auch die secundären Bündel meist collateral gebaut.

Im Stengel von Vanilla planifolia kommen gleichfalls nach

den Zeichnungen von Morot4) perixylematische Bündel vor.

Auch bei Dikotyledonen finden sich, allerdings sehr vereinzelt, völlig normal gebaute perixylematische Bündel. Zuerst macht Nägeli<sup>5</sup>) auf ein solches Vorkommen aufmerksam, indem er die markständigen concentrischen Bündel von *Phytolacca dioica* beschreibt. Ferner finden sich nach den Angaben von Albert Meyer<sup>6</sup>) im Stengel von Ranunculaceen (*Thalictrum*-Arten) Leitbündel von perixylematischem Bau. Marié<sup>7</sup>) giebt diesen Bau nur für die Bündel der Blattstiele von *Thalictrum*-Arten an.

Auch Moebius beobachtete bei Dikotyledonen perixylematische

<sup>1)</sup> De Bary: "Vergl. Anatomie etc." 1877. S. 352. § 105.

<sup>2)</sup> De Bary: a. a. O. S. 352. § 104.

<sup>5)</sup> De Bary: a. a. O. S. 636. und Kny: "Text zur VII. Abt. der bot. Wandtafeln. S. 339 ff. Daselbst findet sich auch die weitere Literatur verzeichnet.

<sup>4)</sup> Morot: Ann. des sc. nat. Série VI. Tome XX. Tafel X, fig. 10.

<sup>5)</sup> Nägeli: "Beiträge zur wissenschaftl. Botanik." I. S. 15.

<sup>6)</sup> Albert Meyer: "Beiträge zur vergl. Anatomie der Ranunculaceen." Inauguraldissertation. Marburg 1884. S. 26.

<sup>7)</sup> P. Marié: "Recherches sur la structure des Renonculacées." Ann. des sc. nat. 1884. Série VI. Tome XX. S. 39.

Bündel. In seiner Arbeit: "Weitere Untersuchungen über monokotylenähnliche Ervugien (1) sagt er über die markständigen Leitbündel von Ervngium Serra Chmss. et Schleht. (S. 597): "Das Eigentümliche aber liegt nicht nur in dem Auftreten der markständigen Bündel (im unteren Teile der Inflorescenzaxe), sondern auch in dem Bau derselben (Tafel XXXVI Fig. 2); denn sie sind nicht collateral, sondern mehr oder weniger concentrisch, so zwar, dass das Xylem in einem fast oder vollständig geschlossenen Kreis das Phloëm umgiebt." Im unteren Teile des Schaftes finden sich nach seiner Angabe ferner auch Bündel, von vollständig concentrischem Bau, welche nicht dem Marke angehören (a. a. O. S. 598).

Morot führt ferner das Vorkommen markständiger concentrischer. d. h. perixylematischer, Bündel an bei Melastomaceen, Araliaceen, Umbelliferen, Begonien, Mamillarien, Orobanchen (a. a. O., S. 296).

In jüngster Zeit endlich wurden, laut mündlicher Mitteilung, perixylematische Leitbündel von Kny in den Fruchtstielen von Cucurbita Pepo gefunden, welche vielleicht der Verschmelzung mehrerer collateraler Bündel ihren Ursprung verdanken; von Wieler in den Blattstielen von Aesculus Hippocastanum, welche denjenigen im Rhizome von Carex arenaria ganz ähnlich sind.2)

#### IV. Specieller Teil.

A. Acorus Calamus L.

Die Reihe der Forscher, welche sich mit der Anatomie von Acorus beschäftigt haben, eröffnet, soweit ich finden konnte, Van Tieghem. In seinen "Recherches sur la structure des Aroidées"3) aus dem Jahre 1866 findet sich die genaue Beschreibung der Anatomie von Acorus gramineus. Da, wie der Verfasser sagt, sich diese Pflanze in ihrem anatomischen Verhalten von Acorus Calamus nur unwesentlich unterscheidet, müssen die auf sie bezüglichen Angaben Van Tieghem's hier berücksichtigt werden. Acorus Calamus weicht nach genanntem Forscher nur durch das "parenchyme lacuneux" und die schwache Entwicklung der sklerenchymatischen Elemente von Acorus gramineus ab, während die "zone génératrice" und die Art und Weise, in der dieselbe die "faisceaux circulaires" erzeugt, sowie die Verdopplung und Umbildung der letzteren in Blattleitbündel den bei Acorus gramineus geschilderten Verhältnissen völlig entsprechen. Die Gattung Acorus gehört in den vierten der Typen, welche Van Tieghem in der Familie der Aroideen teils nach ihren Leitbündeln, die er in einfache und zusammengesetzte scheidet, teils nach dem Vorhandensein einer "zone

<sup>1)</sup> Pringsheim, Jahrb. f. w. Botanik Bd. XVII, Heft 4.

<sup>2)</sup> Seit Niederschreiben dieser Arbeit erschien in Heft 1 Jahrg. V. (1887) der Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft eine Mitteilung von Moebius, in welcher eine Reihe von Vorkommnissen concentrischer Bündel zusammengestellt ist. Der von mir gegebene Litteraturbericht erfährt dadurch eine teilweise Erweiterung.

<sup>3)</sup> Ann. des sc. nat. Série V. Tome VI. pag. 170 ff.

W. Laux:

génératrice où se forment incessamment de nouveaux faisceaux aufstellt. Unter "zone génératrice" versteht er diejenige Region des Centralcylinders, die unmittelbar an die Scheide angrenzt und in der die Leitbündel meist dicht gedrängt liegen; Acorus gehört nun zu den "Aroidées à zone génératrice complète et permanente." Die Entwicklung eines Gefässbündels in dieser "zone génératrice" beschreibt der Verfasser folgendermassen: In der "zone génératrice" befindet sich anfangs ein Bogen aus eng an einander schliessenden "vaisseaux rayés" gebildet, mit der convexen Seite der Axe zugewendet. Dieser Bogen entwickelt sich allmählich durch Hinzufügen neuer Elemente an seinen beiden Enden zu einem Halbkreis, dann zu Dreiviertel eines Kreises. endlich zu einem Kreise selbst. In demselben Masse, wie dieser Kreis von Gefässen sich schliesst, wird derselbe allmählich von einem "anneau fibreux" umgeben, dessen Entwickelung ebenfalls auf der convexen Seite des Bogens seinen Anfang nimmt. Nun bildet die "zone génératrice" parenchymatisches Grundgewebe um das neue Gefässbündel und drängt dieses somit immer weiter gegen das Centrum, um alsbald an der Peripherie wieder ein neues Bündel in der eben beschriebenen Weise zu erzeugen. Sodann bilden sich noch auf der inneren Seite des Bündels, zwischen dem Sklerenchymringe und dem Kreise von Gefässen enge Gefässe mit verdickter Wandung, die "Tracheen", und nun erst ist die Entwicklung des Gefässbündels abgeschlossen. Die nunmehr in der Mitte des Centraleylinders befindlichen Leitbündel (les faisceaux du parenchyme médullaire) erleiden, bevor sie in die Blätter einbiegen, nach Van Tieghem's Darstellung, folgende Umbildung resp. Teilung. Nachdem das Bündel die oben beschriebene Structur auf eine längere Strecke beibehalten hat, werden die "Tracheen" auf seiner inneren Seite verdoppelt, und zugleich findet eine Verlängerung des ganzen Bündels im Sinne des Radius statt; darauf schnürt sich das Bündel ein, es nimmt also eine biscuitförmige Gestalt an und der Siebteil (le tissu cribreux) erzeugt im Niveau der Einschnürung eine sklerenchymatische Scheidewand (cloison fibreux), welche das Bündel nunmehr in eine äussere, der Centralcylinderscheide, und in eine innere, der Axe zugekehrte Hälfte trennt. Erstere besteht aus einem Sklerenchymring, einem Halbkreis 'von Gefässen (vaisseaux rayés) und einem centralen Siebteile, letztere ebenfalls aus einem nach aussen schwachen, nach innen dagegen sehr starken Sklerenchymringe, ferner aus einem inneren Siebteile und aus einem grossen Bündel von Spiralgefässen. Nunmehr verdoppelt sich die sklerenchymatische Scheidewand, und beide Hälften trennen sich. Das abgespaltene oder collaterale Bündel wendet sich nach aussen, durchläuft die "zone génératrice", trennt die Scheide und dringt in das Rindenparenchym ein, von wo es dann nach einiger Zeit in ein Blatt einbiegt, während das andere Bündel alsbald wieder seine ursprüngliche

Gestalt annimmt, die es vor der Abspaltung hatte und kann eventuell dann noch einmal ein collaterales Bündel abspalten. Indessen ist es bald erschöpft, seine Gefässe häufen sich alle in der inneren Ecke an, sich zu "Tracheen" umbildend, der Siebteil wird nach aussen gedrängt und das Bündel, auf die Form der Blattleitbündel zurückgeführt. wendet sich nach aussen und tritt aus dem Centralcylinder aus. Der Verfasser ist indes der Ansicht, dass nicht sämtliche Blattleitbündel durch eine solche Abspaltung von Rhizomleitbündeln, die in der "zone génératrice" entstanden sind, sich bilden. Diese Abspaltung eines collateralen Bündels von einem concentrischen Rhizom-Leitbündel ist auch durch kleine schematisch gehaltene Abbildungen veranschaulicht.1)

Die Untersuchungen Falkenberg's 2) beziehen sich vorzugsweise auf den Strangverlauf. Nachdem er die Verzweigung von Leitbündeln im allgemeinen beschrieben, geht er näher auf diese Verhältnisse bei den Aroideen ein, indem er sagt: "In völlig normaler Weise geht auch die Verzweigung der Fibrovasalstränge in den Aroideen bei Trécul's sogenannten "faisceaux composés" vor sich." Trécul unterscheidet nämlich, wie Falkenberg (S. 102) bei Gelegenheit der eingehenden Beschreibung der Anatomie von Calla palustris erwähnt, "faisceaux simples und faisceaux composés." Erstere seien z. B. bei Calla palustris jene Fibrovasalstränge, welche aus einem sehr grossen Bündel von Cambiformzellen bestehen, auf dessen innerer Seite sich wenig Gefässe befinden, häufig nur zwei bis vier an Zahl. Neben diesen Fibrovasalsträngen finden sich auf jedem Querschnitt durch das Rhizom einige Stränge von abweichendem Bau, indem sich bei ihnen neben der einen normal vorhandenen Gefässgruppe noch ein oder zwei andere derartige Gruppen an den Umfang des Cambiformbündels anlehnen. Letzteres sind Trécul's faisceaux composés. Verfolgt man einen derartigen Fibrovasalstrang weiter aufwärts im Stamme, so sieht man denselben sich spalten, indem sich die zuletzt erwähnten Gefässgruppen eines "faisceau composé" nebst den anliegenden Cambiformzellen loslösen und einen selbständigen Strang bilden. Diese Unterscheidung der Fibrovasalstränge der Aroideen in "einfache" und "zusammengesetzte," eine Unterscheidung, welche auch Van Tieghem aufgenommen hat, erklärt nun Falkenberg und zwar, wie aus seinen Bemerkungen hervorgeht, wohl mit Recht, für völlig wertlos, weil an den sogenannten zusammengesetzten Strängen bei einer Verfolgung nach abwärts die seitlichen Gefässgruppen nach und nach bis auf eine verschwinden und der "zusammengesetzte" Fibrovasalstrang nunmehr den Bau eines "einfachen" Stranges

<sup>1)</sup> Bei der Beschreibung der in der Rinde vorkommenden Bündel erwähnt Van Tieghem einer Scheide, die die einzelnen Leitbündel umgiebt. In den tafelförmigen Zellen dieser Scheide befindet sich je ein octaëdrischer Krystall von Calciumoxalat. Bei Acorus Calamus wurden solche Scheiden von mir nicht beobachtet.

<sup>2)</sup> Falkenberg: "Bau der Vegetationsorgane der Monokotyledonen." 1876.

annimmt. Der "zusammengesetzte" Strang ist mithin ein nur an einzelnen Stellen durch das Anlegen der unteren Enden anderer Stränge modificirter einfacher Fibrovasalstrang. Zugleich erwähnt er noch, dass bei diesem Anlegen der aus Cambiformzellen gebildete Teil beider Bündel sehr frühzeitig verschmilzt, während die Gefässe noch auf eine längere Strecke hin ihre Selbständigkeit bewahren, eine Thatsache, die auch von mir auf das Bestimmteste constatirt werden konnte. Aus alle dem geht also hervor, dass die von Trécul mit dem Ausdruck "faisceaux composés« bezeichneten Stränge keineswegs von den normalen einfachen verschieden sind, sondern nur einen relativ kurzen Abschnitt der letzteren ausmachen, welcher in seiner Structur durch das Anlegen eines oder auch zweier anderen normalen einfachen Stränge modificirt und complicirt erscheint. Der Verfasser hat bei dieser Betrachtung wohl nur die Zusammenlagerung zweier oder auch mehrerer collateralen Bündel im Auge gehabt, der Thatsache der Zusammenlagerung eines collateralen Bündels mit einem concentrischen thut ernirgends Erwähnung. Die übrigen Beobachtungen Falkenberg's über den Strangverlauf bei Acorus Calamus bieten für unsere Fragen weiter kein Interesse.

Auch Guillaud¹) erwähnt jene Thatsache der Anlagerung der aus den Blättern kommenden Leitbündel an solche im Rhizom befindliche, ohne indes näher darauf einzugehen. Einmal sagt er, im Centralcylinder befänden sich den in der Rinde vorkommenden Sklerenchymbündeln ähnliche kleine Bündel, welche sich an die innere Fläche (la face postérieure) der grossen Bündel anlegten. Das andere Mal berichtet er, eben so kurz, dass sämtliche Bündel endigten, indem sie sich an Gefässbündel anlegten, die tiefer inserirten Blättern (feuilles précédentes) entstammten; ja es käme sogar vor, dass Bündel während ihres Verlaufes vom Centrum nach aussen hin sich mit anderen vereinigten, so dass sie die Peripherie nicht erreichten.

Während nun die bis jetzt genannten Autoren die Veränderungen der Leitbündelform auf Verschmelzungen zweier oder mehrerer Bündel zurückführen, nimmt De Bary<sup>2</sup>) den Uebergang der einen, d. h. der collateralen, in die andere Form, d. h. in die concentrische (perixylematische), und zwar an ein und dem selben Bündel als erwiesen an; er sagt: "In dem Verlaufe eines Bündels erfährt dasselbe mehr oder minder grosse Veränderungen. Von einanderentfernte Querschnitte desselben Bündels können die grössten Verschiedenheiten in der Zahl und Verteilung der einzelnen Bestandteile zeigen. Hierzu bildet er ein collaterales Bündel aus dem Blatte und ein concentrisches aus dem Stamme von Acorus Calamus ab und fügt hinzu: "in der dazwischen liegenden Strecke

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>) Guillaud: "Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les monocotylédones." Ann. des sc. nat. Botanique. Série VI. Tome V. pag. 50 u. 51.

<sup>2)</sup> De Bary: "Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane" S. 329, § 9.

geht die eine Structur in die andere successive über." Bei der Beschreibung des concentrischen (perixylematischen) Bündels sagt er: "Diese Form der Bündel entsteht allerdings aus collateralen, indem im Verlaufe dieser der Gefässteil allmählich mehr und mehr von beiden Seiten her den Siebteil umfasst, bis er ihn völlig einschliesst."1)

Dass ein Fibrovasalstrang während seines ganzen Verlaufes nicht immer die gleiche Gestalt und Zusammensetzung besitzt, behauptet auch Guillaud, wenn er sagt: "Du reste la forme du faisceau varie dans les divers points, de son trajet, de même que son épaisseur re-

lative et sa composition. «2)

Mit den Resultaten L. Mangin's, welche er in seiner Abhandlung "Relations anatomiques entre la tige, la feuille et l'axe floral de l'Acorus Calamus "3") niedergelegt hat, scheinen die meinigen, soweit dies überhaupt nach dem Referat im Just'schen Jahresbericht<sup>4</sup>), auf das ich leider allein angewiesen war, zu constatiren möglich war, im Grossen und Ganzen übereinzustimmen. Mangin beobachtete nämlich in mehreren Fällen den Eintritt der Blattspuren in den Centralcylinder und constatirte ihre Verschmelzung mit einem Bündel des letzteren, er bezweifelt daher die Angabe De Bary's 5) von dem Uebergange eines Bündels der "Centralregion" in ein "Blattbündel" d. h. also eines concentrisch gebauten Bündels in ein collaterales. Natürlicherweise fand er auch auf Querschnitten durch das Rhizom Uebergänge von der einen Form zur anderen; auch beobachtete er Bündel mit zwei oder drei Phloëmgruppen, die aus der Verschmelzung von zwei oder drei Bündeln hervorgegangen sind (vgl. Trécul's "faisceaux composés").

Bei der Beschreibung des Strangverlaufs erwähnt er sodann die auch von mir constatirte Thatsache, dass die Blattspuren sich in ihrem Verlaufe im Centralcylinder der Axe desselben nähern und dann sämtlich! mit concentrisch gebauten Strängen verschmelzen und betont ausdrücklich, dass er, entgegen den Angaben De Bary's niemals beobachtet habe, dass ein Bündel durch blosse Umlagerung seiner

Elemente aus Blatt- in Stengelstructur übergehe.

Aus dieser Arbeit von Mangin, sowie aus meinen Untersuchungen geht hervor, dass in der That ein directer Uebergang der einen Bündelform in die andere an ein und demselben Bündel, wie De Bary es annimmt, wenigstens bei Acorus Calamus nicht stattfindet. In der Folge werden wir sehen, dass die von De Bary vertretene Ansicht aber für andere Fälle ihre volle Berechtigung hat.

Ein durch die Mitte eines ausgewachsenen Blattes geführter Quer-

<sup>1)</sup> A. a. O., S. 352, § 104.

<sup>2)</sup> A. a. O., S. 149.

<sup>3)</sup> Extr. du Bulletin de la Societé d. Sciences de Nancy 1880.

<sup>4)</sup> Just, Bot. Jahresbericht. Bd. 8.

<sup>5)</sup> A. a. O. S. 329 und 352.

schnitt zeigt die Gestalt eines sehr spitzwinkligen Rhombus, dessen gegen den Stamm hin gekehrte Seiten schwach gekrümmt sind. Im unteren Teile des Blattes zeigt dagegen der Querschnitt, da das Blatt hier scheidenartig ausgebildet ist, zwei symmetrische, sichelförmig gestaltete Hälften. Den äusseren, convexen Rand einer solchen sichelförmigen Blatthälfte nimmt eine grosse Anzahl kleiner, nur durch eine Zelllage von der Epidermis getrennter Stränge ein; von ihnen befinden sich die normal collateral gebauten Leitbündel in Alternanz mit peripherischen Sklerenchymbündeln oder mit Phloëmsträngen, die von einem starken Sklerenchymringe eingeschlossen sind. Diese Beobachtung stimmt auch mit Falkenberg's Angaben für den Stamm überein. Er sagt (a. a O S. 171): "Unter den Blattspursträngen der Rinde muss man wieder solche unterscheiden, welche während ihres ganzen Verlaufs im Stengel der Rinde angehören und solche, welche dem Centralcylinder entstammen und auf kürzerem oder längerem Wege durch die Rinde sich in ein Blatt begeben. Diese letzten Stränge besitzen bisweilen bei ihrem Eintritt in die Rinde z. B. bei Acorus Calamus oder Typha einen sehr primitiven Bau, indem sie nur aus wenigen von einer Bastscheide umgebenen Cambiformzellen bestehen; erst nach und nach vervollständigen sie sich auf ihrem Wege nach aufwärts durch das Auftreten von Gefässen.« Sämtliche Bündel bilden eine unregelmässige Zickzacklinie. Den zweiten Ring bilden dann, durch mehrere Schichten parenchymatischer Zellen von ihnen getrennt, die regelmässigen, grossen, collateralen Leitbündel; sie stehen etwa sieben- bis achtmal so weit entfernt von der Epidermis, als die kleinen Bündel und haben einen auf der Innenund Aussenseite ziemlich gleichmässigen Sklerenchymbeleg. Die innere, concave Seite des Blattes ist mit einer viel geringeren Anzahl kleiner subepidermaler Rippen besetzt, und die in zweiter Linie stehenden grossen collateralen Bündel sind hier viel kleiner. Auch in der Mitte des Blattes finden sich in das lockere, zarte Grundgewebe eingebettet, hin und wieder, zerstreut kleine Leitbündel.

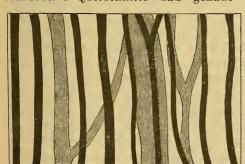
Unter jenen grossen regelmässig collateralen Leitbündeln befanden sich stets einige, deren Xylem halbmondförmig das Phloëm umgab. Diese Form erscheint auf den ersten Blick als Anfangsstadium einer beginnenden Umlagerung des ersteren um das letztere. Die Feststellung des Uebergangs der einen Leitbündelform in die andere wäre um so interessanter gewesen, als ein solcher für die Filicineen bereits von Haberlandt und Potonié sicher konstatirt worden war.

In seiner Abhandlung über die Zusammensetzung der Leitbündel bei den Gefässkryptogamen bestätigt Potonié<sup>1</sup>) diese von

¹) Potonié: "Zusammensetzung der Leitbündel bei den Gefässkryptogamen" · Jahrbuch des Königl. botau. Gartens und botan. Museums zu Berlin II. 1883. Sep.-Abdr. S. 29 und 30.

Haberlandt<sup>1</sup>) erwähnte Thatsache, indem er sagt: "Der Uebergang vom "concentrischen" zum Collateral-Bündel wird nach Haberlandt gewöhnlich schon in den Hauptnerven der Wedelspreite allmählich vorbereitet. Der Hadromteil (d. i. also das Xylem) verlässt immer mehr und mehr seine centrische Lage, und der morphologischen Oberseite des Wedels zustrebend, drängt er das oberseits gelegene Leptom (d. i. also das Phloëm) bei Seite. ""So kommt nun zunächst ein excentrischer Bau des Gefässbündels zu Stande. Das Hadrom wird oberseits nur von einer dünnen Leptomschicht bedeckt, welche seitlich in die mächtig ausgebildete Leptomschicht der Unterseite übergeht. Schliesslich wird das Leptom der Oberseite ganz durchbrochen und das Gefässbündel ist collateral geworden.""

Um bei Acorus Calamus Gewissheit zu erlangen, ob es sich hier ähnlich verhalten möchte, verfolgte ich auf einer grossen Anzahl consecutiver Querschnitte bis ins Rhizom hinein ein einzelnes Bündel. Statt die erhoffte Umbildung des anfänglich normalen collateralen Bündels in ein concentrisches constatiren zu können, fand es sich, dass jene oben erwähnte, bei einzelnen grossen Bündeln beobachtete halbmondförmige Gestalt des Xylems, die übrigens nicht auf beiden Seiten der Mediane gleichmässig, sondern entweder rechts oder links von derselben stärker ausgeprägt ist, durch seitliches Anlegen von einem jener kleineren, aber normal gebauten, collateralen, an der Peripherie liegenden Bündel veranlasst war. Es liessen sich durch consecutive Querschnitte und genaue Verfolgung ein und desselben



Acorus Calamus L.

Schematische Darstellung des Strangverlaufs im ebenfalls beobachten können. Blatte. Es sind mehrfach Anastomosen sichtbar. (Vergl. nebenstehende Abbil-

grossen Bündels Anastomosen mit jenen kleinen Bündeln nachweisen. Die halbmondförmige Gestalt des Xylems im Blatte bedeutete also nicht, wie vermutet, die beginnende Umbildung des collateralen in das concentrische Bündel. Eine Vereinigung zweier kleiner Bündel, die dann mit einem grossen Bündel anastomosirten, habe ich ebenfalls beobachten können. (Vergl. nebenstehende Abbildung.)

Die Uebergangstelle des collateralen Leitbündels in das concentrische des Rhizoms ist in der Ansatzstelle des Blattes an letzteres zu suchen.

<sup>&</sup>lt;sup>1)</sup> Haberlandt: "Ueber collaterale Gefässbündel im Laube der Farne". Sitzungsbericht der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien. Math.-naturwissenschaftl. Klasse, LXXXIV Band. 1. und 2. Heft. Juni und Juli.

Der Querschnitt durch das Rhizom ist elliptisch. Das Grundgewebe der dem Centralcylinder an Mächtigkeit fast gleichkommenden Rinde besteht, ebenso wie dasjenige des Centralcylinders selbst, aus einzelnen Gewebesträngen, welche zu einem sehr lückenreichen, auf dem Querschnitte netzförmig erscheinenden Gewebe vereinigt sind. An denienigen Stellen, wo diese Gewebestränge sich kreuzen, tritt auf dem Querschnitte meistens eine nicht eben viel grössere Zelle, als die ihrer Umgebung, hervor, welche nach Flückiger1) mit ätherischem Oel gefüllt ist. Im Centralcylinder zeigen die an die Endodermis angrenzenden Grundgewebepartien eine weniger lacunöse Beschaffenheit; in ihnen liegt auch die grösste Anzahl der Leitbündel eingebettet. Dieselbe nimmt gegen das Centrum des Centralcylinders beträchtlich ab. Auch in der Rinde ist nur eine verhältnismässig kleine Zahl von Leitbündeln enthalten. Während die Leitbündel des Centralcylinders vorwiegend dem perixylematischen Typus angehören, sind diejenigen der Rinde fast ausschliessich collateral gebaut.

An jener Stelle, wo die Verschmelzung der Blattbasis mit dem Rhizom bereits stattgefunden hat, finden sich die aus dem Blatte kommenden Leitbündel noch vollkommen collateral vor, während im Centralcylinder fast nur concentrische oder doch annähernd concentrische Bündel vorhanden sind. Die collateralen Blattleitbündel treten als solche sodann in den Centralcvlinder ein, dessen Scheide sich zu diesem Zwecke öffnet. Die neu eintretenden Bündel legen sich an die im Centralcylinder vorhandenen concentrischen Bündel an, und man findet auf Querschnitten durch das Rhizom unmittelbar unter einem Blattansatze Bündel im verschiedensten Stadium ihrer Vereinigung mit den im Centralcylinder vorhandenen concentrischen Bündeln. Diese Vereinigung geschieht nun in der Weise, dass das collaterale Bündel, zwischen den concentrischen Bündeln hindurch, sich zuerst dem Centrum etwas nähert und dann mit einer Rückwärtsbewegung stets mit seiner Phloëmseite und zwar meist in radialer oder fast radialer Richtung im Sinne des Rhizom-Querschnittes an ein concentrisches Bündel herantritt; hierbei befinden sich die concentrischen Bündel also nach aussen, die neu eingetretenen collateralen Bündel dagegen nach innen zu auf dem Radius. Bald nachdem die Anlegung stattgefunden hat, nehmen die Bündel eine biscuitförmige Gestalt an, es öffnet sich im concentrischen Bündel der Ring der Gefässe an der Berührungsstelle beider Bündel und es geht nunmehr die allmählich stattfindende Verschmelzung des Phloëms vor sich; der Kreis von Gefässen schliesst sich wieder, allerdings sehr langsam, und umgiebt allmählich vollständig regelmässig das vereinigte Phloëm beider Bündel.

<sup>1)</sup> Flückiger: "Grundriss der Pharmakognosie." 1884, S. 26.

Die concentrischen Bündel im Rhizom entstehen also durch Zusammenlagerung eines aus dem Blatte kommenden collateralen Bündels mit einem im Centralcylinder vorhandenen concentrischen. Ob solche concentrische Bündel schon in der Keimpflanze vorhanden sind, konnte ich wegen mangelnden Materials nicht ermitteln. Ueber das etwaige Vorhandensein von sogenannten stammeignen perixylematischen Bündeln gaben auch Querschnitte durch den noch ungestreckten Stengelteil unterhalb des Vegetationspunktes keinen Aufschluss, da hier, wie auch Falkenberg 1) richtig beobachtet hat, noch häufig der ganze Umfang des Stengels in einem procambiumartigen Zustande sich befindet, der sogar die Unterscheidung der einzelnen Stränge erschwert, wenn nicht unmöglich macht.

Die Zusammensetzung der Leitbündel von Acorus Calamus konnte nach dem anatomischen Befunde unter Zuhilfenahme von Filtrationsversuchen mit einer Emulsion von chinesischer Tusche folgendermassen konstatirt werden:

Beiderlei Bündel, die collateralen sowohl, wie die perixylematischen, besitzen verholzte Gefässe nebst vereinzelt vorkommenden Tracheïden. Die durch ein bis zwei Zellschichten von der Epidermis getrennt verlaufenden, nur aus Phloëm bestehenden Bündel sind von einer im Querschnitt hufeisenförmigen Sklerenchymschicht umgeben; die Oeffnung des Hufeisens liegt nach innen zu. Die grossen, normal collateral gebauten Bündel dagegen sind von einer fast ununterbrochenen Sklerenchymscheide eingeschlossen. Die Durchbrechungen sind auf Querschnitten selten zu finden, doch konnte ihr Vorhandensein constatirt werden. Die den Durchlass vermittelnden Zellen, respective Zelle, erscheinen kleiner, als die ihr benachbarten. Die Sklerenchymscheide ist ein- bis zweischichtig, auf der Phloëmseite mehrschichtig. Die Scheidenzellen sind auf beiden Enden nadelförmig zugespitzt.

Innerhalb und ausserhalb der Gefässe und Tracheiden der perixylematischen Bündel, sowie zwischen ihnen, finden sich dünnwandige parenchymatische, nicht verholzte Elemente eingeschaltet, jedoch nicht in dem Masse, dass sämtliche Gefässe durch sie von einander getreunt würden. Hierdurch ist, bei dem Fehlen von Sklerenchymscheiden, eine Verbindung zwischen dem Grundgewebe und dem Phloëm hergestellt. Das letztere besteht aus Siebröhren mit schief gestellten Siebplatten und aus Cambiformzellen respective Geleitzellen.

#### B. Juncus und Luzula.

Juncus acutiflorus Ehrh. bietet in seinem Rhizom normal concentrisch gebaute Leitbündel dar. (Taf. II. Fig. 1 und 2.) Unter

<sup>1)</sup> A. a. O. S. 14.

den mir in frischem Zustande zugänglichen Arten empfahl er sich als besonders günstiges Object zur Untersuchung des Uebergangs des collateralen in das concentrische Bündel. Der sichelförmige Querschnitt durch die Mitte des den Stengel umfassenden Blattes zeigt grosse, regelmässig collaterale Leitbündel, welche genau die Mitte zwischen dem äusseren, convexen, und dem inneren, concaven, Blattrande innehalten. Zwischen ihnen befinden sich grosse, offenbar durch Zerreissen des Grundgewebes bei der Streckung entstandene Luftgänge. Unter der Epidermis der convexen Aussenseite liegen dann noch, etwa zwei bis drei Zellschichten nach innen zu, in dem hier chlorophyllreichen, parenchymatischen Grundgewebe kleine mit starkem Sklerenchymbeleg auf der Innenseite ausgerüstete Leitbündel, in ziemlich regelmässiger Alternanz mit den vorher erwähnten grossen Bündeln. Der Gefässteil der letzteren, welcher zwei grosse, poröse Gefässe rechts und links von der Mediane aufweist, wird von einem sehr starken, aber wenig verholzten Sklerenchymbeleg umgeben. Ausserdem wird das Bündel durch eine einschichtige, stark verholzte, aus parenchymatischen Elementen bestehende Scheide gegen das umgebende Gewebe abgegrenzt; während nun der, das Phloëm umgebende Teil dieser Scheide bereits ohne Anwendung von Reagentien sichtbar ist, tritt der das Xvlem einschliessende Halbkreis, welcher aus anders gebauten Zellen besteht, erst deutlich hervor, wenn man die übrigen Gewebe durch concentrirte Schwefelsäure zerstört, indem in einem gewissen Stadium der Zerstörung ein deutlicher das Bündel umgebender Ring von cuticularisirten Zellen übrig bleibt. Diese Scheide ist wohl gleichwertig mit der von Schwendener im "Mechanischen Princip" Tafel III, Fig. 2, 4 und 5 abgebildeten "Mestomscheide", welche dort ebenfalls das Mestom, das heisst also das Leitbündel ohne Sklerenchymbeleg, ringförmig abgrenzt.

Der Querschnitt durch das Rhizom ist kreisförmig. Der Centralcylinder desselben wird durch eine einschichtige Endodermis begrenzt. Ihre Zellmembranen sind auf der Innenseite erheblich stärker, als auf der Aussenseite verdickt und sind hier von deutlichen Poren durchsetzt. Auf der Innenseite dieser Scheide lagern sich dann mehrere Schichten dickwandigen Grundgewebes an, die nach der Mitte des Rhizoms zu ziemlich plötzlich in dünnwandiges parenchymatisches Grundgewebe übergehen. In diesem nun liegen die vollkommen typischconcentrischen Leitbündel in ziemlich regelloser Anordnung zerstreut eingebettet Sie sind von einer zwei bis vier Zellschichten starken die Bündel überall gleichmässig abgrenzenden Sklerenchymscheide umgeben; diese letztere ist bei den der Endodermis genäherten Bündeln mit jenem oben erwähnten dickwandigen Parenchym verschmolzen

und einige Bündel finden sich in diesem selbst eingelagert, so dass dasselbe hier die Sklerenchymscheide ersetzt.

Die Mitte des Rhizoms ist frei von Gefässbündeln. Die diese Mitte in einer meist elliptischen Zone einschliessenden Leitbündel zeigen nun einen in so fern von den übrigen Bündeln abweichenden Bau, als sie nämlich sämtlich eine dem Centrum des Centralcylinders zugewandte Primordialstelle aufweisen, welche sich durch vorhandene Spiralgefässe als solche charakterisirt. (Taf. II Fig. 1.) Letztere wurden auch auf Längsschnitten, die durch die Mediane des Rhizoms geführt waren, beobachtet. Das Fehlen der Spiral- und Ringgefässe bei den übrigen Leitbündeln wurde nicht nur durch die Untersuchung von schiefen, unter einem Winkel von etwa 45 Grad geführten Längsschnitten festgestellt, sondern auch durch Maceration der betreffenden Bündel nach dem Schulze'schen Verfahren mit Salpetersäure und chlorsaurem Kalium auf das Bestimmteste nachgewiesen. Es besteht demnach der Gefässteil der Leitbündel des Rhizoms, mit der oben angeführten Ausnahme, nur aus solchen Elementen, deren Verdickung darauf hinweist, dass bei ihrer Entstehung eine Streckung des Internodiums nicht mehr stattgefunden hat.

Die einzelnen Bündel zeigen folgende Zusammensetzung:

Die collateralen Bündel besitzen echte Gefässe. Die beiden grossen, rechts und links von der Mediane befindlichen Treppengefässe liegen entweder einerseits der Sklerenchymscheide unmittelbar an, und es schliesst sich ihnen im Querschnitt ein unvollständiger Kreis von Holzparenchymzellen an; oder sie sind allseitig von einer Schicht von Holzparenchymzellen umgeben, die in tangentialer Richtung, das heisst parallel der Oberfläche des Gefässes, abgeplattet sind. Auch der auf der Mediane liegende Luftgang ist von Holzparenchymzellen ausgekleidet. Zwischen den beiden grossen Gefässen befindet sich eine Brücke von Xylemelementen, welche den Raum zwischen dem Phloëm und dem Luftgang einnimmt; sie besteht aus den Erstlingsgefässen (Ring- und Spiralgefässen), kleineren netzförmigen Gefässen und Holzparenchym. Die Ringgefässe ragen (auf Querschnitten) oft frei in das Lumen des schizogenen Kanals hinein. "Zugänge" oder "Durchgänge", jene Durchlassstellen, welche den Verkehr zwischen dem Phloëm und dem Grundgewebe vermitteln, wurden bei den kleinen der Epidermis genäherten Bündeln häufig beobachtet. Die Sklerenchymscheide fehlt auf der Phloëmseite jener kleinen Bündel, welche nach der peripheren Seite hin die grossen Bündel begleiten. Bei den letzteren gelang es mir nicht in der mehrschichtigen Scheide "Zugänge" aufzufinden. Das Phloëm besteht aus Siebröhren und Geleitzellen.

Die concentrischen, perixylematischen Bündel enthalten gleichfalls echte Gefässe. Zwischen dem Kreis derselben und dem centralen Phloëm findet sich auf dem Querschnitt ein wahrscheinlich stets geschlossener Ring von Holzparenchym, welches auch in radialer Richtung sich im allgemeinen zwischen einzelne Gefässe oder Gefässgruppen einschiebt; die zwei Gefässe trennende Parenchymschicht ist eine einfache, bisweilen eine doppelte oder mehrfache. Nicht selten stossen auch zwei oder mehr Gefässe unmittelbar an einander; seltener findet sich indessen das Holzparenchym auch, und zwar in einfacher, vielfach unterbrochener Schicht, zwischen dem Gefäss- und dem Sklerenchymring eingeschaltet. Das einzelne Gefässbündel wird rings von einer mehrschichtigen Sklerenchymscheide umschlossen. brechungen derselben konnten nicht beobachtet werden; dagegen fand sich in den Sklerenchymzellen vielfach Stärke, ein Beweis, dass hier die Sklerenchymzellen, zum Teil wenigstens, die Function der Leitung respective Speicherung mitübernommen haben, weshalb auch Durchbrechungen der Sklerenchymscheide als überflüssig nicht vorhanden sind. Das Phloëm besteht aus Siebröhren, deren Siebplatten schräggestellt sind, und aus vereinzelten Cambiformzellen.

Was nun den Uebergang des normalen collateralen in Stengeln und Blättern vorhandenen Leitbündels in die typisch-concentrische, perixylematische Form, wie sie ausnahmslos im Rhizom angetroffen wird, anbetrifft, so findet derselbe unmittelbar oberhalb der Abzweigung des oberirdischen Sprosses vom Rhizom statt, also in dem bereits senkrecht aufsteigenden Spross selbst, und zwar innerhalb einer Strecke von wenigen Millimetern. Man findet in der Basis oder Ansatzstelle des oberirdischen Sprosses an das Rhizom alle Uebergangsformen, welche die Entstehung des concentrischen Bündels aus dem collateralen durch Umlagerung der Gefässe um das Phloëm darthun, während dagegen Bilder, welche für eine Entstehung der concentrischen Bündel durch Anlagerung zweier Bündel an einander sprachen, nicht beobachtet wurden. Oberhalb dieser beschränkten Stelle befanden sich ausnahmslos collaterale, unterhalb derselben nur concentrische Bündel.

Die Umbildung des collateralen Bündels in das concentrische geht allerdings sehr allmählich vor sich, indem mehrere neue Gefässe auftreten, die anfangs das Phloëm flankiren und dann den Ring um dasselbe immer mehr und mehr vervollständigen. Auch nachdem derselbe bereits geschlossen ist, findet sich noch auf der Innenseite des Bündels, also an derselben Stelle, wie im collateralen Bündel, eine grössere Anzahl von Gefässen, die den Gefässring hier verbreitert erscheinen lassen. Aber allmählich verschwinden auch hier die die Gleichmässigkeit des Ringes störenden Gefässe, und bald erscheint der das Phloëm umgebende Gefässring an allen Stellen gleichmässig geschlossen und nur selten durch parenchymatische Zellen unterbrochen.

Nicht nur das Rhizom, sondern auch die wenigen Knoten in den

oberirdischen Sprossen von Juncus silvaticus zeigen typisch-concentrisch (perixylematisch) gebaute Leitbündel. Auf circa 50 consecutiven Querschnitten konnte ich die Umwandlung des, sowohl oberhalb, wie auch unterhalb des Knotens, normalen collateralen Leitbündels aus dieser Form in die concentrische und dann wieder in die collaterale beobachten. Aber nicht nur die dem Stengel angehörenden Leitbündel, sondern auch die aus den Blättern kommenden und an den Knoten in den Centralcylinder eintretenden, weisen diese, meines Wissens an oberirdischen Organen noch nicht näher beschriebene, von Schwendener in seinem "Mechanischen Princip" allerdings bereits erwähnte, Umwandlung auf. Einige Millimeter oberhalb der Blattansatzstelle an den Knoten finden sich im Blatt Leitbündel, welche durch Umlagerung des Xylems um das Phloëm die bekannte hufeisenförmige oder halbmondförmige Gestalt annehmen, während weiter aufwärts nur normal-collateral gebaute Leitbündel vorhanden sind. Je mehr der Blattquerschnitt sich der Ansatzstelle nähert, desto mehr umschliesst das Xylem das Phloëm, so dass das Bündel fast ganz concentrisch erscheint; nur die noch vorhandene Luftlücke mit den darangrenzenden Spiral- und Ringgefässen lassen noch die Beziehung zum collateralen Bündel erkennen. In solcher Gestalt treten die Bündel in den Centralcylinder ein, dessen Leitbündel zu diesem Zwecke auseinanderweichen; nun verschwinden bei ihnen auch die Luftlücken. so dass sie nunmehr von den anderen concentrischen Bündeln, wie sie das Rhizom darbietet, sich nicht mehr unterscheiden. Dass diese Bündel bei ihrem Eintritte mehr oder minder schief verlaufen, erschwert ihre Verfolgung und genaue Beobachtung ungemein. Sie sind von einem mehrschichtigen Sklerenchymbeleg vollständig umgeben, der oft mit demjenigen benachbarter Bündel verschmilzt. Die neu in den Centralcylinder eingetretenen Bündel zeigen in der Richtung des Radius eine weit grössere Ausdehnung, indem sie nach dem Centrum des Stengels zu sich bedeutend zuspitzen, und diese dreieckige Gestalt lässt sie auf den ersten Blick als weniger typisch concentrisch erscheinen, wenn auch der Ring der Gefässe das Phloëm völlig geschlossen umgiebt. Bald nach ihrem Eintritte jedoch anastomosiren die Leitbündel mit den ihnen zunächst liegenden Bündeln, wodurch ihre Gestalt mannichfaltig verändert wird, ohne dabei den concentrischen Typus aufzugeben. Aus dieser Masse zusammengelagerter Gefässbündel modelliren sich dann einige Schnitte tiefer wieder Leitbündel heraus, die der Gestalt nach den in der Richtung des Stengelradius verlängerten, eben eingetretenen Blattleitbündeln gleichen und sich nur durch eine in jener dem Centrum zugekehrten Verlängerung liegenden Luftlücke von ihnen unterscheiden. Die Zurückverwandlung in die collaterale Form geht dann sehr rasch vor sich, indem sowohl die den Primordialgefässen gegenüberliegenden, als auch die rechts und

links von der Mediane des Bündels sich befindenden Gefässe verschwinden. Während der Umwandlung, welche die aus den Blättern kommenden Leitbündel im Knoten erfahren, bleiben dieselben stets in der Peripherie des Centralcylinders, während die dem Stengel angehörenden Leitbündel die gefässbündelfreie Mitte desselben umgeben. Letztere machen indes gleichzeitig ebendieselbe Wandlung durch, indem sie ebenfalls im Knoten durch Umlagerung concentrische Form annehmen, die oberhalb oder unterhalb desselben sich nicht findet. Die concentrischen Bündel der Knoten unterscheiden sich indes von denjenigen des Rhizoms dadurch, dass in ihnen, wie auf Längsschnitten nachgewiesen worden, stets eine grosse Anzahl von Spiral- und Ringgefässen vorhanden sind, während im Rhizom, wie oben erwähnt, nur die der Axe zunächst liegenden Bündel vereinzelte Spiral- und Ringgefässe aufweisen. Abgesehen von diesem nur auf Längsschnitten wahrnehmbaren Unterschiede, zeigt sich auch auf Querschnitten ein solcher, indem die concentrischen Leitbündel in den Knoten bei weitem nicht jene bei den concentrischen Bündeln des Rhizoms beobachtete, oben beschriebene genau kreisförmige Gestalt haben, sondern selbst in dem Stadium, wo der Ring der Gefässe um das Phloëm völlig geschlossen erscheint, stets die nach innen zu liegende Stelle der Erstlingsgefässe erkennen lassen. Es steht also die Regelmässigkeit der concentrischen Form in engem Zusammenhang mit dem Verschwinden oder Fehlen der Spiralgefässe. Deshalb erscheinen ja auch die, den innersten Ring um die gefässbündellose Mitte des Centralcylinders im Rhizom bildenden Bündel, weil sie einzelne Spiralgefässe besitzen, auf dem Querschnitt bei weitem nicht so regelmässig, als die mehr nach aussen liegenden, der Spiralgefässe entbehrenden Leitbündel. (Tafel II. Fig. 1.)

Eng an die oben beschriebene Art, Juncus acutiflorus Ehrh., schliesst sich Juncus lampocarpus Ehrh. an. Schon die äussere Gestalt, das Vorhandensein von Blättern, die, wie bei Juncus acutiflorus, in ihrem unteren Teile den Stengel scheidenartig umfassen und dann röhrenartig sich fortsetzen, und das Vorkommen von wenigen Knoten, wie bei den Gramineen, in letzterem selbst, weisen auf eine nahe Verwandtschaft beider Pflanzen hin, wie ja auch manche Autoren, z. B. Wagner in seiner illustrirten Flora Deutschlands, Juncus acutiflorus nur als Unterart von Juncus lampocarpus anzusehen geneigt sind, während sie sonst allerdings als zwei hinlänglich gesonderte Arten gelten.

Der Querschnitt des Blattes ist in seinem oberen Teile kreisrund, im unteren, stengelumfassenden sichelförmig. In dem parenchymatischen Grundgewebe liegen die regelmässig collateral gebauten Leitbündel in regelmässigen Zwischenräumen eingebettet, und zwar auf den sichelförmigen Querschnitten genau in der Mitte zwischen den beiden

Epidermen. Mit ihnen alterniren, einen äusseren Ring bildend, kleinere Sämtliche Bündel sind von einer mässig starken Gefässbündel. Sklerenchymscheide umgeben, welche durch einige parenchymatische Zellen rechts und links von der Mediane des Bündels, den sogenannten "Durchgängen" durchbrochen ist und so eine Verbindung des "Mestoms" mit den Zellen des parenchymatischen Grundgewebes gestattet. Eine "Mestomscheide" ist, wie bei J. acutiflorus, gleichfalls vorhanden, welche sich ebenfalls durch eine vermittelst Phloroglucins und Salzsäure nachgewiesene schwache Verholzung auszeichnet.

Der Querschnitt durch den Stengel dieser Juncacee zeigt eine Ringlage von grossen Bündeln in dem parenchymatischen Grundgewebe eingebettet, zwischen denen je ein bis zwei kleinere, nach aussen vorspringende Bündel liegen. Sämmtliche Bündel, sechs bis acht Zellschichten unter der Epidermis liegend, sind öfters durch sklerenchymatische Zellen verbunden, so dass sie als meist ununterbrochener Ring erscheinen, dessen sklerenchymatische Partien nach aussen aus einer grösseren Anzahl von Zellen, als nach innen bestehen. Luftgänge sind nur in geringer Zahl vorhanden; das absolute Fehlen der keilförmigen subepidermalen "Bastrippen" hat diese Pflanze, ausser mit Juncus acutiflorus auch noch mit den von mir untersuchten J. balticus Willd., J. tenuis Willd., J. complanatus Schult., J. Gerardi Loisl. gemein. Es ist dies eine ebenso auffallende Verschiedenheit im inneren Bau der Juncaceen, wie die Anordnung der Leitbündel in einfache Ringlagen und in "Phalanx", eine Verschiedenheit, auf welche Schwendener in seinem "Mechanischen Principe" S. 73 aufmerksam macht, indem er sagt: "Bei keiner anderen Pflanzengattung gehen die mechanischen Typen so mannigfach auseinander, wie bei Juncus. Nachdem eine Anzahl von Repräsentanten mit subepidermalen Rippen bereits im fünften. sechsten und zehnten Typus untergebracht worden, folgt hier eine ansehnliche Reihe von Arten, welche sämtlich durch das Fehlen der subepidermalen Bastbündel und durch das Vorhandensein tangentialer Bastverbindungen im Gefässbündelkreis ausgezeichnet sind."

In den Knoten der Stengel auch dieser Pflanze finden sich ganz so wie bei Juncus acutiflorus, ausnahmslos concentrische Leitbündel.

Durch den perixylematischen Bau soll also hier wohl ein allseitiger Schutz des Phloëms durch das Xylem bewirkt werden.

Der Querschnitt durch das sehr verzweigte, mit nicht besonders gestauchten Internodien versehene Rhizom ist fast kreisrund. Die Mitte des von einer einschichtigen Endodermis, deren Zellmembranen an der Innenseite stärker, als nach anderen Richtungen verdickt sind, umschlossenen Centralcylinders ist frei von Leitbündeln. Diese liegen im äusseren Teile des Centralcylinders eng aneinandergedrängt von gleichmässigen mehrschichtigen Sklerenchymscheiden umschlossen. in dem parenchymatischen Grundgewebe eingebettet. In der Nähe

der Endodermis finden Anastomosen in reichlicher Anzahl statt. Der Bau der Bündel ist normal concentrisch, nur ist der Ring der Gefässe, der das Phloëm umgiebt, nicht immer völlig geschlossen. Unter den Gefässen finden sich äusserst vereinzelt Spiralgefässe; Ringgefässe habe ich niemals beobachtet, obgleich ich sowohl auf schiefen, unter dem Winkel von etwa 45 Grad geführten und geraden radialen Längsschnitten, sowie bei macerirten Gefässbündeln danach suchte. Auch die äusserst selten vorkommenden Spiralgefässe fanden sich nur an macerirten Leitbündeln, welche dem inneren Teile des Rhizoms entnommen waren. Ausser bei Juncus lampocarpus und J. acutiflorus war es mir nur noch bei J. tenuis Willd., J. complanatus Schult., J. Gerardi Loisl. möglich an den innersten Leitbündeln des Rhizoms ganz vereinzelte Spiralgefässe zu finden. Obgleich ich auf das sorgfältigste die mittleren Partien der Rhizome von J. effusus L., J. conglomeratus L. J. glaucus Ehrh., J. balticus Willd., J. litoralis C. A. Meyer, J. maritimus Lmk. in der oben beschriebenen Weise macerirte, und zwar Teile verschiedener Exemplare, waren die Resultate in dieser Beziehung hier negative. Sollten in der That im Rhizome dieser genannten Arten keine Spiralgefässe vorhanden sein, so mag dieses Fehlen vielleicht mit dem, mit Ausnahme von Juncus balticus Willd., mehr oder minder gestanchten Bau der Internodien der Rhizome in Zusammenhang zu bringen sein. Wenn nach Anlegung der Erstlingsgefässe keine erhebliche Streckung des Internodiums stattfindet, erscheinen die spiralige und ringförmige Verdickungsform nicht mehr am Platze.

Die bei macerirten Objecten beobachteten Gefässe der concentrischen Leitbündel in den Rhizomen haben eine meist sehr übereinstimmende Gestalt, indem sie mit mehr oder weniger langen spaltenförmigen Tüpfeln versehen sind; nur bei Juncus effusus L. und J. conglomeratus L. zeigen dieselben eine Abweichung. Die Enden der zu Gefässen vereinigten Zellen sind nämlich lang zugespitzt und die Perforationsstelle befindet sich eine beträchtliche Strecke unterhalb dieser Spitze, welche bei J. effusus L. sehr häufig in zwei gabelförmige Zinken ausläuft. Die Perforation besteht aber auch hierbei nur in einer einzigen grossen Oeffnung unterhalb der Gabelung. Bei J. conglomeratus L. tritt dieselbe Erscheinung auf, nur ist die Gabelung weit seltener; bei den kleineren und bedeutend zugespitzteren Gefässen von J. litoralis C.A. Meyer und J. balticus Willd. fehlt dieselbe gänzlich.

Auch mag noch eine "dünnwandige Scheide", welche die collateralen Leitbündel im Stengel einiger Juncaceen in mehr oder minder ausgeprägter Regelmässigkeit umgiebt, erwähnt werden. Bei J. acutiflorus Ehrh. und auch J. effusus L. sind es ziemlich gleich grosse, auf dem Querschnitte stark abgerundete, in der Längsrichtung wenig gestreckte, farblose Zellen, welche sämtliche collaterale Leitbündel in

Blättern und Stengel ringförmig, wie eine Perlenschnur, umgeben und dieselben von dem umschliessenden Grundgewebe scharf abgrenzen. Bei anderen Arten, wie bei J. litoralis C.A. Meyer, ist diese äussere, dünnwandige Scheide nur fragmentarisch vorhanden, indem sich nur drei, höchstens vier gleichgrosse Zellen aneinander reihen; bei J. conglomeratus L. findet eine Unterbrechung dieser Scheide durch sklerenchymatische oder parenchymatische Zellen des Grundgewebes statt; bei J. maritimus Lmk. sind die Zellen von verschiedener Grösse, oder sie fehlen überhaupt ganz, wie bei J. lampocarpus Ehrh., J. complanatus Schult., J. tenuis Willd., J. Gerardi Loisl.

Auch jene, bei J. acutiflorus Ehrh., andeutungsweise vorhandene allerdings nur das Phloëm umgebende Mestomscheide, deren Verholzung sich allmählich in den umgebenden Sklerenchymbeleg verliert, findet sich mehr oder weniger ausgebildet auch bei den übrigen von mir untersuchten Arten. Sie fehlt ganz bei J. tenuis Willd. und J. Gerardi Loisl.; bei J. litoralis C.A. Meyer, J. lampocarpus Ehrh., J. conglomeratus L. ist dieselbe nicht deutlich ausgeprägt, und da die Verholzung nur schwach ist, auf dem Querschuitte kaum von dem umgebenden Sklerenchym zu unterscheiden. Bei J. maritimus Lmk. ist, wie bei J. acutiflorus Ehrh., nur das Phloëm durch eine Lage stark verholzter sklerenchymatischer Zellen begrenzt. Bei J. effusus L., J. glaucus Ehrh., J. balticus Willd. ist eine vollständige, das ganze Mestom umgebende, mehr oder weniger verholzte, aus parenchymatischen Elementen bestehende Scheide vorhanden; die vermittelst Phloroglucins und Salzsäure hervorgerufene Rotfärbung ging auch hier allmählich nach aussen in die Sklerenchymscheide über.

In den Rhizomen sämtlicher von mir untersuchten Juncus-Arten finden sich ausschliesslich concentrisch gebaute Leitbündel; es herrscht also hier, im Gegensatz z. B. zu der Gattung Carex, in der die collaterale sowohl, wie die concentrische Form vorkommt, eine grosse Uebereinstimmung im Baue der Leitbündel. Indessen lassen sich trotzdem, freilich nur nach der Beschaffenheit des Rindenparenchyms, zwei Gruppen der Gattung Juncus aufstellen. Die eine Gruppe besitzt ein von grossen im Querschnitte mehr oder weniger schmalen, abgestumpftrechteckigen Luftlücken durchsetztes Rindenparenchym, so dass der Querschnitt, wegen der zwischen den Luftlücken noch vorhandenen schmalen Brücken oder Bänder parenchymatischen Grundgewebes ein radähnliches Aussehen bekommt, während die andere Gruppe mit einem soliden Rindenparenchym ausgerüstet ist. Zu der ersten Gruppe gehören jene Arten, die sich durch besonders stark gebaute Rhizome auszeichnen und welche sehr langgestreckte Internodien besitzen; zur zweiten diejenigen Arten, welche sehr kurze Internodien aufweisen. Sie bilden den Uebergang zu jenen Arten, die ihrer allzu gestauchten Internodien halber nicht mit in den Kreis der Betrachtung gezogen

wurden. Auch bei diesen konnte indessen mit grösster Sicherheit festgestellt werden, dass auch hier nur regelmässige concentrische (perixylematische) Bündel vorhanden sind<sup>1</sup>).

Betrachten wir nun die beiden oben genannten Gruppen genauer. Als unstreitig bester Repräsentant der ersten Gruppe ist Juncus acutiflorus Ehrh, oder auch Juncus lampocarpus Ehrh, anzusehen; woran mit mehr oder weniger geringen Abweichungen die übrigen Glieder dieser Gruppe sich anreihen. Das subepidermale, nur wenige Zellschichten mächtige Rindenparenchym ist mit den der Centralcylinderscheide aussen anliegenden parenchymatischen Zellschichten nur durch "Brücken" verbunden, während zwischen den einzelnen Zellen selbst zahlreiche grosse Intercellularlücken auftreten. Die einschichtige Centralcylinderscheide ist stark verdickt in der gewöhnlichen Weise, der Centralcylinder selbst angefüllt von einem sehr dünnwandigen parenchymatischen Grundgewebe, in dem die perixylematischen Bündel eingebettet liegen. Je näher sie dem Mittelpunkte des Centralcylinders liegen, um so entfernter von einander, und je näher der Endodermis, um so enger an einander; in unmittelbarster Nähe kommen auch Verschmelzungen der einzelnen Leitbündelscheiden vor, seltener solche der Leitbündel selbst (Anastomosen). Die Leitbündel selbst sind sämtlich völlig gleichmässig von einer mehrschichtigen Sklerenchymscheide umschlossen, dann folgt ein einschichtiger Ring grosser Gefässe, fast stets unterbrochen durch eingeschobene Parenchym-Elemente. Oefters erscheinen auf dem Querschnitt die grossen Gefässe an den Berührungsflächen stark abgeplattet, wenn nämlich der Schnitt die schräg gegeneinander verlaufenden Enden zweier Gefässe getroffen hat. (Vergl. Abbildung des perixylematischen Leitbündel-Querschnitts von Juneus acutiflorus Ehrh. Taf. II, Fig. 1.) Das Phloëm endlich zeigt in der Abwechslung von Siebröhren und Geleitzellen keine grosse Regelmässigkeit. Bei manchen Formen mit besonders stark gebauten Rhizomen finden sich kleine Gruppen von sklerenchymatischen Zellen eingestreut. so z. B. bei J. acutiflorus var. pallescens Koch (von Bassum leg. Beckmann); es wäre zu prüfen, ob dieselben im jungen Bündel Siebröhren sind.

Eng an diese eben erwähnten drei Arten schliesst sich dann J. balticus Willd. an. Bei dieser Art stehen jedoch die einzelnen Bündel viel gedrängter, so dass oft nur eine Lage parenchymatischer Zellen zwischen ihnen vorhanden ist; auch ist die Anordnung der grossen Gefässe zu einem Ringe bei weitem unregelmässiger. Die Zellen der Centralcylinderscheide zeigen eine fast bis zum völligen Verschwinden des Lumens gehende Verdickung ihrer Wandungen. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigen J. Leersii Marss., J. effusus L. — J. Gerardi Loisl. besitzt in seinem Rhizom, dessen

 $<sup>^{\</sup>scriptscriptstyle 1})$  Zur Aufhellung der sehr stärkereichen Schnitte empfahl es sich, dieselben in verdünntem Glycerin vorsichtig aufzukochen.

Durchmesser bedeutend kleiner ist, als der der anderen eben angeführten Arten, viel kleinere Gefässe, im übrigen steht er den anderen völlig gleichartig zur Seite.

Als Uebergang zur zweiten Gruppe ist J. diffusus Hoppe, ein Bastard von J. effusus L. und J. glaucus Ehrh., anzusehen. Er hat fast eben so schön normal-concentrisch gebaute Leitbündel wie die Arten der ersten Gruppe, nur ist das Rindenparenchym viel solider gebaut, so dass grössere Luftlücken fast nie beobachtet wurden. Zu dieser Gruppe gehören: J. trifidus L., J. tenuis Willd., J. conglomeratus L., J. Jacquini L., J. glaucus Ehrh. Die Arten dieser Gruppe zeigen auf dem Querschnitt durch das Fehlen der grösseren Luftlücken einen weit festeren Bau, auch sind die parenchymatischen Zellen meist dickwandiger, als bei der vorigen Gruppe. Bei J. tenuis Willd. sind die einzelnen Zellen der Endodermis, wie bei J. balticus Willd, bis zum Verschwinden des Lumens verdickt. Im Uebrigen zeichnen sich die Arten dieser Gruppe durch verhältnismässig kleine Gefässe aus, wobei nur J. glaucus Ehrh. eine Ausnahme macht.

Da der Standort der Juncus-Arten im grossen und ganzen als annähernd gleichartig zu bezeichnen ist, wie eine Vergleichung der Angaben in den Floren von Ascherson, Garcke, Koch und in dem Sendtner'schen Werk1) zeigt, so wird man es auch erklärlich finden, dass bei dieser Gattung keine grossen anatomischen Abweichungen sich finden. Jene sich von selbst darbietende Einteilung in zwei Gruppen nach dem Rindenparenchym ist der Ausdruck dafür, dass die der ersten Gruppe angehörenden Arten an sehr nassen, von Lachen und Pfützen oft überdeckten, moorigen Orten vorkommen; die der zweiten Gruppe zwar auch feuchte Orte bewohnen, aber des darüber stehenden Wassers nicht bedürfen. Jedenfalls aber hat diese geringe Verschiedenheit des Standorts keinen grösseren Einfluss auf den anatomischen Bau der einzelnen Arten dieser Gattung zur Folge.

Was nun den Uebergang der collateralen Form des Leitbündels in die perixylematische anbetrifft, so findet derselbe bei sämtlichen untersuchten Arten genau in derselben Weise, wie bei J. acutiflorus Ehrh., beim Austritt des oberirdischen Sprosses aus dem Rhizome statt, wobei eine Verfolgung des einzelnen Bündels durch die fortwährende Krümmung desselben ungemein erschwert, ja oft unmöglich gemacht wird. Innerhalb einer Strecke von wenigen Millimetern ist die Umwandlung vollzogen, welche auch hier nie durch Zusammenlagerung zweier oder mehrerer Bündel vor sich geht, sondern stets in ein und demselben Bündel durch Umlagerung des Xylems um das Phloëm sich vollzieht.

Luzula. Von dieser Gattung gelangten folgende, durch relativ

<sup>1)</sup> Sendtner: "Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns etc." Münehen 1854.

schlanke Internodien ausgezeichnete Arten zur Untersuchung: Luzula pilosa Willd., L. Forsteri DC., L. angustifolia Grcke., L. nivea Desv., L. silvatica Gaud., L. Sieberi Tausch, L. multiflora Lej., L. nigricans Pohl. Diese sämtlichen Arten zeigen im Bau ihrer Rhizome eine so grosse Uebereinstimmung, dass die kleinen Abweichungen nur als unwesentliche zu bezeichnen sind. Vor allem fällt das solide, durch keine Luftgänge unterbrochene, meist aus dünnwandigen Zellen bestehende Grundgewebe der Rinde auf. Ein anderer ganz besonders hervortretender Unterschied dieser Gattung von den übrigen von mir untersuchten Gattungen ist der, dass die Zellen der Endodermis sich von den benachbarten in nichts unterscheiden, und dadurch eine Abgrenzung des Centralcylinders nicht wahrnehmbar ist. Die Leitbündel sind in einer Ringlage angeordnet, und jedes einzelne Bündel ist von einer mehr oder minder starken Sklerenchymscheide umgeben. Diese Scheiden berühren sich nun entweder so, dass die Anordnung das Aussehen einer Perlenschnur erhält, wie z. B. bei Luzula silvatica Gaud.: oder aber, was bei weitem das Häufigere ist, es findet eine Verschmelzung der Scheiden an der Aussen- und Innenseite des Bündelkreises statt, während die radial gerichteten Zellpartien der Scheiden unverdickt bleiben. Hierdurch erscheinen die Leitbündel von zwei grossen concentrischen, aus mehreren Schichten sklerenchymatischer Zellen gebildeten Kreisen eingeschlossen. Bei dieser Ausbildung der Gewebe besteht der äussere der beiden grossen, sämtliche Bündel einschliessenden Ringe gewöhnlich, besonders bei älteren Rhizomen, aus fünf bis sechs Schichten sklerenchymatischer Zellen, während der innere Ring nur zwei bis drei solcher Schichten aufweist. Auch tritt ferner häufig der Fall ein, dass bei dieser Anordnung, die nicht immer völlig regelmässig ausgebildet ist, indem noch häufig zwischen den einzelnen Bündeln radial gerichtete mehrschichtige Streifen von Sklerenchym auftreten, bei starker Ausbildung des äusseren die sämtlichen Bündel umfasssenden Sklerenchymringes, die einzelnen, sonst stets regelmässig concentrisch gebauten Leithündel diese Form verlassen und hufeisenförmige Gestalt annehmen, indem die nach der Rinde zu gelegenen Gefässe mehr oder minder verschwinden. Diese Thatsache scheint auch für die Annahme zu sprechen, dass die concentrische Anordnung der Gefässe in den einzelnen Leitbündeln mechanischen Zwecken dient, da diese Anordnung aufgegeben wird, sobald ein anderer genügender Ersatz hierfür, also hier der starke Sklerenchymring auf der Aussenseite, geboten wird. (Taf. II, Fig. 1.)

#### C. Carex, Eriophorum, Scirpus, Schoenus, Rhynchospora.

Eine bei weitem grössere Verschiedenheit im Bau und in der Anordnung der einzelnen Leitbündel im Rhizom, als bei den von mir untersuchten Juncaceen, tritt bei den Cyperaceen, speciell bei der

Gattung Carex auf. Wir finden in ihr beide Extreme, indem die eine Art nicht nur völlig normal collaterale Leitbündel aufweist. sondern sogar in der Anordnung derselben den Bau eines oberirdischen Stengels so vollständig nachahmt, dass man auf den ersten Blick in der That glaubt, einen solchen vor sich zu haben, während auf der anderen Seite wiederum concentrische (perixylematische) Leitbündel in der vollkommensten Form anzutreffen sind.

Der Untersuchung diente meist Herbarmaterial aus der deutschen und schweizerischen Flora; nur wenige Arten standen in frischem Zustande zur Verfügung. Es wurden folgende Arten verglichen: Carex acuta L., C. alba Scop., C. arenaria L., C. aterrina Hop., C. atrata L., C. brizoides L., C. bicolor All., C. Buckii Wimm., C. Buxbaumii Wahlbg., C. caespitosa L., C. capillaris L., C. capitata L., C. chordorrhiza Ehrh., C. curvata Knaf (C. praecox Schreb. var.), C. digitata L., C. dioeca L., C. distans L., C. ericetorum Poll., C. ferruginea Scop., C. flava L., C. filiformis L., C. firma Host, C. fuliginosa Schk., C. glauca Scop., C. hirta L., C. humilis Leysser, C. irrigua Sm., C. ligerica Gay, C. limosa L., C. maxima Scop., C. montana L., C. mucronata All., C. muricata L., C. nigra All., C. nitida Host, C. nutans Host, C. obtusata Liljeblad, C. ornithopoda Willd., C. paludosa Good., C. panicea L., C. pauciflora Lightf., C. pediformis C. A. Meyer, C. pilulifera L., C. praecox Schreb. (= C. Schreberi Schrk.), C. Pseudocyperus L., C. sempervirens Vill., C. silvatica Huds., C. stenophylla Wahlbg., C. strigosa Huds., C. supina Wahlbg., C. teretiuscula Good., C. tenuis Host, C. tomentosa L., C. umbrosa Host, C. vaginata Tausch, C. verna Vill. (= C. praecox Jacq.), C. vesicaria L.

Betrachtet man die Leitbündel im Rhizom der Gattung Carex, so ergeben sich von selbst zwei grosse Classen, nämlich eine solcher Arten, die collaterale Bündel besitzen, und solcher, die jene den Rhizomen der Monokotyledonen zumeist zukommende Form des perixylematischen Bündels aufweisen. Die erste Classe hat nur sehr wenige Vertreter, und jene bilden fast alle wieder von einander verschiedene Typen, während zur zweiten Classe die überwiegende Mehrzahl zu rechnen ist. Die Typen der ersten Classe habe ich nach der Anordnung der Bündel, diejenigen der zweiten Classe, dem Beispiele Schwendener's in seinem "Mechanischen Principe" folgend, dagegen nach dem Baue der Rinde gruppirt; denn hier ist die Anordnung der concentrischen Bündel innerhalb eines, von einer einschichtigen, nach innen meist stark verdickten Scheide begrenzten Centralcylinders, zu wenig von einander unterschieden, um genügenden Anhalt für die Gruppirung bieten zu können.

Vom Typus I der ersten Classe ausgehend, der sich durch stengelähnlichen Bau des Rhizoms charakterisirt, findet man beim Typus II den Centralcylinder nach aussen begrenzt, nicht durch eine sich deutlich von dem umgebenden Gewebe abhebende Scheide, sondern durch Aneinanderlagerung von einzelnen Sklerenchymscheiden der in einer Ringlage angeordneten Bündel. Beim Typus III endlich ist eine deutliche, normale Centralcylinderscheide vorhanden, und im Centralcylinder liegen zerstreut die collateralen Bündel; durch diese unterscheidet sich dieser Typus einzig und allein von dem Typus I der zweiten Classe, bei welchem perixylematische Leitbündel vorhanden sind.

Wir gehen nun zur specielleren Betrachtung der einzelnen Typen über.

I. Classe: Arten mit collateralen Leitbündeln im Rhizom. Typus I. Carex chordorrhiza Ehrh. (Tafel III, Fig. 2.)

Unter der sehr stark verdickten, lebhaft gelb gefärbten Epidermis befindet sich, durch eine Lage parenchymatischer Zellen von ihr getrennt, ein Sklerenchymring von nicht immer gleich viel (ein bis vier) Zelllagen gebildet. Das sich daran anschliessende parenchymatische Grundgewebe ist von grossen, gerundet-trapezoidischen Luftlücken in regelmässigen Zwischenräumen durchsetzt; ebenso wird die Mitte des Rhizoms von einem grossen, centralen Luftgang durchzogen. In den schmalen, brückenartigen Bändern von Parenchym, welche die trapezoidischen Lücken unter sich und von dem centralen Luftgang trennen, liegen die Leitbündel eingebettet. Dieselben sind völlig normal collateral gebaut, wie in dem oberirdischen Stengel von Zea Mays, Saccharum officinarum, Bambusa u. s. w. Ihr Querschnittsbild erscheint zuweilen im Sinne des Radius gestreckt. Sie werden, besonders die auf den radialen parenchymatischen Brücken liegenden, von ziemlich starken Sklerenchymbelegen von zwei bis drei Zellschichten auf der Aussen- und Innenseite eingeschlossen und besitzen auf der rechten und linken Seite jene bekannten "Durchgänge". Die auf den der Epidermis parallel laufenden, den centralen Luftgang umschliessenden Bändern liegenden Bündel, haben auf dem Querschnitt eine mehr kreisförmige Gestalt und sind von einer mehrschichtigen, aber schwächer gebauten Sklerenchymscheide umgeben. Auch ist ihre Anordnung im Gegensatze zu den auf den radialen Brücken gelegenen Bündeln, indem dort immer nur je ein Bündel sich auf einer Brücke befindet, eine ziemlich unregelmässige, indem die Zwischenräume zwischen den einzelnen Bündeln von verschiedener Grösse sind. Durch diese Anordnung des Grundgewebes, besonders durch den centralen Luftgang und den collateralen Bau seiner Leitbündel macht das Rhizom, anatomisch betrachtet, vollständig den Eindruck eines oberirdischen Stengels. Unter sämtlichen von mir untersuchten Arten fand sich für diesen Bau kein weiteres Beispiel.

Typus II. Carex limosa L. und C. dioeca L. (Taf. III, Fig. 3.)

Diese beiden Arten haben gleichfalls völlig collaterale Leitbündel,

doch ist ihre Anordnung eine von C. chordorrhiza sehr abweichende. Unter der Epidermis findet sich gleichfalls ein subepidermaler, mehrschichtiger Sklerenchymring, in welchem die einzelnen Zellen der äusseren Reihe fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind, während diejenigen der inneren Reihen eine weniger starke, nach innen zu abnehmende Verdickung aufweisen und endlich in das parenchymatische Grundgewebe übergehen. Die Leitbündel liegen unregelmässig-kreisförmig angeordnet, mehr oder weniger zickzackartig an einander gereiht, um einen unregelmässigen, durch Zerreissen der parenchymatischen Zellen entstandenen Luftgang. Auch das zwischen Epidermis und Leitbündelring liegende Grundgewebe weist zahlreiche, nach innen zu sich verschmälernde Luftgänge auf, zwischen denen zahlreiche, meist nur aus einer intact gebliebenen Zellplatte bestehende Bänder oder Brücken übrig geblieben sind als Verbindung zwischen dem Bastringe anliegenden und dem den Leitbündelring umgebenden parenchymatischen Rindengewebe. Durch diese Anordnung erhält der Querschnitt der Rhizome beider Arten das Aussehen, als ob der Centralcylinder von den sogenannten "Brücken" schwebend gehalten würde. Indessen ist die für den Centralcylinder charakteristische Scheide hier noch nicht vollkommen ausgebildet, sondern erst andeutungsweise vorhanden. Die einzelnen Bündel sind von annähernd gleich starken Sklerenchymscheiden umgeben, welche mit einander verschmelzen und so einen Hohleylinder mit wellig-gebogener Oberfläche darstellen. Bei C. dioeca L. sind die Zellen, welche den nach aussen liegenden Teil der Sklerenchymscheiden bilden, ganz ähnlich den Zellen der Centralcylinderscheiden, auf ihrer inneren Seite stark verdickt, indessen finden sich zwischen einzelnen Bündeln hin und wieder parenchymatische Zellen, so dass sich hier die Sklerenchymscheiden nicht berühren, resp. die andeutungsweise vorhandene Endodermis unterbrochen wird. Jedes Bündel, d. h. also das Mestom selbst, ist völlig normal collateral gebaut, und ist C. dioeca L. durch das öftere Auftreten mehrerer grossen Gefässe in einem Bündel ausgezeichnet.

### Typus III. Carex hirta L. (Taf. III, Fig. 4.)

Auch dieser Typus, vertreten durch C. hirta L. besitzt collaterale Bündel. Dieselben liegen unregelmässig zerstreut in dem Grundgewebe eines Centralcylinders eingebettet, und zwar, je näher dessen Mitte, desto weiter von einander entfernt. An der Peripherie des Centralcylinders, unmittelbar an der wenig verdickten Scheide desselben, finden zahlreiche Verschmelzungen von Leitbündeln statt, wodurch die Regelmässigkeit sehr beeinträchtigt wird. Die im mittleren Teile liegenden Bündel zeigen in grosser Regelmässigkeit den bekannten collateralen Bau. Hervorzuheben ist hierbei noch, dass bei den Verschmelzungen der Bündel im peripherischen Teile des Centralcylinders eine Hinneigung zum concentrischen Bündeltypus sich darin ausspricht, dass die Gefässteile der verschmelzenden Bündel deren Siebteile mehr oder weniger vollständig umfassen. Eine starke sklerenchymatische Scheide umgiebt die einzelnen Bündel vollständig; sie ist ziemlich gleichmässig, nur öfters an der Aussen- und Innenseite noch durch eine oder zwei Zelllagen verstärkt. Das Rindenparenchym ist nicht von Luftgängen durchzogen und von einigen, nur wenig verdickten subepidermalen Zellreihen nach aussen begrenzt.

## II. Classe: Arten mit concentrischen (perixylematischen) Leitbündeln im Rhizom.

Sämtliche Arten dieser Classe haben einen durch eine selbständige Scheide begrenzten Centralcylinder.

Gruppe A: Das parenchymatische Grundgewebe der Rinde ist von sehr grossen Luftgängen durchzogen, so dass dasselbe nur noch

in mehr oder minder schmalen Platten erhalten ist.

Typus IV. Hierher gehören vornehmlich Carex arenaria L., C. ligerica Gay, C. Buxbaumii Wahlbg., C. praecox Schreb., C. paludosa Good., C. brizoides L., C. acuta L., C. caespitosa L. (Taf. III, Fig. 5.) Der Centralcylinder wird nach aussen durch eine mässig stark verdickte Scheide abgegrenzt, der noch ein bis zwei Zelllagen verdickten parenchymatischen Gewebes vorgelagert sind. Derselbe ist nirgends von Luftgängen durchzogen, die Zellen des Grundgewebes werden nach dem leitbündelfreien Centrum zu grösser und dünnwandiger. Die einzelnen Leitbündel zeigen eine typisch perixylematische Form, die aber durch die Grösse und durch die geringe Anzahl der Gefässe sich von den meisten perixylematischen Bündeln, die ich beobachtet habe, wie bei Acorus Calamus, den Juncaceen, sowie den übrigen Arten der Gattung Carex, unterscheiden. Bei C. arenaria L. und C. ligerica Gay sind es meist nur vier oder fünf grosse Gefässe, welche das Phloëm umgeben, während allerdings bei C. Buxbaumii Wahlbg., C. praecox Schreb., C. Buekii Wimm., C. paludosa Good. und C. brizoides L. die Anzahl der Gefässe meist etwas grösser ist. Sämtliche Bündel sind von mehreren Lagen sklerenchymatischer Zellen völlig umgeben. Eine Verschmelzung benachbarter Sklerenchymscheiden findet hier ziemlich häufig statt, und zwar regelmässig an der Peripherie des Centralcylinders. Ausser diesen völlig concentrischen Bündeln, in deren Phloëm, wie bei Juncus acutiflorus var. pallescens Koch, öfter Gruppen von sklerenchymatischen Zellen sich finden, giebt es z. B. bei C. arenaria L. an der Peripherie auch noch solche, deren Bau als ein Uebergang vom collateralen zum concentrischen Bündeltypus anzusehen ist, ja sogar, wenn auch sehr vereinzelt, vollständig collaterale Bündel. Einen ganz analogen Bau zeigt die auch systematisch nahe stehende C. ligerica Gay. Eng an diese beiden eben erwähnten Arten schliessen sich

dann C. brizoides L., C. praecox Schreb., C. Buxbaumii Wahlbg. an, während C. Buekii Wimm., C. paludosa Good., C. acuta L., C. caespitosa L. besonders durch ihre starken sklerenchymatischen Bündelscheiden, sowie durch die viel weniger regelmässige Anordnung des Phloëms von den übrigen Arten dieser Gruppe unterschieden sind. Auch findet bei ihnen eine Vereinigung der Sklerenchymscheiden nur an der Peripherie regelmässig statt, während sonst stets ein Zwischenraum von einer oder wenigen Schichten parenchymatischer Zellen zwischen den einzelnen Bündeln vorhanden ist. Ein deutlicher subepidermaler Sklerenchymring wurde bei C. caespitosa L. beobachtet, bei C. arenaria L. ist derselbe im Radius der "Brücken" unterbrochen. Die übrigen von mir untersuchten Arten dieser Gruppe weisen meist nur wenige Zelllagen etwas verdickten, parenchymatischen Grundgewebes unter der Epidermis auf.

Wenig abweichend und daher auch diesem Typus zuzuzählen waren C. nitida Host, C. curvata Knaf, (Taf. III, Fig. 6) C. supina Wahlbg.; das Rindenparenchym ist bei ihnen von mehr oder minder kleinen Luftlücken durchzogen; es findet sich meist einige Schichten unterhalb der Epidermis ein Ring von mehreren Lagen sklerenchymatischer Zellen, der bis an die Centralcylinderscheide reicht. Die concentrischen Bündel, welche sämtlich von ziemlich starken Sklerenchymscheiden umgeben sind, die aber selten mit denjenigen der benachbarten Bündel verschmelzen, erfüllen in regelloser Anordnung den ganzen Centralcylinder. Die Anzahl der das Phloëm einschliessenden Gefässe ist eine verhältnismässig geringe.

Typus V. Die Leitbündel nehmen nur die der Peripherie des Centralcylinders zunächst liegende Zone ein, und zwar meist in zweifacher Ringlage; ihre Sklerenchymscheiden liegen eng an einander Die Mitte des Centralcylinders ist lockeres parenchygedrängt. matisches Grundgewebe. Hierher gehören: C. panicea L., C. vaginata Tausch, C. irrigua Sm., C. bicolor All., C. pauciflora Lightf., C. stenophylla Wahlbg., C. verna Vill. (= C. praecox Jacq.), C. pilulitera L. Ein deutlich ausgeprägter Sklerenchymring wurde nur bei C. verna Vill., C. stenophylla Wahlbg., C. irriqua Sm. beobachtet; bei C. vaginata Tausch, C. panicea L., C. pauciflora Lightf., C. bicolor All., C. pilulifera L. fanden sich nur ein bis zwei Schichten verdickten parenchymatischen Grundgewebes unter der Epidermis. Bei einigen Arten dieses Typus, z. B. bei C. vaginata Tausch und C. irriqua Sm. öffnet sich der Xylemring der äusseren, der Scheide des Centralcylinders angrenzenden Bündel sehr deutlich nach aussen.

Gruppe B: Typus VI. Das Rindenparenchym gleicht jenem slockeren, uur aus einschichtigen, dünnwandigen Zellplatten bestehenden Grundgewebe, wie wir es bei Acorus Calamus finden. Zuweilen bildet ein ubepidermaler, drei bis vier Zellschichten starker Sklerenchymcylinder

den Schutz gegen radialen Druck. Die concentrischen Leitbündel selbst sind von ziemlich starken Sklerenchymscheiden umgeben, die selten, und dann nur an der Peripherie des Centralcylinders, mit einander verschmelzen. C. muricata I., C. nutans Host, C. teretiuscula Good. (ohne Sklerenchymring), C. vesicaria I. gehören dieser Gruppe an. (Tafel III, Fig. 7.)

Gruppe C: Diese bei weitem artenreichste Gruppe charakterisirt sich besonders durch das Fehlen jeden Luftganges, abgesehen von kleineren Intercellularlücken, in der Rinde wie im Centralcylinder. Letzterer wird von jener bekannten einschichtigen Scheide begreuzt, deren einzelne Zellen nach innen stark verdickt sind. Die einzelnen Leitbündel, die an und für sich nichts besonders Bemerkenswertes aufweisen, liegen in einem Hohlcylinder, so dass die Mitte von ihnen frei bleibt, welche gewöhnlich mit dünnwandigem Parenchym angefüllt ist. Sie erscheinen auf Querschnitten im Sinne des Radius elliptisch gestreckt, namentlich diejenigen, welche dem leitbündelfreien Centrum zunächst liegen. Nach der Gestaltung der Rinde lassen sich drei Typen unterscheiden:

Typus VII. Das Grundgewebe der Rinde ist durchweg dünnwandiges Parenchym, dessen subepidermal gelegene Zellen kaum irgend welche Verdickung bemerken lassen. Die Leitbündel sind von einer meist zweischichtigen Sklerenchymscheide umgeben und liegen, besonders die inneren Bündel, durch mehrere Schichten parenchymatischen Grundgewebes von einander getrennt. Verschmelzungen von Sklerenchymscheiden kommen meist nur in nächster Nähe der Centralcylinderscheide vor. Hierher gehören C. maxima Scop., C. strigosa Huds., C. alba Scop., bei welcher Art eine Berührung der Sklerenchymscheiden allgemeiner stattfindet, C. Pseudocyperus L., C. distans L. (Taf. III, Fig. 12). Eng an diese Arten schliessen sich C. flava L. und C. tomentosa L. an, zugleich den Uebergang bildend zu dem folgenden Typus. Bei ihnen sind nämlich die unmittelbar an die Epidermis angrenzenden Zellen des Grundgewebes deutlich verdickt, nach innen zu allmählich eine weniger starke Verdickung zeigend. Bei dem nun folgenden

Typus VIII, zu dem die Mehrzahl der zur Gruppe C. gerechneten Arten gehören, tritt eine mehrere Zellschichten des subepidermal gelegenen Grundgewebes umfassende Verdickung der Zellen ein, häufig auch durch eine braune Färbung schon dem unbewaffneten Auge kenntlich. Die Leitbündel im Centralcylinder sind von denjenigen der Arten des vorigen Typus nur in so fern verschieden, als meistens eine Verschmelzung sämtlicher Sklerenchymscheiden stattfindet. C. montana L., C. pediformis C.A. Meyer, C. filiformis L., C. silvatica Huds., C. ericetorum Poll., C. humilis Leysser, C. nigra All., C. atrata L., C. aterrima Scop., C. sempervirens Vill., C. ornithopoda Willd., C. digitata L. gehören hierher. Bei C. tenuis Host,

C. umbrosa Host und C. ferruginea Scop. finden sich in dem subepidermalen, verdickten Grundgewebe vereinzelt eingestreute Sklerenchymgruppen, die also überleiten zu jenem Typus, der sich durch Vorhandensein eines vollständigen Sklerenchymringes charakterisirt. (Taf. III. Fig. 8.)

Typus IX. Bei diesem Typus ist, wie schon angedeutet, ein mehrschichtiger Sklerenchymring vorhanden, der dem Rhizome eine ganz besondere Festigkeit gewährt. Die starke Verdickung betrifft hier nur die diesen Ring bildenden Zellen, indem sich an ihn, unvermittelt, dünnwandige parenchymatische Zellen anschliessen. Hierher gehören: C. capillaris L., C. obtusata Liljeblad, C. fuliginosa Schk., C. digitata L., C. firma Host, C. glauca Scop.; bei letzterer Art ist jener Ring von überaus kleinen Sklerenchymzellen gebildet, so dass derselbe, im Hinblick auf den Durchmesser des ganzen Querschnittes, unverhältnismässig schmal erscheint. (Taf. III, Fig. 9.)

Die so bedeutenden Verschiedenheiten nicht nur im Baue der einzelnen Leitbündel, sondern auch in ihrer Anordnung in den einzelnen Rhizomen, dass dieselben eine Gruppirung der Gattung Carex in neun Typen ermöglichen, berechtigen wohl zu der Frage nach dem Grunde solcher Unterschiede bei ein und derselben Gattung. Derselbe kann wohl nur in der Lebensweise der verschiedenen Arten zu suchen sein. und so mag denn in folgendem ein Versuch, diese Unterschiede verständlich zu machen, indem wir die Standortsverhältnisse in Betracht ziehen, gestattet sein. Zur Orientirung über den Standort der einzelnen Arten habe ich vornehmlich die sehr genauen Angaben von Sendtner<sup>1</sup>) benutzt, während ich die diesbezüglichen Notizen in den Floren von Ascherson, Garcke und Koch als Ergänzung und bei solchen Arten angewandt habe, die im bavrischen Gebiete nicht vorkommen.2)

Die Untersuchungen, ob und wie weit der Standort einen Einfluss auf die Entwicklung des anatomischen Baues ausübt, gehören erst der neuesten Zeit an.

Wohl der erste, welcher diese Frage berücksichtigt, ist Schwendener. In seinem berühmten Werke "Das mechanische Princip im anatomischen Baue der Monokotyledonen« giebt derselbe, zum Nachweise des Einflusses des Bodens auf die in den Rhizomen zum Ausdruck kommenden mechanischen Verhältnisse, eine Tabelle, in der er die

<sup>1)</sup> Sendtner. "Die "Vegetationsverhältnisse Südbaierns etc." München 1854.

<sup>2)</sup> Folgende Bemerkung Volkens' ("Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane" Jahrbuch des Kgl. bot. Gartens zu Berlin III, 1884) mag hier ihre Stelle finden: "Die Standorte, die in den Floren gewöhnlich als Torfmoore, feuchte Wiesen, Sumpf- und Grabenränder bezeichnet werden, lassen sich in zwei Kategorien bringen, in solche, wo wirklich dauernd das ganze Jahr über reichlich Feuchtigkeit im Boden vorwaltet, und in solche, wo das Grundwasser im Hochsommer zurücksinkt und in den oberen Erdschichten vorübergehend eine gewisse Dürre eintreten kann."

verschiedenen Standorte in acht Kategorien teilt und ihnen ebensoviele Classen von Beispielen von Rhizomen gegenüberstellt. Unter diesen befinden sich auch die zahlreicher Carex-Arten, wie C. alba, C. glauca, C. ericetorum, C. supina, C. brizoides, C. Schreberi, C. disticha, C. stricta, C. caespitosa, und Juncus-Arten, wie Juncus Gerardi etc. aufgeführt. Abbildungen sind beigegeben von Rhizomen von C. stricta, C. incurva, C. limosa und C. chordorrhiza. Seinem Zwecke entsprechend, berücksichtigt der Verfasser indessen hierbei fast ausschliesslich die mechanischen Verhältnisse.

Von neueren Arbeiten möchte ich noch die beiden 1883 und 1884 erschienenen von Costantin: "Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones") und "Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques") erwähnen. Für die vorliegenden Untersuchungen bieten sie indessen geringeres Interesse, weil die eine der Arbeiten ausschliesslich Dikotyledonen, die andere dagegen nur die Verhältnisse bei Wasserpflanzen untersucht. In beiden Arbeiten stützt sich der Verfasser auf eine Reihe von Experimenten, die mit seinen Beobachtungen in der Natur übereinstimmen.

In demselben Jahre (1884) erschien auch eine Arbeit von Volkens über die "Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau<sup>3</sup>); allein der Verfasser beschränkt sich fast aussschliesslich auf Untersuchungen an oberirdischen Organen. Seine kurze Angabe, dass fast alle Carices des nassen Bodens nur kurze, sich oberflächlich verbreitende Wurzeln resp. Rhizome haben, konnte ich ebenfalls bestätigen.

Bei meiner Arbeit musste ich, um mich nicht ins weite zu verlieren, mich auf anatomische Untersuchungen beschränken und konnte daher nur, statt des Experiments, jene von Volkens, allerdings als die weniger empfehlenswerte bezeichnete Methode anwenden, nämlich "alle die Arten einer Gattung zu untersuchen, die sich neben anderem, auch durch die Differenz ihrer specifischen Standörter unterscheiden", und sie nach diesem Gesichtspunkte zu classifieiren.

Die zur ersten Classe gehörigen, d. h. also collaterale Bündel besitzenden Arten kommen sowohl in Hochmooren, auf schwammigen, nassen Stellen, als auch an sandigen Orten vor, und zwar bilden hier, von C. chordorrhiza Ehrh., welche die tiefsten Stellen in Hochmooren bewohnt, ausgehend, C. limosa L. und C. dioeca L. den Uebergang zu C. hirta L., die sich sowohl auf nassen Wiesen, Moorrändern, überschwemmtem Boden, als auch nach Garcke an sandigen, feuchten Orten und Ufern, nach Koch sowohl an feuchten und trockenen sandigen Orten findet. Letztere Art leitet zur zweiten Classe über, indem C. arenaria L. und C. ligerica Gay, abgesehen von dem Baue der

<sup>1)</sup> Ann. d. sc. nat. Série VI. Tome XVIII.

<sup>2)</sup> Ann. d. sc. nat. Série VI. Tome XIX.

<sup>3)</sup> Jahrbuch des Kgl. botan. Gartens zu Berlin, III, 1884.

Leitbündel, bei gleichem Bau auch gleichen Standort haben, wie C. hirta L. Eng an diese beiden Arten schliesst sich in Gleichheit von Bau und Standort U. praecox Schreb, an. Indessen ihrer Aehnlichkeit im anatomischen Bau wegen müssen auch C. Buekii Wimm., welche nach Fiek mehr trocknere Standorte, nie Sümpfe bewohnt, sowie U. brizoides L. und U. acuta L., welche allerdings nach Sendtner auf Sand, Lehm, Kiesbetten vorkommen, sowie die in nassem Wiesenmoore lebende C. Buxbaumii Wahlbg, und U. caespitosa L. hierher gerechnet werden. Am auffallendsten ist die Aehnlichkeit von U. paludosa Good., einer ausgesprochenermassen im Sumpfe lebenden Art mit jenen beiden nur im trockenen Sande vorkommenden Arten C. arenaria L. und C. ligerica Gay. Ferner bewohnen C. supina Wahlbg. und C. nitida Host. "sonnige Orte", C. curvata Knaf nach Ascherson "lichten Laubwald".

Der Typus V. umfasst meist Arten, die auf "feuchten Wiesen" und an "nassen Orten" vorkommen. Auch C. bicolor All, bewohnt nach Koch "feuchte, kiesige", nach Hoppe "sumpfige" Orte, bei C. stenophylla Wahlbg, ist der Standort als "grasige Hügel" bezeichnet, während bei C. verna Vill. und bei C. pilulifera L. "trockene Waldplätze" genannt sind.

Die auffallende Erscheinung, dass Arten mit ganz verschiedenem Standorte doch gleichen Bau aufweisen, findet vielleicht zum Teil darin ihre Erklärung, dass sich die Standorte nicht immer genau abgrenzen und definiren lassen, dass eine Art, die gewöhnlich auf feuchtem Boden zu wachsen pflegt, einmal auch auf trockenerem vorkommt und umgekehrt; ausserdem können Orte, die im Hochsommer als durchaus trocken zu bezeichnen sind, im Frühjahr feucht oder sogar sumpfig genannt werden. Es müsste also den Standortsbestimmungen in zweifelhaften Fällen auch die Jahreszeit beigefügt sein, um scheinbar sich findende Widersprüche sicher beseitigen zu können. Bei dieser herrschenden Unsicherheit, die auch sogar in den Angaben der einzelnen Floren sich findet, muss man sich nach dem Verhalten der Majorität der Arten in den einzelnen Typen richten, die streitigen Fälle als Uebergangsarten, d. h. als Arten mit wechselndem Standort oder mit Standorten von wechselnder Beschaffenheit ansehen, denn nur so ist es möglich, nur einigermassen ein Verständnis für diese Thatsachen zu gewinnen.

Das Rindenparenchym der Gruppe B. weist auf sumpfigen Standort hin, und in der That stimmen auch die Angaben über denselben hiermit überein.

Alle bis jetzt erwähnten Arten erfordern mehr oder minder einen lehmigen, sandigen, wasserdurchtränkten Boden als Standort, wie dies dem Vorhandensein der grossen, oft ganz bedeutenden Luftlücken der Rinde entspricht, während die Arten der Gruppe C., besonders der Typus VII., mehr lockeren, luftführenden Boden zum Standorte haben, dessen Erddruck schon die continuirliche Rinde das Gleichgewicht hält. Ein Verständnis dafür, dass bei den einen Arten collaterale Bündel vorhanden sind, während die bei weitem grösste Anzahl concentrische Bündel aufweist, ist vielleicht nur darin zu finden, dass die verschiedenen Arten denselben Zweck, das Phloëm gegen äusseren Druck zu schützen, eben auf verschiedene Art erreichen können. Denn die mit collateralen Bündeln ausgerüsteten Arten haben sämtlich einen aus sklerenchymatischen Zellen gebildeten Hohlcylinder, während die mit concentrischen Bündeln versehenen dieses Sklerenchymcylinders nicht in gleichem Masse bedürfen. Der concentrische Bau der Bündel selbst giebt ihnen nämlich schon einen gewissen Grad von Festigkeit, zu dessen Erhöhung dann noch die sklerenchymatischen Mestomscheiden dienen und erst, wenn ein ganz besonderer mechanischer Schutz erforderlich wird, tritt ausserdem noch ein aus mehreren Zelllagen bestehender Sklerenchymcylinder auf.

Auch Russow<sup>1</sup>) spricht von der den Leitbündeln als solchen, d. h. den Mestombündeln, zugeteilten Aufgabe, mechanisch wirksam zu sein. Bei den baumförmigen Liliaceen fand er die rings um das geringe Phloëm gestellten Tracheïden ausserordentlich verdickt, so dass hier das Xylem völlig die Rolle des Sklerenchyms vertritt.

Bevor wir die Gattung Carex verlassen, will ich noch über die Zusammensetzung der Leitbündel von Carex arenaria L., die in ihrem Rhizome bekanntlich wohl die schönsten normal gebauten perixylematischen Leitbündel in dieser Gattung aufweist, einige Angaben machen. In den collateralen, sowie auch perixylematischen Bündeln wird die Wasserleitung nur durch Gefässe, nie durch Tracheïden vermittelt. Die beiden grossen Gefässe der collateralen Bündel sind von Parenchym umgeben: in der Initialgruppe berühren sich die Gefässe indes gegenseitig. Die Sklerenchymscheide wird vertreten durch Sklerenchymfaserbündel, deren eines das Phloëm, deren anderes das Xylem begleitet. Xylem und Phloëm (das Mestom) werden von einer einschichtigen Scheide rings umschlossen (Mestomscheide im engeren Sinne); diese Scheide besteht aus Parenchymzellen, deren dem Bündel anliegende Wandungen stark verdickt sind. Die verdickten Wände sind von zahlreichen Porenkanälen durchsetzt. Auf Querschnitten beobachtet man, dass die Verdickung dieser Mestomscheidenzellen am stärksten auf der Phloëmseite ausgebildet ist; nach der Xylemseite nimmt die Verdickung graduell ab.2) Das Phloëm besteht aus Siebröhren und wenigen Geleitzellen.

Die grossen, weitlumigen Gefässe der perixylematischen Bündel sind entweder ringsum von einer Schicht Parenchymzellen umgeben,

<sup>1)</sup> Russow: "Jubiläumsschrift": S. 6 und 7.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Es wäre vielleicht im Interesse der Deutlichkeit ratsam mit dem Ausdruck "Mestomscheide" eben nur solche das Mestom teilweise oder völlig umgebende, parenchymatische Scheiden zu bezeichnen; nicht aber auch die oft völlig geschlossenen Sklerenchymbelege.

oder aber es treten stellenweise die Zellen des Sklerenchymbelegs unmittelbar an das Gefäss heran. Verbindungen des Grundgewebes mit dem Phloëm vermittelst Einschaltung von Parenchym konnten nicht beobachtet werden; die Sklerenchymscheiden zeigten sich überall geschlossen. Das Phloëm besteht aus weiteren Siebröhren und auf dem Querschnitt englumigen Zellen, deren Wandungen eigentümlich verdickt erscheinen. Längsschnitte zeigen die Siebplatten schräg gestellt.

Eriophorum. Eriophorum angustifolium Rth., E. latifolium Hoppe, E. alpinum L., E. gracile Koch. Diese vier Vertreter der Gattung Eriophorum repräsentiren drei Typen, welche wesentlich von einander verschieden sind; besonders ist dies der Fall bei Typus l einerseits und Typus II und III andererseits.

Typus I. Eriophorum gracile Koch. (Taf. III, Fig. 10.) Dieser Typus charakterisirt sich durch den Mangel einer sich deutlich von dem benachbarten Grundgewebe abgrenzenden Endodermis und durch das Vorhandensein collateraler Leitbündel, wodurch er sich auch namentlich von den beiden anderen Typen unterscheidet. Die ganze Masse des Rhizoms besteht, wie der Querschnitt durch dasselbe zeigt, aus dünnwandigem Parenchym, welches einige Zellschichten unter der Epidermis grosse, meist abgestumpft-trapezoidische Luftlücken aufweist, während die central gelegenen Partien von Luftgängen nicht durchzogen sind. In dieser centralen, soliden Masse des Grundgewebes liegen nun, ohne etwa durch eine gemeinsame Scheide umschlossen zu sein, die collateralen Leitbündel eingebettet, in regelmässigen Abständen von einander, einen Ring bildend, und zwar correspondirend mit den die einzelnen Scheidewände zwischen den oben erwähnten Luftlücken bildenden Brücken parenchymatischen Gewebes. Die Bündel selbst zeigen öfters die normale collaterale Form; dabei treten an Stelle der beiden grossen typischen Gefässe öfters mehrere auf, zuweilen zeigen sie jedoch auch jene, als Uebergangsform zum concentrischen Bündel zu bezeichnende halbmondförmige Gestalt.

Typus II. Eriophorum alpinum L. Diese Art hat ein solides Rindenparenchym, d. h. es fehlen die grossen Luftgänge, während Intercellularräume nicht ausgeschlossen sind. Der Centralcylinder wird begrenzt von einer wenig verdickten, einschichtigen Scheide. In ihm liegen die völlig normal concentrisch gebauten Bündel in dem Grundgewebe eingebettet. Dieselben zeichnen sich sowohl durch die Kleinheit ihrer Gefässe, als auch durch das Fehlen einer sklerenchymatischen Scheide aus, indem nur die angrenzenden Zellen höchstens ein wenig verdickt sind.

Typus III. Eriophorum angustifolium Rth. und E. latifolium Hoppe. Bei beiden Arten ist ein solides Rindenparenchym vorhanden, ebenso ein durch eine Scheide deutlich abgegrenzter Centralcylinder, Das Auffallende bei diesem Typus sind die Leitbündel, welche im

Grundgewebe des Centralcylinders in der bekannten Weise zerstreut eingelagert sind. Sie haben besonders bei E. latifolium Hoppe meist vollkommen concentrischen Bau, während bei E. angustifolium Rth. die halbmondförmige Gestalt die vorherrschende ist, was jedoch das Vorkommen von normal concentrisch gebauten Bündeln durchaus nicht ausschliesst. Beide Bündelformen besitzen aber, was besonders bei den normal concentrischen Bündeln von E. latifolium Hoppe auffällig ist, nur auf der dem Centrum zugewandten Seite einen überaus starken Beleg sklerenchymatischer Zellen. Indessen sind nicht sämtliche Bündel mit einem solchen Sklerenchymbeleg ausgerüstet. Die die leitbündelfreie Mitte umgebenden Bündel weisen den stärksten Sklerenchymbeleg auf, während die zwischen ihnen mehr nach aussen liegenden Bündel desselben ganz entbehren. Es ist dies eine ebenso seltene Erscheinung, dass concentrische Bündel nur auf einer Seite durch sklerenchymatische Zellen gefestigt werden, wie der gleichfalls beobachtete Fall, z. B. bei Scirpus maritimus L., dass collaterale Bündel rings von Sklerenchym umgeben sind.

Scirpus. Zur Untersuchung gelangten Scirpus Holoschoenus L., S. compressus Pers., S. pungens Vahl, S. maritimus L., S. caespitosus L., S. rufus Schrad. Bei dieser Gattung tritt wieder eine grössere Mannichfaltigkeit im Bau der Rhizome auf. Wir finden neben den typisch concentrisch gebauten Bündeln auf der einer Seite, bei anderen Arten wieder collaterale Leitbündel; zu letzteren gehören S. maritimus L., S. pungens Vahl; zu ersterer Classe S. Holoschoenus L., S. caespitosus L. einerseits und S. rufus Schrad., S. compressus Pers. andererseits. Betrachtet man jene beiden mit collateralen Bündeln ausgerüsteten Arten näher, so findet man bei beiden so beträchtliche Unterschiede, dass jede als besonderer Typus bezeichnet werden muss.

Typus I. Scirpus maritimus L. Das Rindenparenchym ist äusserst zart und dünnwandig, nur subepidermal finden sich zwei bis drei Schichten sklerenchymatischer Zellen. An die Centralcylinderscheide lagern sich hier nach innen fünf bis sechs Schichten sklerenchymatischer Zellen von tiefbrauner Farbe an und an diese dann dicht gedrängt und mit ihren Sklerenchymbelegen meistens verschmolzen die collateralen Bündel, wenn auch nicht immer in ausgesprochener Regelmässigkeit. Der Centralcylinder ist mit dünnwandigem Parenchym erfüllt, in dem weitere collaterale Bündel ziemlich gedrängt, aber stets ein oder mehrere Zellschichten Grundgewebe zwischen sich lassend, eingebettet liegen, je näher dem Mittelpunkt, desto entfernter von einander. Jedes Bündel ist hier ausnahmsweise, was ich bei keiner Art oder Gattung weiter beobachtet habe, und wie es sonst bei concentrischen Bündeln Regel ist, von einer ununterbrochenen, mehrschichtigen Sklerenchymscheide völlig umschlossen.

Beitrag zur Kenntnis der Leitbündel im Rhizom monokotyler Pflanzen. 107

Typus II. Scirpus pungens Valil. Das Rindenparenchym ist hier sehr locker; es gleicht dem Rindenparenchym von Acorus Calamus und einiger Carex-Arten, nur findet sich unter der Epidermis eine Schicht verdickter, braungefärbter Zellen. Die Centralcylinderscheide, soweit man hier von einer solchen reden kann, besteht aus zwei einschichtigen, concentrischen, dünnwandigen Zellschichten, zwischen welchen eine ein- bis zweischichtige Lage parenchymatischer Zellen sich befindet In ziemlich regelmässigen Abständen wird die innere Zelllage unterbrochen, um zwischen sich und der äusseren collaterale Leitbündel aufzunehmen. Dieselben lehnen sich mit dem Phloëm an die äussere Zellschicht an, während ihre dem Centrum des Rhizoms zugewandte Xylemseite von einem mehr oder minder starken Sklerenchymbeleg umgeben ist. (Taf. II, Fig. 3.) Ausser diesen, meist in der radialen Richtung stark zusammengedrückten Bündeln, finden sich innerhalb dieser merkwürdigen doppelten Scheide, die zugleich eine Reihe von Leitbündeln aufnimmt, ähnlich wie bei Luzula, noch sehr vereinzelt normal collateral gebaute Bündel mit verhältnismässig starkem Sklerenchymbeleg auf der Xylemseite. Die Mitte des Centralcylinders nimmt ein grosser durch Zerreissen von Zellen entstandener Luftgang ein.

Typus III. Scirpus rufus Schrad., S. compressus Pers. (Taf. II, Fig. 11.) Beide Arten zeigen im Rhizom ein von grossen, abgestumpft quadratischen Luftlücken durchsetztes Rindenparenchym; bei S. rufus Schrad, finden sich ausserdem noch mehrere subepidermale Schichten dickwandiger Zellen; der Querschnitt des Rhizoms beider bietet also das bekannte radförmige Aussehen. Der Centralcylinder wird nach aussen durch eine einschichtige, aus mässig verdickten Zellen gebildete Scheide begrenzt. Sein Inneres ist von regelmässigen perixylematischen Leitbündeln angefüllt. Dieselben sind von einer meist einschichtigen Sklerenchymscheide rings umgeben und von einander durch ein bis zwei Zelllagen parenchymatischen Grundgewebes getrennt.

Typus IV. Scirpus Holoschoenus L., S. caespitosus L. Beide weisen ein solides Rindenparenchym auf. Der Centralcylinder wird durch eine einfache Schicht dünnwandiger Zellen begrenzt. In ihm finden sich bei S. Holoschoenus L. die grossen, von sehr starken Sklerenchymbelegen eingeschlossenen, normal concentrisch gebauten Leitbündel, welche sich durch die grosse Anzahl ihrer Gefässe auszeichnen (Taf. II, Fig. 4), während bei S. caespitosus L. der Sklerenchymbeleg viel schwächer und auch die Anzahl der Gefässe eine weit geringere ist.

Heleocharis. Heleocharis uniglumis Lk., H. palustris R.Br. Beide Arten besitzen ein sehr zartwandiges, lockeres, von zahlreichen Luftgängen völlig zerrissenes Rindenparenchym. Innerhalb des Centralcylinders, dessen Scheide aus einer Schicht ovaler, gleichmässig verdickter Zellen gebildet wird, liegen die regelmässigen concentrischen Bündel in bekannter Weise eingebettet. Sie entbehren des Schutzes durch Sklerenchymzellen.

Schoenus. Schoenus ferrugineus L., S. nigricans L. Hier ist das Rindenparenchym gleichfalls äusserst locker und vielfach zerrissen. Der Centralcylinder enthält kleine normal gebaute perixylematische Bündel, soweit sie nicht unmittelbar unter der Scheide, was häufig geschieht, Anastomosen bilden, um eine dunkelgelb gefärbte, das Centrum bildende Gruppe sklerenchymatischer Zellen angeordnet.

Rhynchospora. Rhynchospora fusca R. et Schult. Das Rindenparenchym ist hier gleichfalls vielfach zerrissen; der scheinbar vorhandene Centralcylinder entbehrt aber der Scheide und charakterisirt sich nur durch das festere parenchymatische Gewebe; in dieses sind nun die überaus kleinen Leitbündel eingelagert. Sie gehören dem collateralen Typus an und weisen jene beiden grossen typischen Gefässe zu beiden Seiten der Mediane auf. Anstatt eines Sklerenchymbelegs finden sich nur die parenchymatischen Zellen des Grundgewebes in der nächsten Nähe der Leitbündel ein wenig verdickt.

## V. Allgemeine Ergebnisse.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen im Hinblick auf die von mir eingangs gestellten Fragen lauten folgendermasssen:

- 1. Es wurde in den hierauf untersuchten Fällen (Acorus Calamus L., Juncus acutiflorus Ehrh., Juncus lampocarpus Ehrh., Carex arenaria L.) nachgewiesen, dass die concentrischen Monokotyledonen-Bündel (perixylematischen Bündel) der Rhizome von den collateralen Bündeln der Blätter und Stengel nicht durch die Qualität ihrer Elementarorgane, sondern nur durch die Anordnung ihrer Hauptteile (Phloëm und Xylem) sich unterscheiden; hierbei kommen betreffs der Anzahl der einzelnen Elemente mannichfache Abweichungen im einzelnen vor.
- 2. Der Uebergang des collateralen Bündels in das perixylematische findet in den weitaus meisten Fällen durch Umlagerung des Xylems um das Phloëm ein und desselben Bündels statt; nur bei Acorus Calamus L. kommen durch Zusammenlagerung von collateralen und concentrischen, im Stamme vorhandenen Bündeln neue perixylematische Bündel zu Stande. Der Uebergang von einer Form in die andere ist meist ein sehr allmählicher; er findet stets mehrere Millimeter unterhalb der Blattansatzstelle an das Rhizom, also bereits innerhalb und zwar im Centralcylinder desselben statt. Es kann eine Umwandlung ein und desselben Leitbündels aus dem collateralen in den concentrischen Typus und wieder in den collateralen statt haben. Solche mehrfache Umwandlung wurde indessen nur beobachtet in den Knoten der Juncaceen (Juncus acutiflorus Ehrh. und Juncus lampocarpus

Ehrh.) Eine solche wiederholte Umwandlung hat jedenfalls den Zweck, der Pflanze an der Stelle, wo die perixylematische Bündelform auftritt (also im Knoten) eine erhöhte Festigkeit zu verleihen; sie ist also mechanisch wichtig.

- 3. Auf ein und demselben Querschnitte zeigten sich oft die mannichfachsten Uebergangsformen vom collateralen zum perixylematischen Bündeltypus, und zwar gehörten die collateralen Bündel den dem Querschnitt zunächst, oberhalb desselben liegenden, also den ältern Blättern an, während die concentrischen Bündel den höher liegenden, jüngeren Blättern zukommen, indem sie erst kurz vor dem Austritt in ein nächsthöheres, jüngeres Blatt die collaterale Form annehmen.
- 4. Was nun die Anordnung der Leitbündel in den Rhizomen aller Arten ein und desselben Verwandtschaftskreises anbetrifft, so haben wir gesehen, dass hier eine ausserordentliche Verschiedenheit herrschen kann. Während bei der Gattung Juncus noch eine gewisse Uebereinstimmung besteht, tritt bei der Gattung Carex nicht blos in Bezug auf Lage der Bündel im Rhizom, sondern auch auf Gestalt des einzelnen Bündels selbst eine so grosse Mannichfaltigkeit auf, dass hiernach unter Zuhülfenahme des Baues der Rinde eine Gruppirung der Carices in neun Typen sich ermöglichen liess. Enge Beziehungen der einzelnen Glieder eines jeden der neun Typen zu einander bezüglich ihrer Lebensweise anfzufinden, ist versucht worden. Bei den für die Lösung solcher Fragen immerhin ungenauen Angaben unserer Floren über den Standort konnten indes hier sichere und völlig befriedigende Resultate von vornherein kaum erwartet werden. Im grossen und ganzen konnte indes constatirt werden, dass die mit grossen Lücken im Grundgewebe, bezüglich im Rindenparenchym, ausgestatteten Arten einen wasserreichen Boden, die mit festerem Grundgewebe versehenen auch einen festeren Standort, wie Grasplätze und dergleichen, bewohnen. Für das Vorkommen sowohl collateraler als auch concentrischer, perixylematischer Bündel in ein und derselben Gattung konnte indes bis jetzt keine genügende Erklärung gefunden werden.

Zum Schlusse bleibt mir nur noch übrig, auch an dieser Stelle allen denen, die mir bei Ausführung meiner Arbeiten mit Rat und That zur Seite gestanden haben, ganz besonders Herrn Prof. Dr. L. Kuy,

meinen Dank auszusprechen.

Berlin, Pflanzenphysiologisches Institut der hiesigen Königl. Universität, im November 1886.

## Figuren - Erklärung.

#### Tafel II.

- Fig. 1: Juncus acutiflorus Ehrh.: Querschnitt durch ein perixylematisches Bündel aus den Rhizom. Erstlinge des Xylems sind noch erkennbar. Vergr. 365: 1.
- Fig. 2: Juncus acutiflorus Ehrh.: Querschnitt durch ein völlig normal perixylematisches Bündel aus dem Rhizom. Vergr. 365: 1.
- Fig. 3: Scirpus pungens Vahl: Querschnitt durch ein der Endodermis unmittelbar anliegendes Bündel. Phloëm vom Xylem halbmondförmig umfasst. Vergr. 560: 1.
- Fig. 4: Scirpus Holoschoenus L.: Querschnitt eines perixylematischen Bündels aus dem Rhizom. Xylem mit zahlreichen Gefässen. Vergr. 245: 1.

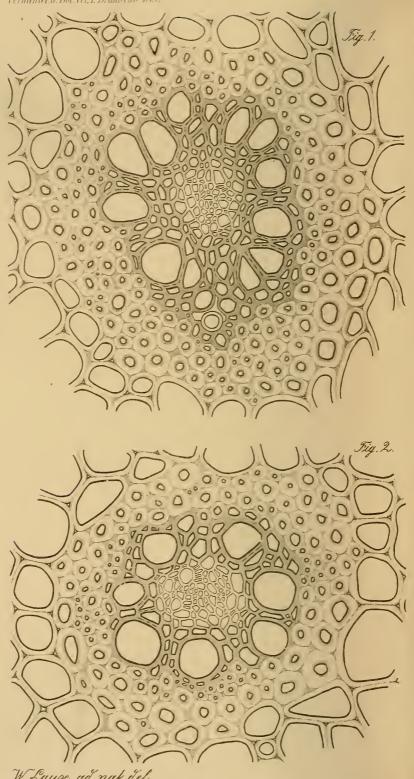
### Tafel III.

- Fig. 1: Luzula pilosa Willd.: Schematisirter Querschnitt durch das Rhizom. Bündel perixylematisch, einem gemeinsamen Sklerenchymring eingelagert.<sup>1</sup>) Vergr. 60: 1.
- Fig. 2: Carex chordorrhiza Ehrh.: Schematisirter Querschnitt durch das Rhizom. (Typus I.) Alle Bündel collateral. Vergr. 60:1.
- Fig. 3: Carex limosa L.: Schematisirter Querschnitt durch das Rhizom. (Typus II.) Alle Bündel collateral, einem gemeinsamen Sklerenchymring eingebettet. Vergr. 60: 1.
- Fig. 4: Carex hirta L.: Schematisirter Querschnitt durch das Rhizom. (Typus III.) Alle Bündel collateral. Vergr. 32: 1.
- Fig. 5: Carex Buxbaumii Wahlbg.: Schematisirter Querschnitt durch das Rhizom. (Typus IV.) Alle Bündel perixylematisch. Vergr. 60: 1.
- Fig. 6: Carex curvata Knaf: Schematisirter Querschnitt durch das Rhizom. (Typus IV zugerechnet.) Alle Bündel perixylematisch. Vergr. 60: 1.
- Fig. 7: Carex teretiuscula Good.: Schematisirter Querschnitt durch das Rhizom. (Typus VI.) Mehrzahl der Bündel perixylematisch. Vergr. 60: 1.
- Fig. 8: Carex ferruginea Scop.: Schematisirter Querschnitt durch das Rhizom. (Typus VIII.) Bündel des Centralcylinders sämtlich perixylematisch. Vergr. 60: 1.
- Fig. 9: Carex obtusata Liljeblad: Schematisirter Querschnitt durch das Rhizom. (Typus IX.) Alle Bündel perixylematisch. Vergr. 95: 1.

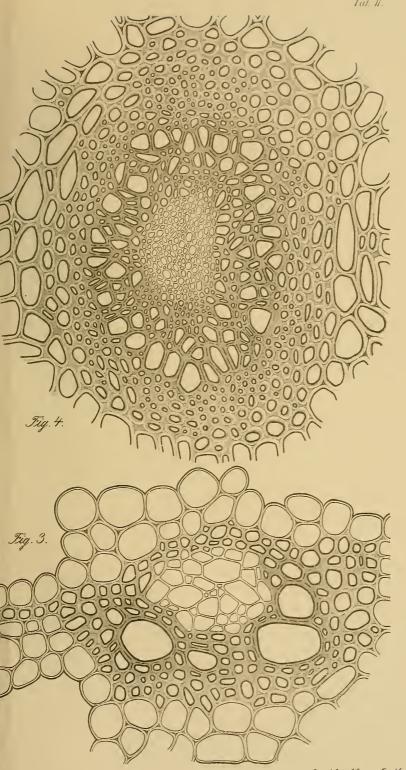
 $<sup>^{1}</sup>$  Für die schematisirten Figuren bedeutet: Gelb = Sklerenchym, Blau = Phloëm. Rot = Xylem.

Fig. 10: Eriophorum gracile Koch: Schematisirter Querschnitt durch das Rhizom. (Typus I.) Bündel collateral. Vergr. 60:1.

- Fig. 11: Scirpus rufus Schrad .: Schematisirter Querschnitt durch das Rhizom. (Typus III.) Alle Bündel perixylematisch. Vergr. 32 : 1.
- Fig. 12: Carex distans L : Schematisirter Querschnitt durch das Rhizom (Typus VII.) Bündel des Centralcylinders sämtlich perixylematisch. Vergr. 60:1.



W. Lause. ad nat. del.

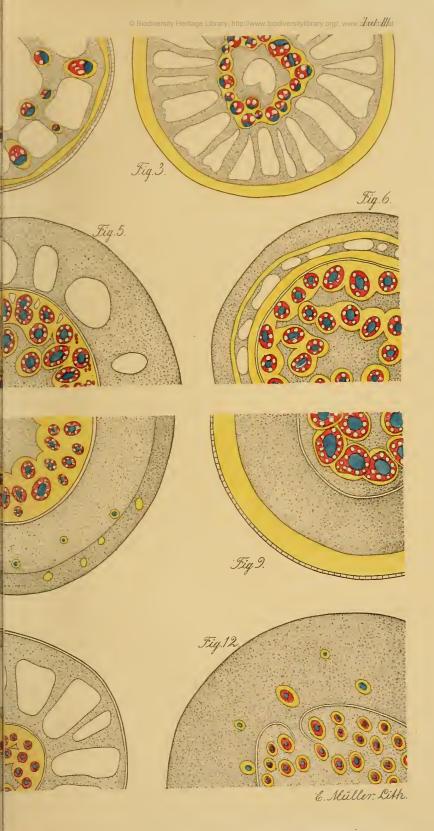


E. Müller: Lith.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verhandlad But Verit Brandenh 1887, bio Fig.2. Fig. 1. Tig.8. Fig.11. W. Lause. ad nat. del.



# **ZOBODAT - www.zobodat.at**

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin

**Brandenburg** 

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: 29

Autor(en)/Author(s): Laux Walther

Artikel/Article: Ein Beitrag zur Kenntnis der Leitbündel im Rhizom

monokotyler Pflanzen. 65-111