Über die Wasserleitungsbahnen in den interkalaren Wachstumszonen monokotyler Sprosse.

Von **Maria Buchholz.**

Mit 12 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Das Vorkommen interkalarer Wachstumszonen in den Blättern und Stengeln verschiedenster Pflanzenfamilien ist schon seit Jahren bekannt. Ein typisches Beispiel für die Tatsache, daß zwischen fertiges Gewebe eine Zone eingeschaltet erscheint, die weich und in lebhaftem Wachstum begriffen ist, bieten die Halme der Gramineen, bei denen eine solche Zone an der Basis der Internodien auftritt. Die fertigen Gewebe des Stengels sind an dieser Stelle gewissermaßen unterbrochen, da sie hier noch in Entwicklung sind. Nun ist es aber für die Lebenstätigkeit der Pflanze von allergrößter Wichtigkeit, daß der Stofftransport durch diese Zone in ausreichender Weise vor sich gehe. Besonders gilt das für die Wasserversorgung. Nicht selten finden sich oberhalb der Wachstumzone noch große transpirierende Flächen, die eine ansehnliche Wassermenge beanspruchen (Pfeffer 1914, II, pag. 14). Es fragt sich: wie steht es mit der Ausbildung der wasserleitenden Elemente in den interkalaren Wachstumszonen? Wie sieht also hier der Gefäßteil des Leitbündels aus? In welcher Weise erfolgt der Anschluß der unfertigen an die fertigen Elemente? Bestehen etwa besondere anatomische Einrichtungen im Zusammenhang mit dem interkalaren Wachstum und der Wasserleitung? Wie werden die — wie man annehmen sollte — durch das Wachstum zerrissenen und gedehnten Gefäße ersetzt?

Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zur Lösung dieser Fragen liefern. Es war zuerst beabsichtigt, die Untersuchungen über Mono- und Dikotyle zu erstrecken; aber die Behandlung der Monokotylen förderte schon soviel Material zutage, daß ich mich bei der Untersuchung der Wasserleitungsbahnen auf sie und auf Equisetum beschränkte.

I. Teil.

Das interkalare Wachstum.

Gleich zu Beginn meiner Untersuchungen zeigte sich, daß zunächst die Vorgänge des interkalaren Wachstums als solche genau verfolgt werden mußten, um eine sichere Grundlage für die weiteren Studien zu gewinnen. Ehe ich daher zur Besprechung der Wasserbahnen in interkalaren Wachstumszonen übergehe, wird es zweckmäßig sein, zuerst zu erörtern: 1. was über interkalares Wachstum bekannt ist, 2. wie man eine interkalare Vegetationszone äußerlich erkennen kann, 3. bei welchen Monokotylen eine solche vorkommt.

1. Literaturübersicht.

Soweit ich gesehen habe, ist die Tatsache des interkalaren Wachstums zuerst bei den Gramineen, und zwar von Chr. F. Meyer (1808, pag. 213, zit. nach Münter 1841) beschrieben worden. „Die Stengeltriebe der Grasarten . . . verlängern sich vorzüglich an den über den Knoten befindlichen Teilen.“ Moldenhawer (1812, pag. 6 und 185) betrachtete die Zone über den Knoten bei Zea Mays als Wachstumsstreifen. Daß die Internodien vorzüglich an ihrem unteren Ende zunehmen, konnte Cassini (1821, pag. 173) für die Gramineen bestätigen. An Narzissenstengeln hat E. Meyer (1832, pag. 454) Wachstumsmessungen angestellt und fand in den unteren Teilen der Internodien eine intensivere Streckung und längere Streckungsdauer als in den oberen. Viele Forscher hielten damals das nach oben abklingende Wachstum für den allgemein gültigen Modus. Erstreckten sich doch die Beobachtungen zufälligerweise fast nur auf typisch interkalar wachsende Pflanzen! Den Niederschlag dieser Auffassung finden wir in dem Lehrbuch von Bischoff (1836, II_1, pag. 350). Andere Beobachtungen führten zu einem entgegengesetzten Resultat, das gleichfalls verallgemeinert wurde (Meyen 1838, pag. 350; Schleiden 1839, pag. 217). Münter (1841, pag. 209) unterzog als erster diese Fragen einer kritischen Untersuchung. Bei seinen Messungen stellte er u. a. das bedeutende basale Wachstum der Blätter von Hyazinthus und Crocus fest. Zur Definition des interkalaren Wachstums schritt dann Grisebach (1843, pag. 277). Von ihm stammt der Ausdruck: „Incrementum intercalare.“ Durch Anbringen von Marken auf wachsende Internodien und nachfolgende Messungen ermittelte er, daß bei einer Reihe von Pflanzen zwischen dem Knoten und der untersten Marke nach einiger Zeit ein Stück eingeschaltet war, während sich der Abstand der übrigen Marken gar nicht oder nur unwesentlich geändert hatte. Aber nur, wenn das eingeschaltete Stück länger war als der Abstand zweier Teilungsstriche der Skala, nahm er eigentliches interkalares Wachstum an (pag. 279). Er beschränkte sich nicht auf die bloße Feststellung einer solchen lokalisierten Wachstumszone, sondern suchte auf anatomischem Wege zu entscheiden, ob hier embryonales oder Streckungswachstum vorläge. Durch Vergleichen der Zellängen auf Longitudinalschnitten aus verschiedenen Zonen kam er zu dem Ergebnis, daß bei dem eigentlichen interkalaren Wachstum eine Zellvermehrung stattfinden müsse. Wenn nämlich das interkalare Wachstum nur auf Streckung beruhe, so müsse an der wachsenden Stelle

eine Schicht wenig hoher Zellen zu finden sein. Das konnte er bei Astrantia major nicht feststellen (1843, pag. 271); doch fand er bei den Rindenzellen der Gramineen Dimensionsunterschiede im Verhältnis 1 : 2 und 1 : 3 (pag. 273).

Wie ich durch eigene Wachstumsmessungen feststellte, liegt aber bei Astrantia major überhaupt kein interkalares Wachstum vor, sondern ein gleichmäßig über den Stengel verteiltes. Daher kann es nicht wundernehmen, wenn die Zellen gleiche Dimensionen haben. Würden wir doch im Gegenteil bei Vorhandensein eines echten interkalaren Vegetationspunktes erwarten, daß dort die entstehenden Zellen noch klein sind und sich später strecken. Im Anschluß an seine mikrometrischen Messungen an Gramineen sieht sich Grisebach aber genötigt anzunehmen, daß Neubildung von Zellen nicht die einzige Ursache des interkalaren Wachstums einer Pflanze sein könne. Spezialuntersuchungen müssen das entscheiden. Andererseits sei zur völligen Erschöpfung der Frage auch der Nachweis der Entstehung neuer Zellen in der interkalaren Zone erforderlich.

Im übrigen legt Grisebach seinen Beobachtungen an Astrantia major das Hauptgewicht bei, um so mehr, als er bei Dianthus plumarius bestätigt fand, daß die interkalare Zone aus embryonalem Gewebe bestand und daß die Markzellen in der unteren und oberen Zone gleich groß waren (pag. 290). Er definiert demnach: „Interkalares Wachstum ist weiter nichts als das Produkt einer Zellen erzeugenden Zylinderscheibe, deren Achsenhöhe geringer ist, als der Abstand zweier Teilungsstriche“ (1843, pag. 277). Die Objekte, für die er interkalares Wachstum konstatierte, waren: Astrantia major, Sonchus oleraceus, Dianthus plumarius, Polygonum orientale, Phalaris canariensis. Die beiden ersten Objekte haben sich bei meinen Messungen als nicht interkalar wachsend herausgestellt.

Ich glaubte mich berechtigt, die Anschauung Grisebachs etwas eingehender darzustellen, da unsere Kenntnis vom interkalaren Wachstum auf seinen Arbeiten basiert. Im folgenden werde ich mich kürzer fassen.

Den interkalaren Vegetationspunkt der Blätter, besonders der Blattscheiden der Umbelliferen (Astrantia) und der Gramineen (Phalaris, Hordeum hexastichon) entdeckte und beschrieb Grisebach ein Jahr später (1844, pag. 134).

Hofmeister (1868, pag. 420) hat Grisebachs Resultate ergänzt. „Die längsten im Pflanzenreich vorkommenden Stengelglieder erhalten ihre gewaltige Länge durch interkalares Wachstum. Das Internodium unter der Infloreszenz der Gräser ist bei Molinia caerulea bei Aufhören der in allen Querabschnitten gleichmäßigen Streckung und Zellvermehrung 1,3 mm lang. Weiterhin wächst seine Länge bis auf das Tausendfache; eine Zunahme, von der nur ein Hundertstel etwa auf die letzte Dehnung der Zellwände, die anderen 99 Hundertstel auf interkalares Wachstum kommen. Das betreffende Stengelglied wird bei Gynerium argenteum bis 2 m, bei der (westindischen) Arundinaria Schomburgkii Bennett bis 16 Fuß lang.“

Während sich Hofmeister im übrigen bezüglich seiner Auffassung über das interkalare Wachstum ganz an Grisebach anlehnt, will Askenasy (1881, pag. 38) dieses als besonderen Wachstumstypus nicht gelten lassen, da es allmählich in das zentripetale und zentrifugale Wachstum übergehe. Diese Auffassung ist ebenso einseitig wie die Grisebachs, der das Streckungswachstum bei seiner Definition ausschaltete. Wir werden später hören, daß es eben verschiedene Typen des interkalaren Wachstums gibt.

Bei Sachs (1874, pag. 788) finde ich unter den interkalar wachsenden Pflanzen zum ersten Male die Schachtelhalme angeführt. Besonders verweist er auf Equisetum hiemale, dessen „Indernodien Jahr für Jahr von unten her aus der älteren Blattscheide um ein Stück hinausgeschoben werden". Er hat — speziell im Hinblick auf die Monokotylen — den Begriff der interkalaren Vegetationszone dahin herausgearbeitet, daß dort das Gewebe seinen embryonalen Charakter mehr oder weniger beibehält und die erzeugten Zellen nach und nach in den Zustand der Streckung und definitiven Ausbildung übergehen, eine Auffassung, die auch heute noch allgemein gilt (Pfeffer 1904, II, pag. 4, 14; Jost 1913, pag. 379; Rothert 1914, pag. 1154; Haberlandt 1918, pag. 68; Bonner Lehrbuch 1919, pag. 39, 75).

Für den Schaft der Hyazinthe fand Bennet (1876, pag. 743), daß er sich im unteren Teile um 765,5%, in den folgenden um 150% und im oberen um 228% verlängert. Überhaupt ist für viele Blütenschäfte und die langgestreckten Blätter der Monokotylen bekannt, daß sie intensiv an der Basis wachsen (Stebler 1878 für Allium cepa).

Bei Cannaceen kann die eingeschaltete Strecke eine Länge von 80 mm erreichen (Pfeffer 1904, pag. 11).

Die Blattscheiden von Isoëtes und der Gräser gehen nach Goebel (1883, pag. 179, 214 ff.) aus schmalen Querzonen durch interkalares Wachstum hervor. Hier sei auch Welwitschia mirabilis erwähnt. Die meristematische Basis der beiden Blätter erscheint in den Stamm eingesenkt. Diese interkalare Zone muß jahrelang tätig sein, die Blätter wachsen langsam und nur vom Grunde aus (Hooker 1864, pag. 18). Gleichwohl erreichen sie eine gewaltige Länge.

Dem interkalaren Wachstum hat van Burkom (1913, pag. 167) ein besonderes Kapitel in seiner Arbeit gewidmet. Seine Messungen erstrecken sich auf Equisetum limosum, Tradescantia repens und Commelina nudiflora. Bei Equisetum war die wachsende Zone an allen Indernodien des Stengels im Maximum nur 2 mm lang (Tabelle pag. 66 u. 67), bei Tradescantia zu Beginn des Wachstums 4—5 mm (pag. 144)[1]).

Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, daß van Tieghem (1891, pag. 777) dem „terminalen" Wachstum in der Sproßspitze ganz allgemein das „interkalare" innerhalb der Internodien gegenüberstellt, gleichgültig ob eine interkalare Wachstumszone im engeren Sinne vorliegt oder nicht.

Die Zuwachstätigkeit einer solchen Zone beruht — wie man Grund hat anzunehmen — wohl in der Mehrzahl der Fälle auf dem Vorhandensein eines interkalaren Vegetationspunktes. Zwischen dem embryonalen und dem anschließenden Streckungswachstum läßt sich aber naturgemäß keine sichere Grenze ziehen. Wir sagen daher: Eine interkalare Wachstumszone liegt da vor, wo eine in Dauergewebe eingeschaltete kurze Strecke längere Zeit ihr Wachstum behält.

Das Vorhandensein von Zellteilungen wäre in exakter Weise durch das Studium der Kerne zu ermitteln, ein Punkt, den ich bisher leider nicht verfolgen konnte. So interessant die Entscheidung dieser Frage an sich ist, hat sie für mein

1) Das interkalare Wachstum der Internodien wird von ihm dahin charakterisiert, daß zunächst das ganze Internodium wächst, das Wachstumsmaximum aber bald an seine Basis verlegt wird, während der Rest nicht mehr wächst (pag. 183).

eigentliches Thema nur wenig Bedeutung, da auch im Streckungszustande die Ausbildung der Gewebe noch nicht vollendet ist.

2. Äußere Merkmale der interkalaren Zone.

Schon äußerlich sind die interkalaren Wachstumszonen hauptsächlich nach zwei Richtungen hin kenntlich:

1. Die Zone ist weich, chlorophyllfrei und zum Schutz mit einer Blattscheide umgeben oder bei vielen Blättern und Blütenschäften von einer Zwiebel umhüllt.
2. Es liegt eine lokalisierte Verdickung des Stengels an dieser Stelle vor.

Beide Fälle können auch kombiniert sein.

Der erste Modus findet sich bei Gramineen, Cyperaceen, Equiseten, Scitamineen u. a. Bei Cyperus Papyrus machte ich die Beobachtung, daß sich der weiße, weiche Teil des Stengels in Alkohol eingelegt tief dunkelbraun färbte. Die Intensität der Färbung nahm mit dem Übergang zum fertigen Gewebe ab. Die chlorophyllführenden Partien erschienen nicht verändert. Bei Cyperus Papyrus liegt die Zone unmittelbar über dem Rhizom und ist von einer mehrfachen Hülle von Scheiden umgeben — wie auch bei anderen Cyperus-Arten. Die mechanische Bedeutung der Scheiden für die interkalare Wachstumszone hat bekanntlich Schwendener (1874, pag. 94) besonders hervorgehoben. Die Scheide bietet ferner den Pflanzen einen hervorragenden Schutz gegen Insekten, die, wie ich feststellte, bei freigelegten Internodien trotz eines Verbandes nur zu leicht die jungen Gewebe überfielen.

Ebenfalls aus mechanischen Gründen findet bei manchen interkalar wachsenden Internodien eine Verdickung nach unten hin statt, so daß das Internodium Kegelform erhält (bei Tradescantia erecta nach Schwendener 1874, pag. 91). Eine solche Verdickung kann aber auch oberhalb der Knoten (Tradescantia) lokalisiert sein [oder bei Dikotylen auch unterhalb der Knoten (Galeopsis Tetrahit), ja sogar in der Mitte der Internodien (Salvia elegans, Pilea spec. Raciborski 1914, pag. 356 ff.)]. Diese Stelle kann sodann als „Gelenk“ funktionieren. Zur Vermeidung von Umschreibungen und Unklarheiten erscheint es mir zweckmäßig, beide Bezeichnungen „Knoten“ und „Gelenk“ konsequent zu gebrauchen und auseinander zu halten, wie das Lehmann (1906, pag. 7) für die Gräser betont hat. Der verdickte Teil des Stengels soll also als „Gelenk“, die Einfügungsebene der Blätter als „Knoten“ bezeichnet werden. Liegen doch auch in den Wachstumsverhältnissen wesentliche Unterschiede vor. Während die Knoten nur geringes Längenwachstum zeigen, sind umgekehrt die Gelenke — als interkalare Zonen — durch wachstumsfähiges Gewebe ausgezeichnet. Die Wachstumstätigkeit wird, soweit sich das makrometrisch feststellen läßt, eingestellt, nicht immer aber die Wachstumsfähigkeit, da bekanntlich viele Gelenke auf Richtungsreize mit Wachstum antworten. Wie sich dabei die Wasserbahnen verhalten, ist eine noch zu klärende Frage.

3. Messungen.

Das Fehlen genauer Angaben über die Verteilung des interkalaren Wachstums erklärt sich bei vielen Monokotylen aus der Schwierigkeit der Messungen. Bei Gramineen, Cyperaceen, Scitamineen muß man wenigstens teilweise die Scheiden entfernen, um an das Internodium zu gelangen. Das kann Änderungen in den

Ernährungs- und Transpirationsbedingungen hervorrufen und beeinflußt nachteilig das Wachstum. Aus diesem Grunde hat man sich bei Gramineen meist auf die anatomische Betrachtung beschränken müssen. Entfernt man die umhüllenden Scheiden, so verkrüppeln die jungen Blätter tatsächlich, weil ihnen mit den entfernten Blättern die „Schutz- und Ernährungsorgane" genommen sind (Stebler, 1878, pag. 52). Der einmal aus der Scheide herausgetretene Teil wächst nicht mehr in die Länge, gewährt also keinen Aufschluß über das Wachstum. Ein ähnliches Verhalten ist für die jungen Internodien zu erwarten. Nach den Erfahrungen von Stebler kann man die Blattbasen der Zwiebelpflanzen der Messung zugänglich machen durch Entfernung eines Zwiebelquadranten. Die Blätter wachsen auch gut weiter. Leicht lassen sich die Commelineen messen. Man braucht nur einen schmalen Streifen der die Wachstumszone umhüllenden Scheide herauszuschneiden, um das Internodium bis zum Knoten hin markieren zu können. Die von mir an den Stengeln von Canna indica versuchten Messungen aber sind gänzlich ergebnislos verlaufen. Weder die Pflanzen im Freien noch im Gewächshaus wuchsen weiter, nachdem ich die Internodien freigelegt hatte, trotzdem ich sie mit einem Schutzverband (wie bei den Gramineen noch zu beschreiben sein wird) umgab.

a) Methode der Messungen.

In bekannter Weise habe ich mittels eines feinen Pinsels auf dem Stengel äquidistante Tusche- oder Spirituslackmarken angebracht. Die Abstände wurden durch Anlegen eines Maßstabes mit Millimetereinteilung bestimmt. Ich benutzte dazu ein Stahllineal oder einen schmalen Streifen Millimeterpapier. Beide Maßstäbe haben den Vorteil, daß sie sich dem Stengel anschmiegen und bessere Ablesungen gestatten. Der Gebrauch des Zirkels war zeitraubend und lieferte mir keine genaueren Resultate (vgl. auch van Burkom 1913, pag. 18). Ich habe bis auf $^1/_2$ mm Genauigkeit geschätzt. Da die Freilandpflanzen draußen gemessen wurden, lag die Gefahr nahe, daß durch den Regen die Marken weggewaschen würden. Die chinesische Tusche (ich benutzte die flüssige Tusche unverdünnt) haftete jedoch in den meisten Fällen noch nach tagelangem Regen. Die anfänglichen Abstände der Marken und ihre Zahl wurden stets genau notiert. Die Striche selbst trug ich möglichst dünn auf; trotzdem verbreiterten sie sich manchmal infolge des starken Wachstums. Dann nahm ich die Mitte zwischen oberer und unterer Begrenzung an. Die interkalare Zone legte ich so frei, daß ich ein Stück der Scheide herausschnitt. Bei Cyperus und den Gramineen war dann die Anlage eines Schutzverbandes erforderlich.

I. Cyperaceae.

Kräftige junge Exemplare von Cyperus alternifolius und C. Papyrus wurden in große Töpfe eingepflanzt. Nur das Rhizom steckte in der Erde; der Halm ragte vom Ansatz der Scheide an frei heraus. Die Töpfe wurden so in das Bassin des Viktoria regia-Hauses eingesetzt, daß der Wasserspiegel nicht ganz ihren oberen Rand erreichte. Es erwies sich diese Vorsichtsmaßregel als notwendig, da die Wasserschnecken zu gern die freigelegten Wachstumszonen überfielen. Trotz dem noch zu schildernden Verbande gelang ihnen dies des öfteren, wodurch manche Messungen unmöglich wurden.

An einer der drei Stengelseiten schnitt ich mittels Skalpells und Pinzette vorsichtig die umhüllenden Scheiden weg, und zwar bis zum Rhizom hin. Der frei-

gelegte Teil wurde mit Fließpapier abgetrocknet und markiert. Die von zwei Seiten noch vorhandenen Scheiden gaben dem Halm, wenn er nicht schon zu hoch war, hinreichenden Halt. Um das Einknicken ganz zu vermeiden und zum Schutz der weichen Wachstumszone legte ich um den Stengel, der Höhe der Scheide ungefähr entsprechend, einen Verband von Guttaperchapapier, mit Bindfaden nicht zu fest umwickelt. Bei der Messung wurde der Verband natürlich abgenommen und, wenn nötig, der Halm neu markiert. Die so behandelten Pflanzen wuchsen zunächst gut weiter. Später stellten sich manchmal Störungen ein.

Die Marken wurden in Abständen von 5 zu 5 mm aufgetragen. Bei Halm 3 der angefügten Tabelle war die unterste Zone in 4 Tagen (23.—27. Mai) auf 35 mm angewachsen. $35 = 7 \times 5$ in der Tabelle bedeutet nun, daß diese 35 mm von neuem in 7×5 mm untermarkiert wurden. Die in der Tabelle untenstehenden Zahlen entsprechen den unteren, gleich über dem Rhizom liegenden Zonen des Halmes (s. Tabelle I).

Tabelle I.

Cyperus alternifolius.

Halm 19,3 cm lang, Viktoriahaus.
Datum: 1918.

	20. 5.	21. 5.	22. 5.	23. 5.	25. 5.
	Anfangsgröße in mm				
Oben	5	5	5	5	5
	5	5	5	5	5
	.	.	.	.	.
	.	.	.	.	.
	.	.	.	.	.
	.	.	.	.	.
	5	5	5	5	5
	5	6	6	6	6
	5	7	7	7	7
Unten	5	8	15	26	40

Halm 24 cm lang, Viktoriahaus.
Datum: 1918.

	24. 5.	25. 5.	26. 5.
	Anfangsgröße in mm		
Oben	5	5	5
	5	5	5
	.	.	.
	.	.	.
	5	5	5
	5	6	6
Unten	5	9	10

Halm 13 cm lang, Viktoriahaus.
Datum: 1918.

	23. 5.	27. 5.	31. 5.
	Anfangsgröße in mm		
Oben	5	5	5
	5	5	5
	.	.	.
	.	.	.
	.	.	.
	5	5	5
	5	5	5
	5	7	7
	5	$35 = 7 \times 5 = 5$	5
		5	5
		5	5
		5	5
		5	5
		5	6
Unten		5	30

Die Messungen haben nur für die 2—3 unteren Zonen der Einteilung eine Zunahme ergeben. Die Länge der wachsenden Zone betrug also durchweg 10—15 mm. Das Wachstum war innerhalb der untersten 5 mm am stärksten und

konnte in 4—5 Tagen das 7—8 fache der ursprünglichen Länge an Zuwachs leisten. Die Neumarkierung der eingeschalteten Zone (vgl. Halm 3) ergab, daß das Wachstum stets auf die unteren 2—3 Zonen beschränkt bleibt. Es liegt also bei Cyperus alternifolius (und auch bei Cyperus Papyrus) ein intensives interkalares Wachstum vor; durch die Tätigkeit einer wenige Millimeter langen Zone wird im Laufe einer Vegetationsperiode der meterhoch ragende Halm gebildet. Normal wachsende Halme von Cyperus alternifolius erreichten im Viktoriahaus eine durchschnittliche Höhe von 120 cm. Da schon kräftige Exemplare von 20 cm Länge nur innerhalb der untersten 1,5 cm wachsen, so ergibt sich, daß diese 1,5 cm einen Zuwachs von 100 cm leisten können, das ist aber 6666,6 %.

II. Gramineae.

Bei Zea Mays, Arundo Donax, Phragmites nahm ich von einem Halm jedesmal nur ein Internodium zur Beobachtung vor. Waren mehrere Scheiden übereinander vorhanden, wie das bei jungen Internodien häufig der Fall ist, so mußten die äußeren meist ganz entfernt werden. In der letzten wurde ein schmaler Streifen herausgeschnitten und der Stengel markiert. Der Verband wurde hier insofern modifiziert, als ich zum Schutz gegen Austrocknung des Stengels zuerst ein wassergetränktes Stück Watte umlegte und darüber erst das Guttapercha- oder Ölpapier anbrachte. Die Markierung geschah mit Spirituslack; in Abständen von je 5 mm wurden die Marken aufgetragen. Bei Arundo Donax und Phragmites wurden die Messungen im Freien vorgenommen, bei Zea Mays an eingetopften Exemplaren im Versuchshaus.

Die Internodien verhielten sich sehr verschieden, auch wenn sie zur selben Zeit, d. h. unter denselben Außenbedingungen gemessen wurden. Manche wuchsen längere, andere kürzere Zeit. In letzterem Falle erreichte gewöhnlich die unterste Zone im Verhältnis zu den höheren eine geringere Länge. War das Längenwachstum gering, oder blieb es, soweit sich makroskopisch feststellen ließ, ganz aus, so war häufig zu beobachten, wie die Internodien seitlich aus der verletzten Scheide herausquollen (immer unter der Voraussetzung, daß sie selbst unverletzt und durch den Verband geschützt waren), als ob sie vorher unter einem Druck gestanden hätten.

In der Tabelle führe ich einige Messungen für Arundo Donax an (s. Tabelle II).

Die Wachstumszone ist bei Internodien mittleren Alters 25—30 mm lang. Normalerweise ist wohl der Zuwachs in der untersten Zone am stärksten. Wenn sich das nicht in allen Fällen ergeben hat, so möchte ich dafür die Verletzung des Blattes verantwortlich machen. Die Pflanze scheint überhaupt, wie schon erwähnt, den operativen Eingriff schwer zu vertragen. Die markierten Internodien erreichten in keinem Fall eine normale Länge. Die Messungen gestatten daher eigentlich nur ein Urteil über die Länge der wachsenden Zone; denn zu Anfang der Messungen macht sich die hemmende Wirkung noch nicht so geltend. Sie lassen erkennen, daß das Wachstum nach oben abklingt. Jedoch über die Intensität und Dauer des Zuwachses gerade in der untersten Zone gewinnt man kein klares Bild. Daß die Messungen bei Cyperus bessere Resultate ergaben, erklärt sich einmal daraus, daß die teilweise Entfernung der Scheiden hier keinen so tiefgehenden Eingriff in das Leben der Pflanze bedeutet; die assimilierenden Blätter und der ganze Halm bleiben intakt; zum anderen waren die Pflanzen im Warmhaus vor den Unbilden der Witterung geschützt.

Tabelle II.

Arundo Donax [1]).

Internodium 4,7 cm lang.

Datum: 1918.

	17. 5.	18. 5.	23. 5.	
	Anfangsgröße in mm			
Oben	2	2	2	Bei späterer Messung kein Zuwachs mehr zu konstatieren.
	5	5	5	
	5	5	5	
	5	5	5	
	5	6	6	
	5	8	8	
	5	9	11	
	5	8	18	
	5	8	35	
Unten	5	6	30	

Internodium 7,1 cm lang.

Datum: 1918.

	17. 5.	18. 5.	23. 5.
	Anfangsgröße in mm		
Oben	1	1	1
	5	5	5
	5	5	5
	.	.	.
	.	.	.
	.	.	.
	.	.	.
	.	.	.
	.	.	.
	5	5	5
	5	6	6
	5	7	7
	5	7	9
	5	7	14
Unten	5	7	17

Internodium 9 cm lang.

Datum: 1918.

	17. 5.	18. 5.	23. 5.
	Anfangsgröße in mm		
Oben	5	5	5
	5	5	5
	.	.	.
	.	.	.
	.	.	.
	.	.	.
	.	.	.
	5	5	5
	5	6	6
	5	7	7
	5	7	8
	5	8	11
Unten	5	5	6

Ein 4 cm langes Internodium von Arundo Donax hat eine Wachstumszone von 3 cm Länge. Ausgewachsen wird es durchschnittlich 12 cm lang; die 3 cm besorgen also den Zuwachs von 8 cm = 266,6%.

Mit dünnstengeligen Gramineen hatte ich noch weniger Erfolg als mit Arundo. Die Halme knickten fast stets ein, auch wenn sie an Stützen angebunden waren, oder wurden sonstwie unbrauchbar.

III. Tradescantia.

Bei Tradescantia virginica wurden die Messungen teils im Freien, teils an eingetopften Exemplaren vorgenommen. Ein schmaler Streifen der Blattscheide,

1) Von drei verschiedenen, kräftigen Halmen im Freien wurde je ein Internodium gemessen. Das Datum ist in allen drei Fällen dasselbe.

die nur den unteren Teil des Internodiums, die Gelenkregion umfaßt, wurde herausgeschnitten; das Wachstum wurde dadurch nicht sichtbar beeinträchtigt (s. Tabelle III).

Die Tabelle veranschaulicht das Wachstum mehrerer Internodien eines Sprosses von Tradescantia virginica. Das unter der Blüte befindliche Internodium (der Infloreszenzstiel) wurde erst später markiert. Die nach wenigen Tagen stark verlängerten unteren Zonen markierte ich neu. Ich trug die Tuschestriche in Abständen von 2 mm auf. $\left.\begin{matrix}6\\10\end{matrix}\right\} = 8 \times 2$ bedeutet: die beiden unteren Zonen, die sich auf 6 bzw. 10 mm verlängert hatten, wurden in 8×2 mm neu eingeteilt.

Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, liegt die wachsende Zone an der Basis des Internodiums; sie erstreckt sich zunächst über 20 mm, dann beschränkt sie sich allmählich auf die unteren 10 mm. Die Untermarkierung in 2 mm läßt deutlich erkennen, daß der größte Zuwachs stets in den beiden untersten Zonen erfolgt, daß also die intensivste Wachstumstätigkeit sich in den basalen 4 mm abspielt. Wenn das Internodium durchschnittlich 20 mm lang ist, wächst es interkalar, d. h. der Zuwachs erfolgt nur im unteren Teile des Internodiums. In früheren

Tabelle III.

Tradescantia virginica.

Ein Sproß, Pflanzenversuchshaus.

Internodium 6 cm lang.

Datum: 1918.

	10. 5.	12. 5.	14. 5.	17. 5.	22. 5.	24. 5.	29. 5.
	Anfangsgröße in mm						
Oben	10	10	10	10	10	=	=
	10	10	10	10	10	=	=
	10	10	10	10	10	=	=
	10	10	10	10	10	=	=
	10	11	12	12	12	=	=
	10	11	11	16 = 8 × 2 = 2	2	=	=
				2	2	=	=
				2	2	=	=
				2	2	=	=
				2	2½	3	3
				2	3	3½	3½
				2	3½	4	4
Unten				2	3½	4	5
			Internodium 3 cm lang.				
Oben	5	5	5	5	5	=	=
	5	5	5	5	5	=	=
	5	6	6	6	6	=	=
	5	6	7	8	8	=	=
	5	5	5	6 = 8 × 2 = 2	2	=	=
	5	6	6½	10 = 8 × 2 = 2	2	=	=
				2	2	=	=
				2	2½	=	=
				2	3	=	=
				2	3½	=	=
				2	4	=	=
Unten				2	4	5	6

Internodium 1,2 cm lang.
Datum: 1918.

	10. 5.	12. 5.	14. 5.	17. 5.	22. 5.	24. 5.	29. 5.	30. 5.	31. 5.
	Anfangsgröße in mm								
Oben	2	2	2	3	2	2	=	=	=
	5	5	6	10 = 13 × 2 =	2	2	=	=	=
	5	5	6	13	2	2½	=	=	=
					2	2½	=	=	=
					2	2½	=	=	=
					2	3	=	=	=
					2	3	=	=	=
					2	3	=	=	=
					2	4	=	=	=
					2	4	4	4	=
					2	5	5	5	=
					2	8	8½	8½	=
					2	8½	11½	20 = 2 × 5 + 5 × 2 =	5	5	=
									5	5½	=
									2	2	=
									2	2½	=
									2	2	=
									2	3	4
Unten									2	3	4

Oberstes **Internodium** (Infloreszenzstiel) **7 cm lang.**
Datum: 1918.

	29. 5.	30. 5.	31. 5.
	Anfangsgröße in mm		
Oben	5	5	5
	5	5	5
	.	.	.
	.	.	.
	.	.	.
	.	.	.
	5	5	5
	2	2	2
	2	2½	2½
	2	2	2½
	2	2½	5
Unten	2	3	7

Stadien ist das Wachstum über das ganze Internodium verteilt; es ist aber nicht gleichmäßig, sondern im basalen Teil stärker. Ausgewachsene Internodien von 75 mm Länge sind keine Seltenheit bei Tradescantia virginica. Der Zuwachs beträgt also 55 mm bei 20 mm Anfangslänge, d. h. 275%.

Bei Tradescantia viridis war die Wachstumszone 5—6 mm lang. Es entspricht dies ungefähr der Länge der Blattscheide. Markiert man den freien, nicht von der Scheide umhüllten Teil des Internodiums, so sieht man, daß dieser nicht mehr wächst, sondern daß sich das Internodium gewissermaßen aus der Scheide herausschiebt.

Für Tinantia fugax ergeben sich ähnliche Wachstumsverhältnisse wie für Tradescantia.

IV. Iris.

Gemessen wurden Blätter von Iris Bergii. Die Versuchspflanzen wurden im Garten ausgegraben und in Töpfe eingepflanzt. Das zu messende Blatt wurde von den umhüllenden Blättern bis auf das letzte, unmittelbar umfassende befreit. Dieses schlitzte ich an der Flanke, an der das zu messende Blatt hervortrat, bis zum Rhizom auf und zog das innere Blatt seitlich heraus, so daß ich die Marken auf ihm anbringen konnte. So hatte das innere Blatt noch einen gewissen Schutz und Halt. Im allgemeinen war es aber doch notwendig, die Blätter an Stäbchen anzubinden, da sie umfielen. Die Pflanzen wurden unter Glasglocken gestellt, die jeden Morgen gelüftet wurden (s. Tabelle IV).

Tabelle IV.

Iris Bergii.

Blatt 16 cm lang.
Datum: 1918.

	11. 4.	12. 4.	13. 4.	14. 4.	15. 4.	16. 4.	17. 4.	18. 4.	19. 4.	20. 4.	21. 4.	22. 4.	
Oben	5	5	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	11h a.m.
	5	5	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	
	5	5	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	
	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	5	5	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	
	5	5	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	
	5	5½	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	
	5	5½	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	
	5	5½	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	
	5	5½	6	=	=	=	=	=	=	=	=	=	
	5	6	6½	7	=	=	=	=	=	=	=	=	
	5	6	7	7	8	=	=	=	=	=	=	=	
	5	5½	7	9	9½	10	=	=	=	=	=	=	
Unten	5	5	7	10	12	13	14	15	15	15½	16½	17½	
Gesamtlänge in mm:	160	164½	170	175½	179	180½	181½	182½	182½	183	184	185	
Zuwachs in mm:	—	4½	5½	5½	3½	1½	1	1	0	½	1	1	
Gesamtlänge eines unversehrten Kontrollblattes:	173	186	199	210	218	220	221	223	223	227	227	227	
Zuwachs in mm:	—	13	13	11	8	2	1	2	0	4	0	0	

Der Zuwachs erfolgt nur im basalen Teile des Blattes und zwar verteilt er sich bei vorliegendem Beispiel zunächst auf eine Zone von 45 mm. Bei einem ungefähr gleich langen Kontrollblatt, dem sämtliche umhüllenden Blätter belassen waren, war der Gesamtzuwachs pro Tag durchweg größer. Das ergab sich auch für andere Beispiele. Es tritt also doch wohl durch die veränderten Bedingungen eine gewisse Wachstumshemmung ein, so daß die Messungen nur einen Aufschluß über die Verteilung, nicht aber über die Intensität des Wachstums geben.

V. Equisetum.

Es wurde vor allem eine Bastardspezies, Equisetum littorale (heleocharis × arvense) aus einem Tümpel des Botanischen Gartens gemessen, ferner Equisetum arvense aus dem Garten, E. robustum und E. hiemale aus dem Gewächshaus, die in Töpfe eingepflanzt waren. Wie bei Tradescantia legte ich die interkalare Zone frei, indem ich einen etwa 2 mm breiten Längsstreifen der Scheide herausschnitt. Die Anfangsabstände der Marken betrugen 5 bzw. 2 mm (s. Tabelle V).

Tabelle V.

Equisetum littorale (heleocharis × arvense).

Ein Halm. Gemessen die oberen zehn Internodien. Gartentümpel.

Datum: 1918.

	20. 5.	26. 5.	30. 5. 5h p. m.
Oben Internodium	Anfangsgröße in mm		
I.	2	2	2
	2	2	2
	2	3	4
II.	2	2	2
	2	2	2
	2	2	2
	2	4	6
III.	4	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	4	6
IV.	6	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	4	6
V.	3	=	=
	5	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	4	6
VI.	6	=	=
	5	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	4	5
VII.	Anfangsgröße in mm		
	3	3	=
	5	=	=
	5	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	3	3
VIII.	3½	=	=
	5	=	=
	5	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	4	6
IX.	5	=	=
	5	=	=
	5	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	3	3
X.	2	=	=
	5	=	=
	5	=	=
	5	=	=
	2	=	=
	2	=	=
	2	=	=
Unten	2	2½	3

Bei Betrachtung der Tabelle fällt sofort auf, daß in jedem Internodium des Halmes selbst in den jungen, eben der Messung zugänglichen, nur die basale Zone wächst, ja daß die Zuwachszone stets auf die untersten 2 mm lokalisiert ist. Die Größe der Zunahme ist variabel, was bei den stets wechselnden Außenbedingungen nicht zu verwundern ist. Das längste gemessene Internodium der Spezies war 43 mm lang. Da schon ein 6 mm langes Internodium nach makroskopischer Feststellung nur innerhalb der untersten 2 mm wächst so folgt, daß die 37 mm durch interkalares Wachstum eingeschaltet sind; das würde einem Zuwachs von 1850% entsprechen.

4. Zusammenfassung.

Nach den vorliegenden Messungen lassen sich bei dem interkalaren Wachstum zwei Typen unterscheiden, für die als gemeinsames Merkmal der Ort des Wachstumsmaximums gilt: nämlich an der Basis des Stengelgliedes. Unterscheidend ist die Entwicklungsstufe, auf welcher die Lokalisation stattfindet; das ist der Fall:

a) von den ersten Stadien ab bei Equisetum littorale, hiemale, robustum, arvense (E. limosum nach van Burkom, 1913);
b) erst nach einem Stadium gleichmäßigen Wachstums bei Tradescantia virginica und viridis, Tinantia fugax, Cyperus alternifolius und Papyrus, Zea Mays, Arundo Donax, Phragmites, Blätter von Iris, Allium Cepa, Hyazinthus.

Es betrug nach meinen Messungen der interkalare Zuwachs für:

1. Cyperus alternifolius .	6 666,6 %
2. Arundo Donax . . .	266,6 %
3. Equisetum littorale . .	1 850 %
4. Tradescantia virginica .	275 %

II. Teil.

Die Wasserleitungsbahnen in den interkalaren Wachstumszonen von monokotylen Sprossen.

A. Anatomie.

1. Literaturübersicht.

Über die Ausbildung oder gar die Leistungsfähigkeit der Leitbündel in interkalaren Wachstumszonen liegen nur wenige Angaben in der Literatur vor. Grisebach hat zuerst diesbezügliche Fragen aufgeworfen. Er verfolgte sie aber nicht weiter, sondern erwähnt in dieser Beziehung nur eine Beobachtung an Dianthus plumarius (1843, pag. 290):

„Die obersten, durch kontinuierliches Wachstum ausgebildeten Stücke eines noch nicht ganz ausgewachsenen Stengelgliedes enthielten viele, an Gefäßen reiche Gefäßbündel . . . . , während die untersten, die durch interkalares Wachstum eingeschaltet sind, in den Gefäßbündeln nur wenige, einzelne Spiralgefäße . . . . zeigten."

Daß die Ausbildung des Leitbündels in dessen Verlauf durch das Internodium oft ungleichmäßig ist, beobachtete schon Unger (1866, pag. 87): „An langen, ohne Unterbrechung durch den Stamm verlaufenden Gefäßbündeln der Monokotylen bemerkt man in deren oberen Teilen eine höhere Ausbildung der Gefäße, welche in den unteren Teilen fehlen, hier aber durch ein Überwiegen langgestreckter Zellen ersetzt werden." Er faßt letzteres als eine Verkümmerung auf und bringt seine Beobachtung keineswegs mit dem Wachstum in Zusammenhang.

Bekannt ist die Tatsache, daß in der interkalaren Zone einige Ring- und Spiralgefäße die Kontinuität der Wasserbahnen aufrecht erhalten (Frank 1892, pag. 127; Nathanson 1898, pag. 671; Pfeffer 1904 II, pag. 14). Es können nur solche toten Elemente ausgebildet sein, die den aktiv wachsenden Zellen keinen erheblichen Widerstand entgegensetzen (Schwendener und Krabbe 1893, pag. 404).

Klar ist auch, daß bei Vorhandensein einer stark wachsenden Zone eine beträchtliche Dehnung dieser so früh differenzierten Elemente eintreten muß. Dabei sollen nach Nathanson in Liliaceenblättern einzelne Tracheïden, statt völlig zu zerreißen, passiv auseinander gezogen werden, während ein Teil der benachbarten Zellen an ihnen vorübergleiten muß (Nathanson 1898, pag. 677). Die Lücken werden nach ihm nachträglich durch neu angelegte Tracheïden geschlossen. Die ganze Einrichtung soll eine Materialersparnis bedeuten.

Es fragt sich allgemein: Wie weit geht die Zerstörung der Primanen, und wie wird Ersatz dafür geschaffen? Letzterer Punkt kann endgültig — d. h. auch im physiologischen Sinne — erst durch eine experimentelle Behandlung entschieden werden.

2. Die Leitbündeltypen.

Die von mir unter diesen Gesichtspunkten studierten Monokotylen lassen sich bezüglich des Baues ihrer Leitbündel nach dem Vorgange Russows in verschiedene Typen einordnen. Von den Russowschen Typen habe ich diejenigen herausgegriffen, die für meine Versuchspflanzen in Betracht kommen.

Russow (1875, pag. 35) unterscheidet Leitbündel, „deren Gefäße untereinander nahezu gleich oder sehr ungleich weitlichtig sind".

Letzteres gilt für den Gramineentyp; ich nenne ihn „Glumiflorentyp“, da er in gleicher Weise für die Cyperaceen charakteristisch ist. Auch einige Aroïdeen (Acorus) und Juncaceen (Juncus, Luzula) können hierhin gerechnet werden. Der Unterschied in der Weite der Gefäße ist ferner bei dem Scitamineentypus sehr beträchtlich, der bei manchen Scitamineen (Canna, Musa, Strelitzia), Aroïdeen (Richardia, Alocasia u. a.) und Typhaceen vertreten ist.

Nahezu gleichlumige Gefäße weist der Liliaceentypus auf. Russow rechnet auch die Commelinaceen hierhin. Das ist insofern berechtigt, als die Xylemelemente von ziemlich gleicher lichter Weite sind; aber an ihrer Stelle entsteht meist eine Lakune. Daher möchte ich die Commelineen als besonderen Typus fassen (Tradescantia, Tinantia). Ihm schließe ich aus später anzuführenden Gründen Equisetum an.

Im folgenden habe ich den jeweiligen „Typus“ allgemeiner gefaßt, indem ich ihn nicht nur nach dem Aussehen der fertigen Leitbündel im Sinne Russows charakterisiere, sondern dabei die Gesamtheit der Bündel nach der Entwicklung, Ausbildung und auch nach der Leistungsfähigkeit ihres Gefäßteils berücksichtige.

I. Glumiflorentypus.

An Cyperus alternifolius und C. Papyrus habe ich diesen Typus näher studiert. Ich versprach mir gerade von diesen Objekten günstige Resultate, da sie erstens, wie wir sahen, eine so ausgesprochene, intensive und langtätige interkalare Wachstumszone besitzen, zweitens, sich außerdem durch weite Gefäße auszeichnen. Die Pflanzen stammten meist aus dem Viktoria-Bassin, teils aus den dort eingestellten Töpfen (vgl. oben pag. 124).

Bei der anatomischen Untersuchung zeigte sich, daß der Übergang vom Stengel zum Rhizom kein allmählicher ist. Das Stengelparenchym beider hebt sich scharf gegeneinander ab. Im Halme ist es von großen Interzellularräumen durchzogen, die schon in der interkalaren Zone sichtbar sind, während sie der benachbarten Zone des Rhizoms fehlen. Sie sind nicht zu verwechseln mit den „Gefäßgängen“. So nenne ich nach Schenck (1915, pag. 524) die bei manchen Monokotylen, Equiseten und dikotylen Wasserpflanzen die Stelle der Gefäßprimanen einnehmende Lakune. Schenck hat den Ausdruck bei Besprechung des Leitbündels der Wasserpflanzen verwandt. In der früheren Literatur ist mir dieser Terminus nicht begegnet. Nur die Bezeichnung „lacune ligneuse“ von Gravis (1898, pag. 136) für den

Gefäßgang von Tradescantia virginica entspricht ihm dem Sinne nach. Seine allgemeine Einführung empfiehlt sich in Hinsicht 1. auf die Entstehung, 2. auf die später noch zu besprechende Funktion des Ganges. Der „Gefäßgang“ ist damit von den „Interzellularräumen und Gängen“ in anderen Geweben eindeutig unterschieden.

Die unmittelbar an das Rhizom sich anschließende Stengelzone hat auf eine Strecke von mehreren Millimetern hin durchaus embryonalen Charakter. Es schließt sich daran eine Zone offenbar intensivster Streckung bis zu einer Höhe von etwa 3—10 mm über dem Rhizom. Von hier ab beginnt die allmähliche Differenzierung der Folgeelemente.

Zunächst sei von der embryonalen interkalaren Zone die Rede. Ein Querschnitt durch diese Region des Halmes zeigt, daß die nach Monokotylenart im Stengelparenchym zerstreut liegenden Bündel auf verschiedener Entwicklungsstufe stehen. Die kleineren Randbündel lassen zum Teil nur einen differenzierten Siebteil erkennen. Alle ihre anderen Elemente sind ganz embryonal. Es sind das die kleinen Bündel, deren Xylem im ausgebildeten Zustande nur aus zwei seitlichen Tüpfelgefäßen und ihrer „Verbindungsbrücke“ besteht. Letzteres ist ein Streifen von tracheïdalen Elementen, der die beiden Tüpfelgefäße in manchen Zonen unmittelbar verbindet, in anderen durch eine Lage Parenchymzellen von ihnen getrennt ist; in den großen Bündeln setzt er sich an die Primanen bzw. an den Gefäßgang an. Da die erwähnten Randbündel keine dehnbaren Gefäße ausbilden, ist in der Wachstumszone ihr Xylem noch nicht differenziert. Andere Bündelchen dieser Art weisen höchstens ein bis zwei enge Primanen auf. Die Zahl dieser Randbündel, die mangels Protoxylems keinen Gefäßgang ausbilden, kann 80—130 betragen. (Die Zahlen wurden aus einer Skizze des Querschnittes ermittelt). Sie stehen in der ausgewachsenen Stengelzone durch ein Netz von Anastomosen untereinander und mit den großen Bündeln im Zusammenhang. Die Anastomosen gehen stets nur von den Verbindungsbrücken aus.

Bei den typischen inneren Bündeln sind in der interkalaren Zone auch nur die Siebteile und wenige Primanen differenziert. Letztere liegen, je nach dem Alter des Stengels, in 6—12-Zahl dicht zusammen, an der Stelle des Bündels, die später von einem Gefäßgang eingenommen wird (Fig. 1)[1]). Zum Teil sind die Primanen noch unfertig. Die späteren

1) Alle Skizzen sind mit dem Zeichenapparat mit derselben Vergrößerung (Objektiv 7, Okular 1) auf dem Tisch gezeichnet. Zur Reproduktion sind die Figuren auf $^1/_3$ verkleinert worden.

seitlichen Tüpfelgefäße erscheinen hier als zartwandige, plasmaerfüllte Zellen, deren weites Lumen sofort auffällt. Die spätere Verbindungsbrücke zwischen den Tüpfelgefäßen und dem Gefäßgang ist in der interkalaren Zone durch einige Reihen quergestreckter Zellen angedeutet. Die Primanen sind relativ weitlumig. Ihr Durchmesser nimmt in der interkalaren Zone vom Innenrande des Bündels zum Siebteil hin stetig, wenn auch nicht sehr auffallend, zu.

Die zuerst ausgebildeten Primanen sind schon früh in der embryonalen interkalaren Zone gedehnt, ja zerrissen, zum Teil so stark, daß ihre Ringe nicht selten senkrecht zur Querrichtung stehen. Infolgedessen deutet sich unmittelbar über dem Rhizom schon der Gefäßgang

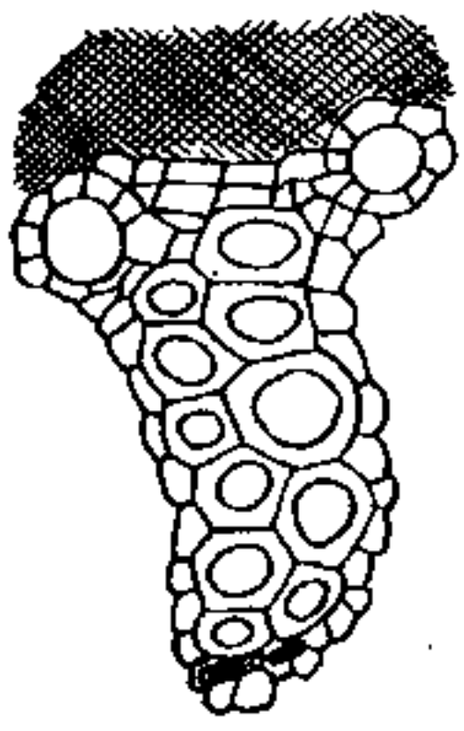


Fig. 1.

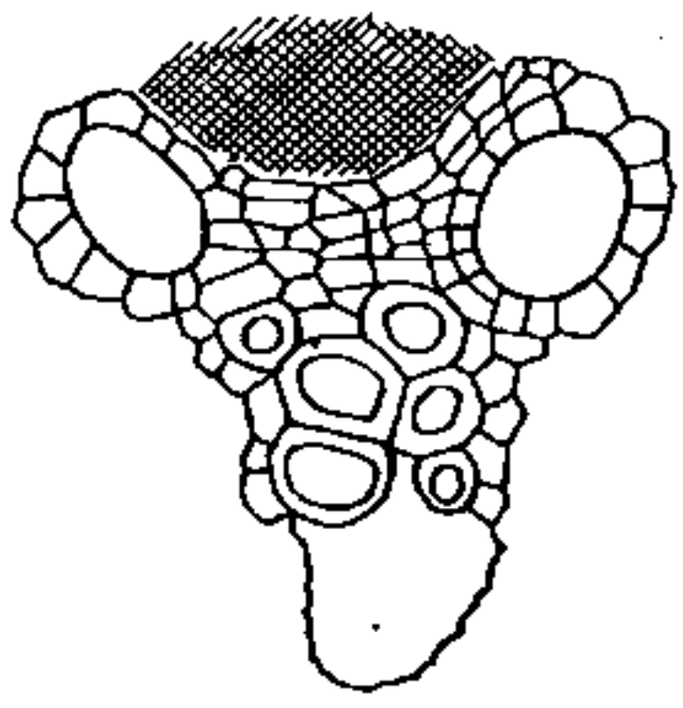


Fig. 2.

Fig. 1. Cyperus Papyrus. Halm 13 cm lang. Interkalare Zone quer. Gefäßteil eines großen Bündels aus der Mitte des Querschnittes kurz über dem Rhizom. Von den Primanen sind die beiden erst ausgebildeten zerdehnt, so daß ihre Ringe senkrecht zur Längsrichtung stehen. Die späteren Tüpfelgefäße sind zartwandig und plasmaerfüllt; ebenso die Zellen der späteren „Verbindungsbrücke".

Fig. 2. Dasselbe. 2 mm höher. Der Gefäßgang ist bereits vorhanden, ein Teil der Primanen ist an seiner Bildung beteiligt. Das Lumen der späteren seitlichen Gefäße hat sich zwar erweitert, aber noch sind diese Zellen plasmatisch und dünnwandig.

an; 2—3 Millimeter höher sind mehr Primanen gedehnt, wodurch das Lumen des Ganges erweitert wird (Fig. 2). Auf dicken Querschnitten sieht man bei verschiedener Einstellung des Mikroskops, daß dieser Gang höher oder tiefer mit einer Querlage von Gefäßringen vollständig erfüllt ist. Die Ringe sind unter sich und zum Teil auch mit dem Parenchym in festem Zusammenhang. Daß diese Ringzonen in rhythmischen Abständen den Gefäßgang durchsetzen, ergibt das Längsschnittbild.

Je älter der Stengel ist (d. h. je weiter nach oben), um so größer ist die Zahl der gestreckten und zerdehnten Primanen und um so weiter der Gefäßgang. Er entsteht also, wie wir hörten, nicht etwa durch Auseinanderweichen der Primanen, wie de Bary (1877, pag. 339) für die Cyperaceen, Gramineen usw. annahm, also schizogen, sondern die

Dehnung bzw. Zerreißung der Primanen in der Längsrichtung ist das Primäre. Die Ansicht von einer schizogenen Entstehung hat sich stellenweise bis in die neueste Zeit erhalten (Haslinger 1914, pag. 1064). Bei Betrachtung des ausgewachsenen Bündels, so auch gewisser Gramineen (Zea Mays), liegt es allerdings nahe, an eine schizogene Bildung zu denken. In den älteren Internodien von solchen ist der Gang sehr weit. An den Seiten sitzen hie und da Ringe der Primanen an. Der Fall aber, daß auch in der ausgewachsenen Zone noch ganze Primanenringkomplexe, die ihn völlig ausfüllen, in dem Gefäßgange zu sehen sind, ist bei Cyperus alternifolius nicht so selten. Daß die Begrenzung des Ganges eine so regelmäßige ist, kann nicht wundernehmen. Es sind ja keine Parenchymzellen zerstört worden.

Soll man nun die Entstehung des Ganges als lysigen bezeichnen? Nach der Definition von de Bary (1877, pag. 209) ist es allerdings berechtigt. Lysigen nennt er die Bildung eines Interzellularganges durch Desorganisation, Auflösung oder in manchen Fällen Zerreißung bestimmter, also vergänglicher Zellen oder Zellgruppen, die von bleibenden umgeben sind. Für die mechanische Zerreißung hat er den besonderen Ausdruck „rhexigen“ geprägt. Ich möchte ihn auf den vorliegenden Fall anwenden. Es wäre dann der Ausdruck „lysigen“ für die Gänge zu reservieren, die tatsächlich einer „Auflösung“ von Zellen und Zellgruppen ihre Entstehung verdanken. Letzteres kommt bei Wasserpflanzen vor, worauf ich später noch kurz eingehen will. Der rhexigene Gefäßgang kann z. B. bei Zea Mays während der Erstarkung des Stengels in älteren Internodien noch beträchtlich erweitert werden. So kommt das charakteristische Bild zustande, wo der Begrenzung des Ganges nur hie und da Ringe ansitzen.

Der Gefäßgang bei Cyperus, der in dem untersten Abschnitt der Wachstumszone nur angedeutet, in ihren oberen Abschnitten aber schon wohl ausgebildet ist, nimmt bald (nach 1—2 mm) die Stelle mehrerer Primanen ein. Mit zunehmendem Streckungswachstum erweitert er sein Lumen; denn immer mehr Primanen werden ausgebildet und zerdehnt, die in der ganz embryonalen Zone und darüber noch gänzlich undifferenziert sind. In der Phase intensiver Streckung, die etwas höher einsetzt, hat der Gefäßgang, abgesehen von höchstens ein bis zwei Primanen, ganz die Stelle des Protoxylems eingenommen. Das Metaxylem ist erst in einer Höhe von 8—12 cm über dem Rhizom differenziert. In dieser ganzen Strecke von durchschnittlich 10 cm bei gut wachsenden Halmen wird also der „Gefäßteil“ des Bündels —

abgesehen von ein bis zwei Primanen — von dem Gefäßgang dargestellt.

Nachdem die Primanen fast alle zerdehnt und durch den Gang ersetzt sind, ändert sich seine Weite bei Cyperus alternifolius nicht mehr wesentlich. Eine nachträgliche Erweiterung scheint hier nicht mehr stattzufinden. Daraus erklärt es sich wohl, daß man häufiger die den Gang ausfüllenden Ringkomplexe findet.

Die einzelnen Glieder der Primanen bilden sich, dem Laufe des Wachstums folgend, von oben nach unten aus. Dabei braucht die Anlage des Gefäßzuges durchaus nicht kontinuierlich vor sich zu gehen. Manchmal folgt auf ein fertiges Glied ein jüngeres, noch ganz unfertiges, nach der geringen Verdickung seiner Wand zu schließen; daran kann sich wieder ein weiter entwickeltes ansetzen. Solche Unterbrechungen können streckenweise häufig nacheinander erfolgen; sie sind aber keineswegs die Regel.

Die seitlichen Tüpfelgefäße werden im Bündel zuletzt fertig. Bei einem Cyperushalm von 22 cm Länge begannen sich ihre Wandverdickungen erst andeutungsweise in einer Höhe von 3—4 cm über dem Rhizom auszubilden. Die einzelnen Glieder gehen weiter oben kontinuierlich in die ausgebildeten über, ein Prozeß, der erst in der ausgewachsenen Zone des Stengels 10—12 cm oberhalb des Rhizoms vollendet ist.

Die geschilderten Verhältnisse beziehen sich nur auf interkalar wachsende Halme. Ist das Wachstum beendet, so unterscheidet sich das Aussehen der Bündel in den verschiedenen Zonen des Stengels nicht wesentlich voneinander. Die Tüpfelgefäße der großen und kleinen Bündel sind bis unten hin fertig.

Von Interesse ist nun auch das Verhalten der Bündel beim Übergang zum Rhizom, das ich an Handschnittserien studierte. Über die Wachstumszone der Rhizome liegen keine Angaben vor. Scherer (1904, pag. 87) vermutet, daß bei Rhizomen Wachstum durch eine interkalare Zone möglich und sicher häufig sei. Bei Cyperus schließt sich, nach dem anatomischen Befund zu urteilen, eine solche Zone an die interkalare des Stengels an. Beide sind durch die Beschaffenheit des Parenchyms scharf voneinander zu unterscheiden. Darauf wurde schon oben hingewiesen.

Die Ausbildung derjenigen Primanen, die in der interkalaren Zone des Stengels noch unfertig sind, vollzieht sich in den Bündeln des Rhizoms innerhalb einer sehr kurzen Strecke (etwa 2—4 mm). Macht man sukzessive Querschnitte aus der an den Stengel gleich an-

grenzenden Region des Rhizoms, so sieht man, wie nach wenigen Schnitten die Zahl der Primanen von etwa 6 auf 12 steigt (Fig. 3—5). Etwas weiter unten schließen sich seitliche Gefäße an, die sich V-förmig um den Siebteil herumlegen und ihn schließlich ganz umfassen. Diese seitlichen Elemente sind getüpfelt. Sie traten in den beobachteten Fällen 2 mm unterhalb der Grenze der beiden Zonen auf. So lang ist dann wohl die Wachstumszone des Rhizoms. Nach der Dehnung der Primanen zu urteilen, ist die Wachstumsintensität nur gering. Es entsteht infolgedessen auch kein Gefäßgang.

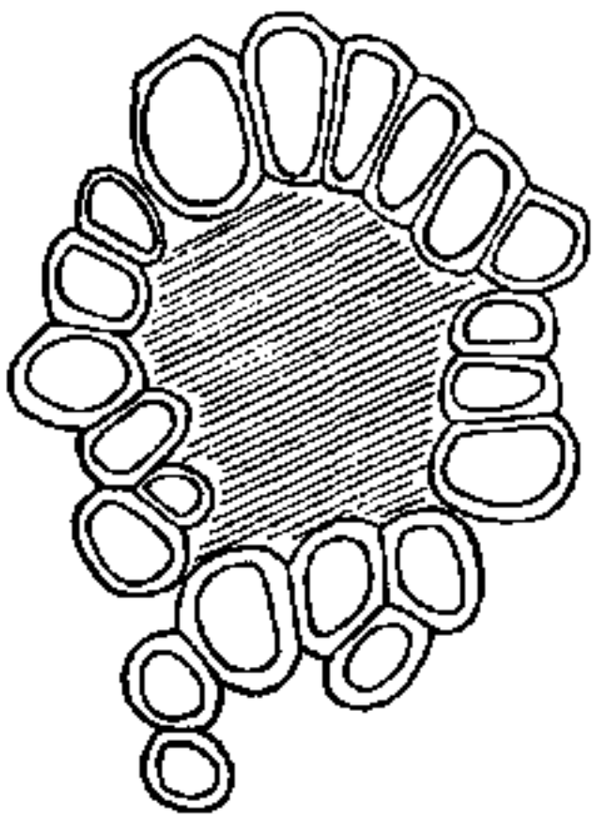


Fig. 3.

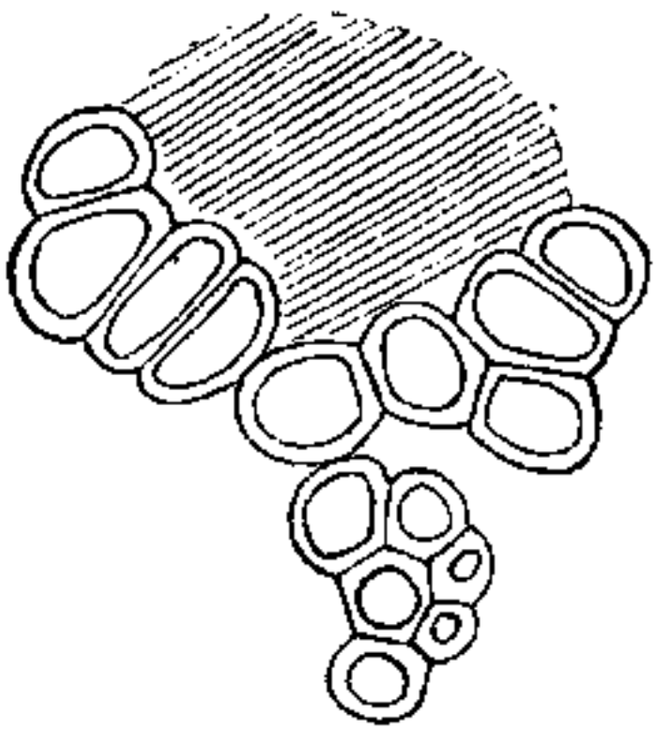


Fig. 4.

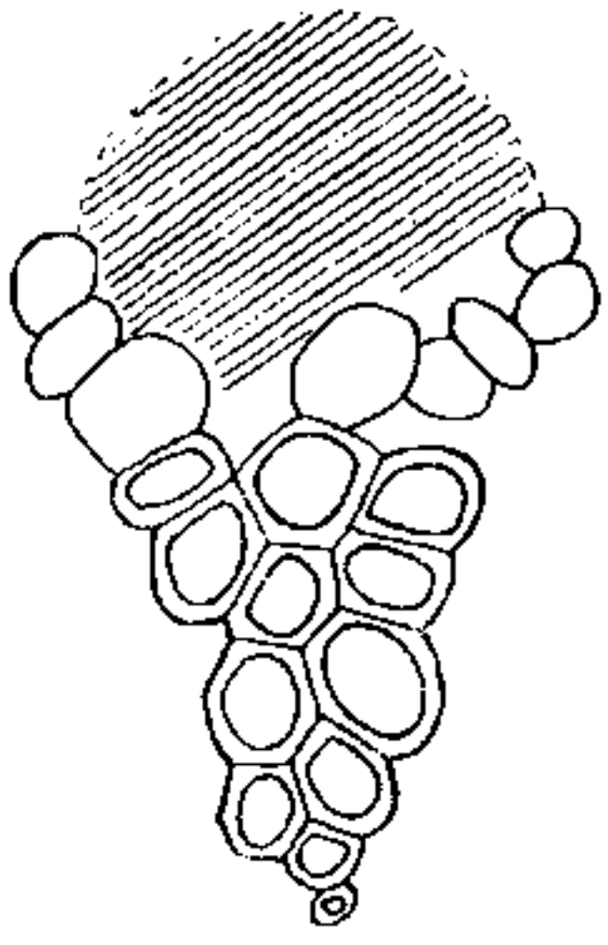


Fig. 5.

Fig. 3—5. Cyperus alternifolius. Halm 50 cm hoch. Rhizom quer. Übergang vom konzentrischen Bündel zum kollateralen.

Fig. 3. Querschnitt 2 mm unterhalb der interkalaren Zone des Halmes. Die Tüpfelgefäße umfassen ganz den Siebteil, dessen Stelle in der Skizze durch Striche angedeutet ist.

Fig. 4. Querschnitt aus einer etwas höheren Region (d. h. näher zum Halme hin).

Fig. 5. Querschnitt unmittelbar unterhalb der interkalaren Zone des Halmes: offenbar liegt die Wachstumszone des Rhizoms vor. Die seitlichen Tüpfelgefäße sind ganz embryonal.

Bei Carex pseudocyperus und bei den untersuchten Gramineen (Zea Mays, Arundo Donax, Gymnothrix latifolia, Alopecurus, Holcus mollis, Dactylis glomerata, Sorghum halepense, Panicum spec., Hordeum bulbosum, Secale anatolicum, Avena elatior, Avena brevis, Bromus spec., Anthoxanthum odoratum u. a.) liegen die Verhältnisse des Bündelbaues in den verschiedenen Zonen analog wie bei Cyperus. Bei einer Reihe dieser Gräser jedoch (z. B. Dactylis glomerata, Avena brevis) ist in manchen Bündeln der Gefäßgang nur angedeutet (vgl. auch Russow 1875; Frank 1868, pag. 138). In älteren Internodien ist er aber fast stets bei den inneren Bündeln vorhanden, wohl infolge der Erstarkung.

Bei den Gramineen liegen die Primanen durchweg in nur einer Reihe hintereinander, während sie bei Cyperus und Carex pseudocyperus zu zwei, auch zu drei reihenweise nebeneinander auftreten.

Der Übergang des Bündels von der interkalaren Zone zum Stengelknoten findet in derselben Weise statt, wie der Übergang des Cyperusbündels zum Rhizom. Dabei schwindet der Gefäßgang (vgl. Strasburger 1891, pag. 334). Er wird durch Primanen ersetzt.

Für das Rhizom mancher Gramineen hat Wille (1915, pag. 22) das Vorhandensein eines Gefäßganges festgestellt. Das Verhalten der Leitbündel in den Blattgelenken der Gramineen bietet nur insofern eine Abweichung, als in fertigen Bündeln statt der seitlichen Tüpfelgefäße zwei bis drei dehnbare auftreten (Lehmann 1906, pag. 28).

Der Gesamtaufbau des gegliederten Grashalmes ist komplizierter als der von Cyperus, da mehrere interkalare Zonen vorhanden sind, somit also auch mehrmals eine Verringerung der Wasserbahnen auftritt. Vielfach sind indessen nur ein bis zwei Internodien in interkalarem Wachstum begriffen; die darunter gelegenen sind schon ausgewachsen, die höheren noch im ganzen embryonal. Bei letzteren ist der Gefäßgang noch nicht vorhanden (Strasburger 1891, pag. 360).

Ganz dem Glumiflorentyp schließen sich Acorus Calamus und Acorus gramineus an. Besonders erstere Art weist einen weiten Gefäßgang in den älteren Blattbündeln auf, der in derselben Weise entsteht wie bei Cyperus. Das ausgebildete Bündel besitzt zwei seitliche Tüpfelgefäße, die in der basalen Wachstumszone fehlen. Der Übergang zum Rhizom erfolgt in der oben geschilderten Weise. Die kleinen Zwischenbündel des Blattes entsprechen in ihrem Bau und in ihrer Entwicklung den Randbündeln von Cyperus und gewissen Gramineen (Zea, Gymnothrix).

Bei Luzula maxima und pilosa ist in den inneren Bündeln der älteren Internodien ein Gefäßgang an Stelle der Primanen sichtbar. Schon Frank (1868, pag. 139) gibt dies. für Luzula albida und Juncus conglomeratus an.

Zusammenfassung.

Für den Glumiflorentyp hat sich also ergeben: Es lassen sich in der wachsenden Pflanze (Internodium, Blatt bei Araceen) bezüglich des Aussehens der typischen Leitbündel in den verschiedenen Zonen vier Hauptzustände unterscheiden:

1. Im Knoten bzw. Rhizom überwiegen seitlich zur Mediane des Bündels gelegene, getüpfelte Gefäße. Bei den von mir be-

trachteten Pflanzen fehlt dort der Gefäßgang, die Primanen sind noch erhalten.

2. In der embryonalen interkalaren Zone sind allein die Primanen ausgebildet, der Gefäßgang wird erst angedeutet.
3. In der Streckungszone und in der Zone der inneren Differenzierung können die Primanen erhalten sein, oft aber sind sie ganz oder teilweise durch den rhexigenen Gefäßgang ersetzt.
4. Das Bündel der fertigen Zone besitzt außerdem noch die seitlichen Tüpfelgefäße und die Verbindungsbrücke. Der Gefäßgang ist meist wie bei 3 ausgebildet.
5. Außer den inneren typischen Bündeln treten auch solche auf, die nur Metaxylem ausbilden und daher in der interkalaren Zone noch nicht differenziert sind.

II. Commelineentyp.

Tradescantia viridis war das Objekt, das der folgenden Schilderung zugrunde liegt. Die untersuchten Exemplare stammten aus dem Gewächshaus, wo sie frei im Boden wuchsen. Die Anatomie der Bündel stimmt in fast allen Punkten mit der von Gravis eingehend untersuchten Tradescantia virginica überein. Einzelheiten können daher bei Gravis (1898) nachgesehen werden.

Der Querschnitt durch ein fertiges Internodium zeigt wie beim ersten Typus nach Lage und Bau zwei verschiedene Bündelarten (de Bary 1877, pag. 280): Innere Bündel, die wieder (wie bei manchen Glumifloren) für den Typus besonders charakteristisch sind, und Randbündel, die in einen peripheren Sklerenchymring eingebettet liegen.

Die Anlage dieser Randbündel beginnt in Internodien von 3—4 mm Länge. In diesem Zustand sind letztere noch ganz von der Blattscheide umhüllt, die durchschnittlich 5 mm lang wird. Zuerst wird ein Spiralgefäß differenziert. Es besteht aus Gefäßgliedern, die sehr oft nicht kontinuierlich, sondern mit Unterbrechungen ausgebildet werden, so daß etwa daß zweite und vierte Glied gleichzeitig fertig sind, während das Zwischenglied erst zarte Wandverdickungen aufweist. Bei einer Internodienlänge von 10—12 mm sind diese Primanen fertig. Später erscheinen die seitlichen Gefäße, die einzigen getüpfelten im Internodium. Beendet ist deren Ausbildung etwa im fünften Internodium (30—35 mm lang). Das ist bemerkenswert, da mit diesem Internodium das Wachstum aufzuhören scheint. Die Tüpfelgefäße gehen im unteren Teile des ausgewachsenen Internodiums, etwa 4 mm über dem Knoten, in Spiralspangengefäße über. Es ist das die Gelenkregion. Die Gefäße sind in

diesem Zustande bis zu einem gewissen Grade dehnbar, ohne zu zerreißen, wie auf Längsschnitten durch gekrümmte Gelenke zu sehen war.

Die inneren typischen Bündel bilden nur Protoxylem aus. Schon in ganz jungen, embryonalen Internodien (2 mm lang) werden die ersten Primanen, die fast gleichzeitig ihrer ganzen Länge nach angelegt werden, zerdehnt und durch einen Gefäßgang ersetzt. Seine Entstehung ist ebenfalls rhexigen. Das läßt sich wie bei Cyperus an dicken Querschnitten verfolgen (Fig. 6—7). Der Gang wird durch die Erstarkung des Stengels nachträglich erweitert. Da auch die Streckung sehr intensiv ist, erklärt es sich, daß man in fertigen Internodien nur

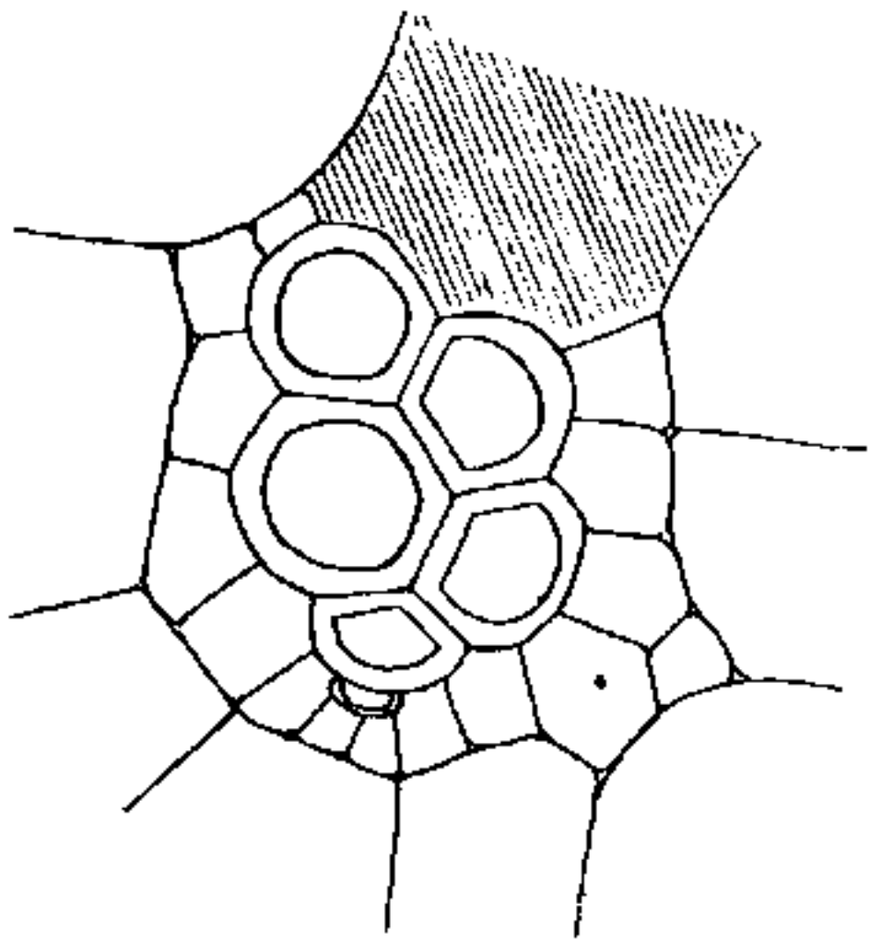


Fig. 6.

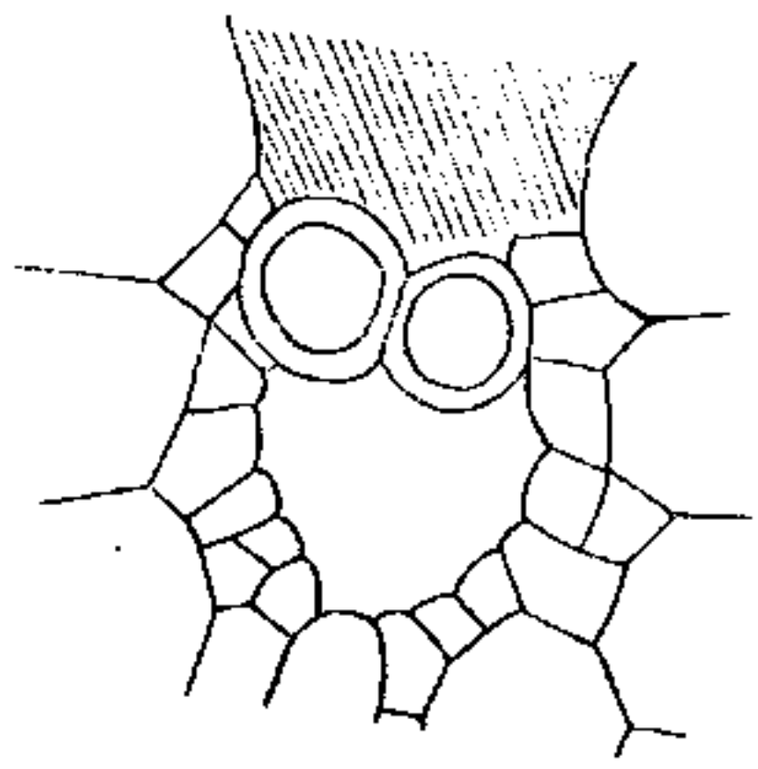


Fig. 7.

Fig. 6 u. 7. Tradescantia viridis. Internodium 2 mm lang, quer. Bei bestimmter Einstellung des Mikroskops sieht man einen Gefäßgang mit nur zwei Primanen (Fig. 7), der bei tieferer Einstellung ganz mit Ringen erfüllt erscheint (Fig. 6). Die Stelle des Siebteils ist wieder durch Striche angedeutet.

selten einen Ring im Interzellulargang erblickt (Fig. 8). An der Basis der Internodien jedoch, in dem unteren Teile der Wachstumszone, rücken die Ringe in der Längsrichtung wieder dichter zusammen. Die Gefäße sind nur wenig gedehnt. In der Höhe des Knotens vollends ist der Gang durch einen Tracheïdenknäuel verstopft, der aus kurzen, gedrungenen Tüpfelelementen besteht. „Sie schließen sich am oberen Ende jedes Leitbündels . . . beiderseits dicht an und steigen tangential schief aufwärts, um sich dem unteren Ende des Leitbündels im nächst höheren Internodium anzulegen.“ Diese Beschreibung Russows (1872, pag. 142) für den Knoten von Equisetum (im Längsschnitt betrachtet) paßt genau auch auf Tradescantia.

Die mächtige Entwicklung des Tracheïdenknäuels soll nach Cormack (1893, pag. 76) bei Equisetum auf einem „sekundären Dickenwachstum” im Knoten beruhen: Nachdem das Bündel im Internodium

seine volle Zellenzahl erreicht hat, wird nach Art eines Kambiums zwischen Xylem und Phloëm eine meristematische Gewebeplatte in die Bündel des Knotens eingeschaltet. Das hierdurch erzeugte Xylem wird netzförmig verdickt. Leider habe ich auf diesen Punkt bisher nicht geachtet. Wenn es so ist, wie Cormack angibt, so hätte man damit eine Erklärung für die Mächtigkeit der Tracheïdenknäuel, die proportional der Weite des Ganges zuzunehmen scheint, und für die Tatsache, die damit eng zusammenhängt, daß der Gang, der sich während der Erstarkung des Stengels in den Internodien stark erweitert, im Knoten stets unausgebildet bleibt.

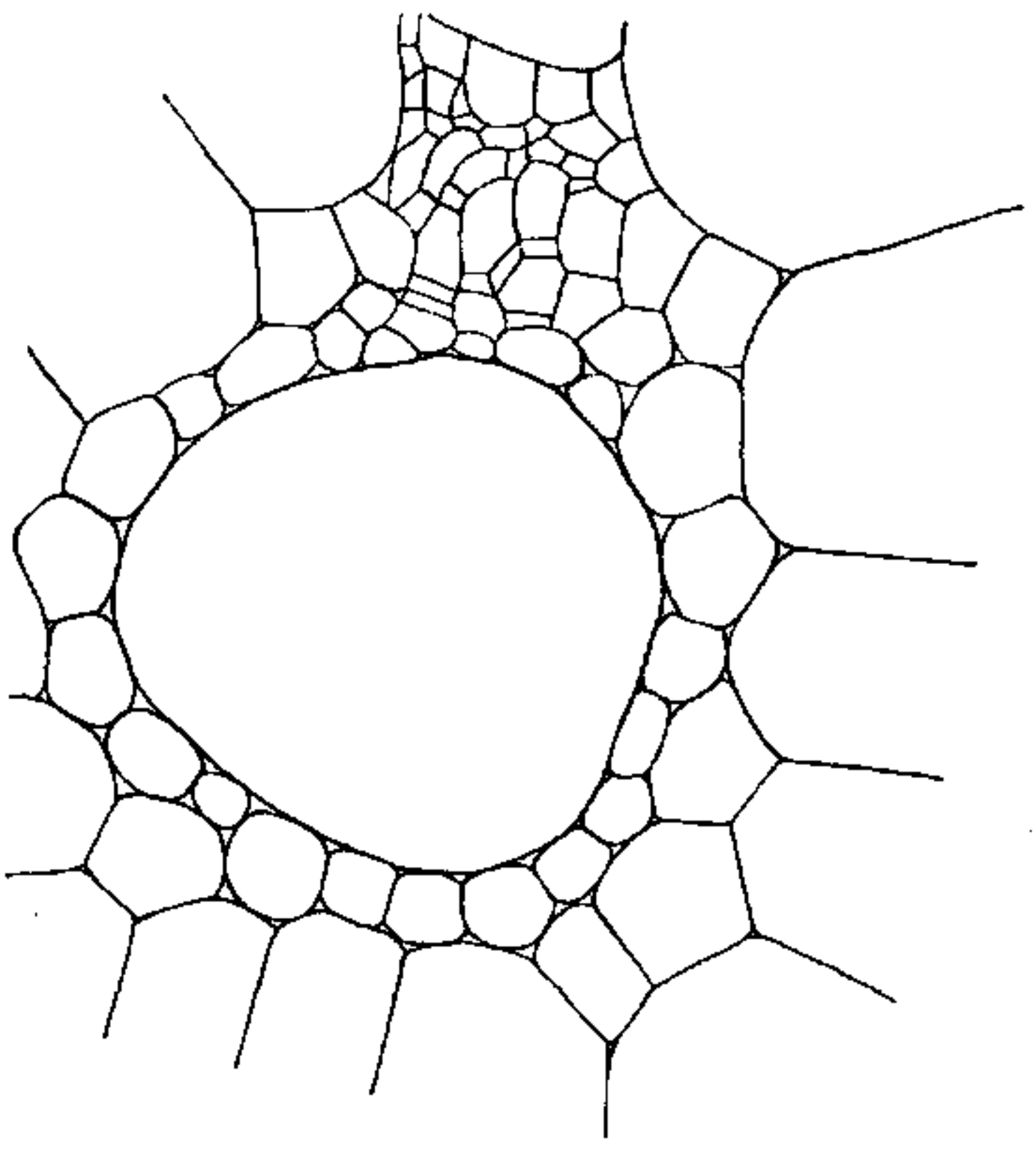


Fig. 8. Tradescantia viridis. Internodium 6 cm lang. Querschnitt. Ein stark erweiterter Gefäßgang aus der Mitte des Querschnittes. Die innere Begrenzung des Ganges gibt mit Chlorzinkjod Zellulosereaktion, ist also nicht etwa kutinisiert.

Daß sich an der Peripherie des Gefäßganges noch nachträglich Tracheïden differenzieren können, beweisen folgende Beobachtungen an Tradescantia viridis: Häufig sieht man vom Knoten her Gefäße weit in das Lumen der Gefäßgänge hineinragen. Sie sind spiralig verdickt und enden blind. Manchmal tritt mitten im Internodium eine wandständige, isolierte, kaum gedehnte Tracheïde auf, deren Lumen sehr viel enger ist als das der vor ihr im Bündel ausgebildeten Xylemelemente. Vielleicht hat Gravis das auch gesehen (1898, Fig. 151). Er meint, die Tracheïde sei durch Dehnung isoliert worden. Das wollte mir nicht so scheinen; denn nach oben und unten schlossen sich an die Tracheïde langgestreckte Zellen an, die nicht Tracheïdencharakter besaßen. Die Gefäßgänge, um die es sich handelt, waren nicht angeschnitten. Sie wurden an längshalbierten, in Chloralhydrat aufgehellten Internodien studiert.

Einen Aufschluß über diese isolierten Tracheïden gibt vielleicht die folgende Beobachtung: In verschiedenen Gefäßgängen sah ich je

einen unterbrochenen Tracheïdenzug. Bei einem Internodium von 77 mm Länge ragten, wie vorhin erwähnt, Tracheïden vom Knoten aus in den Gefäßgang hinein. Nach 14,85 mm begann eine sehr schmale Spiraltracheïde von 0,547 mm Länge an der Wand des Ganges. Auf eine 0,593 mm lange unverdickte Zelle folgte eine zweite Tracheïde von 0,7068 mm Länge, dann eine dritte, 0,866 mm lange, im Abstand von 0,713 mm. Nach 1,584 mm Unterbrechung begann eine Ringtracheïde von weiterem Lumen, die schon gedehnt und 2,455 mm lang war. Neben ihr trat eine schmale Tracheïde auf, die rhythmische Dehnung aufwies. Im letzten Drittel des Internodiums war der Gang leider abgeschnitten, so daß sich nicht mehr feststellen ließ, ob von unten her Elemente den oberen entgegen wuchsen. Letzteres habe ich bei anderen Indernodien einige Male gesehen.

Der unterbrochene Tracheïdenzug erinnert an das Verhalten der Gefäße der Randbündel, die auch diskontinuierlich angelegt werden. Daß die einzelnen Glieder durch Dehnung voneinander entfernt worden sind, ist wenig wahrscheinlich. Dagegen spricht die Verbindung durch eine unverdickte Zelle, ferner der Umstand, daß ich sie nur in älteren Internodien beobachtet habe, in denen die Streckung längst beendet war.

Tradescantia virginica bildet außer in der Knotenregion gar keine Tüpfelgefäße aus. Dasselbe gilt für Tinantia, bei der jedoch in den Randbündeln das Xylem durch einen Gefäßgang ersetzt ist.

Zusammenfassend wäre über vorliegenden Typus zu sagen:

Die inneren Bündel verzichten ganz auf die Bildung von Metaxylem. Ihr Protoxylem wird schon in frühem Alter durch einen Gefäßgang ersetzt, der geradlinig durch das Internodium verläuft und der nur im Knoten durch einen Tracheïdenknäuel unterbrochen ist. In dem unteren Teil der Wachstumszone sind die Tracheïden zum Teil noch erhalten. Hier dauert die Bildung von Tracheïden in den Gefäßgang hinein noch längere Zeit an.

In noch wachsenden Internodien stellen die Gefäßgänge — von den wenigen Primanen abgesehen, die in den Randbündeln vorhanden sind — den „Gefäßteil" der Leitbündel dar.

Soweit die Randbündel Metaxylem erzeugen, sind sie in der Wachstumszone noch nicht fertig.

Dem Gefäßgang der Commelineen entspricht nach Entstehung und Entwicklung durchaus der der Equiseten. Das Bündel von Equisetum (bei Equisetum gibt es nur eine Bündelart; im Vergleich mit Tradescantia denke ich an die Innenbündel der letzteren Pflanze, die den

Gefäßgang besitzen) unterscheidet sich insofern von dem Tradescantiabündel, als noch zwei seitliche Gruppen von Folgeelementen gebildet werden, die z. B. bei Equisetum hiemale in der interkalaren Zone noch nicht ausgebildet sind. Dort sieht man nur den Gefäßgang, der im Knoten von Tracheïden ausgefüllt wird. Bei Equisetum maximum werden auch diese beiden seitlichen Gruppen zum Teil zerdehnt, so daß in jedem Bündel außer der Carinalhöhle zwei laterale Gefäßgänge auftreten. Ob die Folgegefäße spiralig verdickt oder getüpfelt sind, läßt sich bei ihrem geringen Durchmesser kaum feststellen.

III. Scitamineentypus.

Charakterisiert ist dieser Typus nach dem Bau seiner Hauptleitbündel durch das große Spiralgefäß, das sich, in manchen Fällen, doch längst nicht immer, ziemlich unvermittelt an engere Primanen anschließt (vgl. Haberlandt 1918, pag. 329, Fig. 144). Die untersuchten Pflanzen waren: Canna indica (Stengel aus dem Freien und Topfpflanzen); Blätter von: Strelitzia Reginae, Musa, Curcuma longa (aus dem Gewächshaus); Typha (aus dem Freien); Richardia aethiopica, Alocasia odorata (Gewächshauspflanzen).

In den Blättern von Strelitzia, Curcuma, Musa, Typha ist das Verhalten der Bündel in den wesentlichen Zügen übereinstimmend. Bei den typischen Bündeln ist der Unterschied im Bau zwischen oberer und unterer Zone oft derart groß, daß man meinen sollte, verschiedene Arten vor sich zu haben. Doch sind beide Extreme durch allmähliche Übergänge verbunden.

In ganz jungen Bündeln, die zu noch unentwickelten Blättern führen, sind zwei bis drei ganz enge Primanen differenziert, denen sich gewöhnlich ein mittelgroßes Spiralgefäß anschließt (z. B. Strelitzia in einem Blatt von 14 cm Länge). Bei älteren Blättern treten in der Wachstumszone im basalen Teil des Blattstieles mehrere (vier bis fünf) mittelgroße Primanen hinzu, die meist in einer Reihe, höchstens zu zweien nebeneinander liegen. Die engen Erstlinge sind kaum noch zu sehen; das spätere weite Gefäß ist als zartwandige große Zelle sichtbar.

Die Primanen sind in der ausgewachsenen Zone des Blattstiels meist völlig verschwunden. Ihre Stelle wird eingenommen von großzelligem, parenchymatischem Gewebe oder auch von einer unregelmäßig begrenzten Lücke. Je nach dem Schnitt oder der mikroskopischen Einstellung erscheinen innerhalb dieses Gewebes Ringe, die Reste der Primanen (Fig. 9). Längsschnitte belehren darüber, daß die durch Zerreißen der Primanen entstandenen Lücken zum Teil durch Thyllen

ausgefüllt sind (Fig. 10). Dazwischen erscheinen die Ringe wie aufgehängt (Molisch 1888). Eine Primane ist häufig noch erhalten, an sie schließt sich gegen den Siebteil hin das große Spiralgefäß an. Es besteht aus langen, scharf zugespitzten Tracheïden. In angeschnittenen Blättern von Strelitzia konnte Tusche die schrägen Endflächen der Tracheïden nicht passieren. In welcher Höhe des Blattstieles das weite Gefäß fertig ist, habe ich bei Strelitzia nicht verfolgt. Jedenfalls kann es erst nach fast vollendeter Streckung differenziert werden, da seine Spiralen kaum gedehnt sind. In einem 70 cm langen Blatt von Typha war das Gefäß erst 40 cm über dem Rhizom ausgebildet. Zwischen Spiralgefäß und Siebteil liegt ein Komplex von englumigen, getüpfelten Elementen wie bei den Gra-

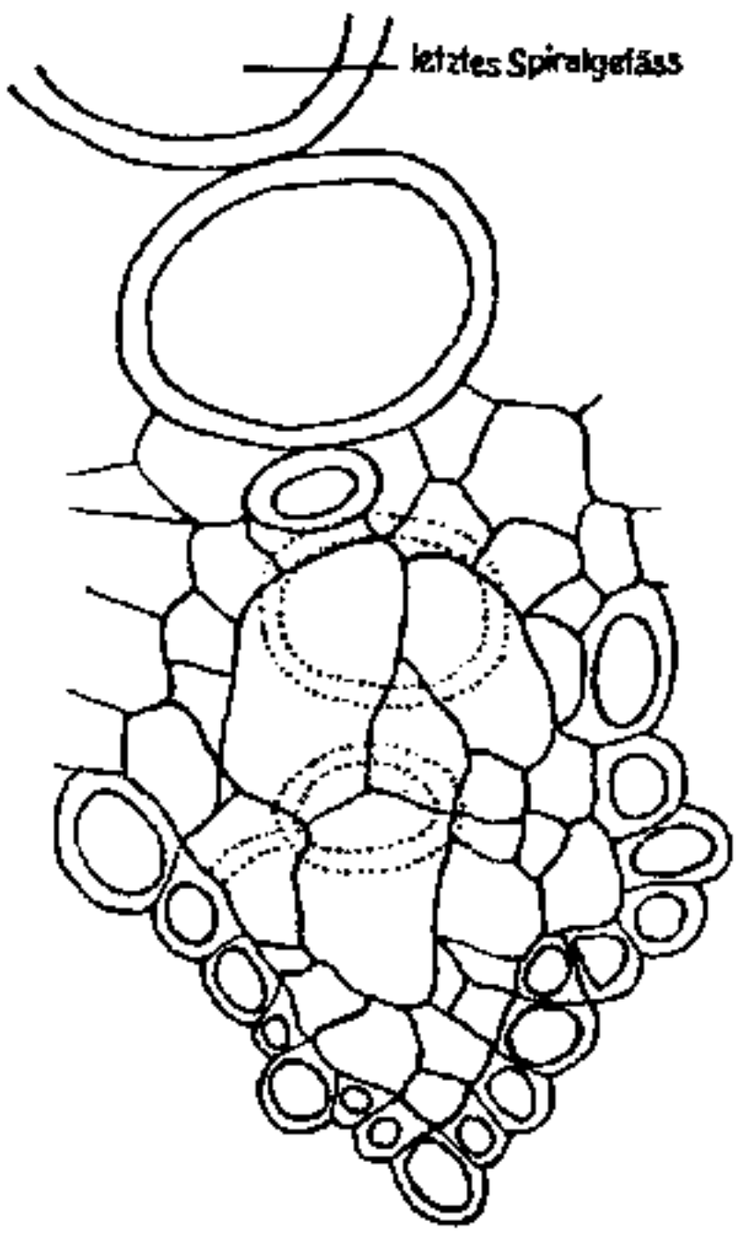


Fig. 9.

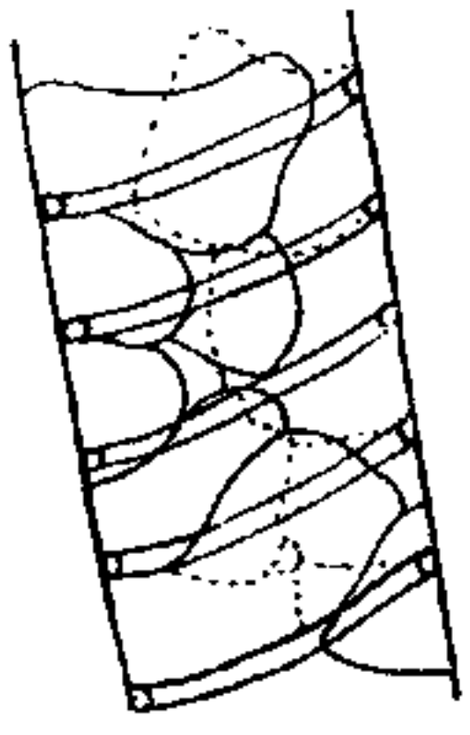


Fig. 10.

Fig. 9 u. 10. Curcuma longa. Blattstiel quer. Obere Zone.

Fig. 9. Ein Bündel erster Ordnung quer. Bei oberer Einstellung des Mikroskops wird an Stelle der Primanen ein großlumiges, parenchymatisches Gewebe sichtbar, durch welches bei tieferer Einstellung Primanenringe durchblicken. Das letzte große Spiralgefäß ist nicht mehr ganz gezeichnet.

Fig. 10. Längsschnitt aus derselben Region; ein Gefäß gezeichnet, das mit Thyllen erfüllt ist.

mineen. Sie sind wieder die Ansatzstellen für die Anastomosen, welche die Innenbündel mit den Randbündeln und untereinander verknüpfen. Die Randbündel sind in der interkalaren Zone noch nicht differenziert. Sie bestehen aus einem weitlumigen Gefäß und anschließenden engen Folgeelementen.

Die Bündel von Canna indica zeigten innerhalb desselben Internodiums keine Unterschiede in der Differenzierung. Vielleicht lag das am Material; vielleicht liegt aber auch gar kein typisches interkalares Wachstum vor; das habe ich leider durch Messung nicht feststellen können (vgl. pag. 124). Die mir vorliegenden Stengel bestanden aus

ganz ausgewachsenen und aus ganz jungen Internodien. Die Bündel unterscheiden sich insofern von den oben geschilderten, als die kleinen Folgegefäße in sehr spärlicher Zahl ausgebildet werden. Fehlen doch auch die Anastomosen im Internodium. Die Blätter habe ich leider nicht untersucht. Bezüglich des großen Spiralgefäßes machte ich an Canna indica Beobachtungen, die von denen bei Strelitzia abweichen. Pflanzen aus dem Freien setzte ich 3 Stunden in Tusche (27. Sept. 1918 von 12^h m. bis 3^h p. m.). In einem 13 cm langen Internodium, das ich kurz über dem unteren Knoten abgeschnitten hatte, stieg die Tusche in etwa der Hälfte der Spiralgefäße bis zum Knoten, wo allgemein Stauung eintrat. Längsschnitte zeigten deutlich, daß die Tusche durch die offenbar perforierten, schrägen Endflächen hindurchtreten konnte. Dasselbe beobachtete ich bei noch anderen Freilandpflanzen von Canna.

Später arbeitete ich einmal mit Topfpflanzen. In keinem der drei untersuchten Stengel stieg die Tusche in dem Gefäß höher als bis zur nächsten Querwand. Ich prüfte von jedem Stengel nacheinander sämtliche Internodien mit gleichem Erfolg. Vielleicht waren bei den Freilandpflanzen, da sie am Ende ihrer Vegetationsperiode standen, die Verhältnisse anomal.

Richardia und Alocasia scheinen bei flüchtiger Betrachtung in den entprechenden Zonen gleichen Bündelbau wie die Scitamineen zu besitzen; doch tritt statt des weiten Spiralgefäßes ein von langen, schmalen Parenchymzellen begrenzter Gang auf. Seiner Entstehung nach ist er aber nichts anderes als ein solches Gefäß, dessen Spiralen aufgelöst sind (Dahlitsch 1886, p. 312). In der unteren Zone des fast ausgewachsenen Blattes von Alocasia sind die Spiralen noch deutlich zu sehen. Sie werden allmählich dünner; schließlich bleiben nur Streifen übrig, bis auch diese verschwinden. Nach van Tieghem (1866, pag. 82) soll dabei das Gefäß passiv gedehnt werden. Die Ausbildung der Spiralen erfolgt relativ spät, wie bei den entsprechenden Gefäßen der Scitamineen. Die Differenzierung der einzelnen Glieder erfolgt wie bei dem Spiralgefäß von oben nach unten. Dabei werden anscheinend nicht alle Glieder mit Wandverdickungen versehen (Richardia). Daß sich die Spiralen bei Blattstielen vorgerückteren Stadiums in der unteren Zone am längsten erhalten ist klar, da sie dort auch zuletzt angelegt werden. Wie die Auflösung der Verdickungen vor sich geht ist unklar. Möglicherweise hängt das Auftreten des „körnig schleimigen Saftes", den Hanstein in diesen Kanälen beobachtete (1864, pag. 78) damit zusammen. Der „Gang" erscheint auf Querschnitten oft durch

eine Scheidewand in zwei ungleiche Abschnitte geteilt (Unger 1858, Tafel II, Fig. 14). Die sehr schrägen Endwände, mit denen die ursprünglichen Gefäßglieder aneinander stoßen, bleiben nämlich erhalten. Aber nicht nur diese, sondern die ganzen Gefäßwände persistieren, so daß der Gang deutlich eine eigene, wenn auch sehr dünne Membran besitzt. Das unterscheidet ihn wesentlich von den Gefäßgängen der Commelineen und Glumifloren. In der Blattspreite verengt er sich allmählich zur Spitze hin, wo die Spiralen erhalten bleiben (Unger 1858, pag. 9).

Eine ähnliche Entstehung eines „Ganges" aus einem Gefäß hat Frank (1868, pag. 137) für Sparganium festgestellt.

Für die Scitamineen ergibt sich also: In der interkalaren Zone sind einige sehr weitlumige Primanen im Bündel ausgebildet. Je nach dem Alter sind die ersten schon zerstört und durch Thyllen verstopft. Die Randbündel sind undifferenziert. In der oberen Zone sind die Primanen fast alle zerstört, an ihre Stelle treten Thyllen. Das große Spiralgefäß ist fertig, bzw. der „Gang" hat seine spiralförmigen Verdickungsleisten aufgelöst; gegen den Siebteil hin schließt sich ein mittelweites Gefäß und ein Komplex englumiger Folgeelemente an, oder auch nur letzterer. Die Randbündel sind ausgebildet. Im ausgewachsenen Internodium sind die Primanen in allen Zonen zerdehnt. Fast nur das weite Gefäß (bzw. der „Gang") und die Folgeelemente erscheinen intakt.

IV. Liliaceentypus.

Ich habe mir den interkalar wachsenden Blütenschaft von Narzissus poëticus und die Blätter von Narzissus, Hyazinthus orientalis, Leucojum pulchatum, Antholyza aethiopica und Freezia refracta auf diesen Typus hin angesehen.

Betrachtet man einen Gesamtquerschnitt in der oberen und unteren Region eines wachsenden Blattes, so erkennt man, wie zwischen den Bündeln erster Ordnung, die das ganze Blatt durchziehen, in dem oberen Teil eine Reihe kleiner Zwischenbündel eingeschaltet ist. In den Hauptbündeln selbst ergeben sich Unterschiede (Fig. 11 u. 12). In der interkalaren Zone sind mehr oder weniger Primanen differenziert. Die ersteren zwei bis drei sind oft sehr eng, dann folgen Elemente von untereinander wesentlich gleichem Lumen. Die engen Gefäße sind in den ausgewachsenen Teilen nicht mehr zu sehen, auch von den anderen erscheinen die erst ausgebildeten sehr desorganisiert. An ihrer Stelle sieht man oben ein unregelmäßig begrenztes Loch,

darin hin und wieder Ringe und Reste von Spiralen. Thyllen habe ich in keinem Fall beobachtet. Es schien mir vielmehr, als ob der Raum von einer schleimartigen Masse mehr oder weniger erfüllt sei.

Die Zahl der intakten Gefäße ist in der oberen Zone bedeutend vermehrt, sie sind spiralig verdickt; von den eigentlichen Primanen unterscheiden sie sich daher nur durch ihre spätere Differenzierung, derzufolge sie erhalten bleiben. Zum Siebteil hin treten dann wieder englumigere Elemente auf, die an die kleinen Folgegefäße der Scitamineen und Gramineen erinnern. Sie sind vielfach spiralig verdickt, können aber auch getüpfelt sein. An sie setzen sich die Anastomosen an. Die Zwischenbündel niedriger Ordnung bestehen nur aus solch engen Gefäßen; daher ist ihr Xylem auch in der Wachstumszone noch nicht ausgebildet.

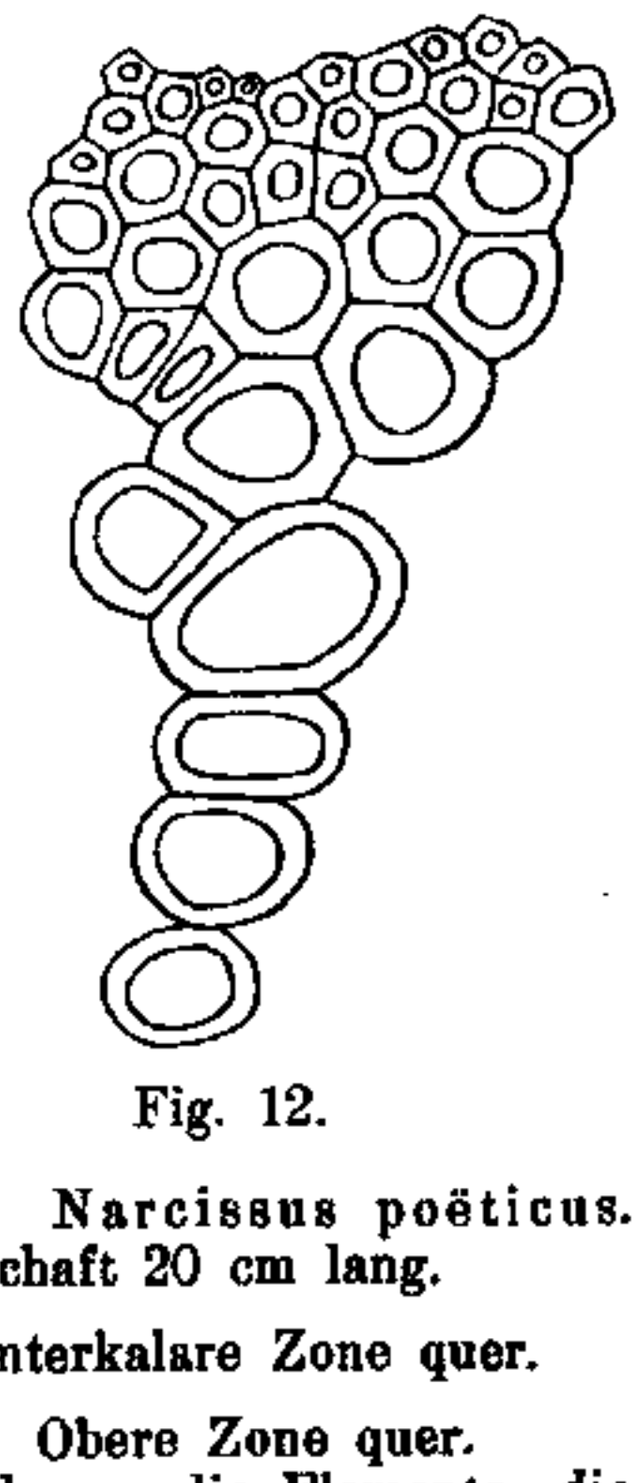


Fig. 11. Fig. 12.

Fig. 11 u. 12. Narcissus poëticus. Blütenschaft 20 cm lang.

Fig. 11. Interkalare Zone quer.

Fig. 12. Obere Zone quer. Gezeichnet sind nur die Elemente, die sich bei einem Aufsteigeversuch mit Trypanblau gefärbt hatten. Die ein bis zwei ersten, ganz engen Primanen waren schon in der interkalaren Zone funktionslos.

Die Ausbildung der Tracheïdenstränge in der Längsrichtung erfolgt teilweise fragmentarisch, d. h. es treten Unterbrechungen im Strang auf. Diese Tatsache ist von Trécul (1881, S. 251 ff.) für verschiedene Monokotylenblätter (Iris, Funkia, Allium, Hemerocallis usw.) festgestellt worden. Nathanson (1898, pag. 671) hat sie beobachtet an Blättern von Freezia refracta, Antholyza aethiopica, Crocus u. a., die er in Chloralhydrat aufhellte, um die Blattnerven zu untersuchen. Ich habe diese und die oben angeführten Objekte vorgenommen.

Von der Vorstellung ausgehend, daß die Tracheïden eines Stranges stets nacheinander, also kontinuierlich fortschreitend ausgebildet werden, so daß eine zusammenhängende Reihe entsteht, kann sich Nathanson das Auftreten der „Lücke“ nur so erklären, „daß einzelne Tracheïden dem Wachstum der umgebenden Gewebe nicht vollständig gefolgt sind und dadurch passiv auseinander gezogen wurden, während ein Teil der benachbarten Zellen an ihnen vorübergleiten mußte“ (pag. 677). Eine eigentliche Lücke habe ich nie gesehen. Die Unterbrechungsstelle wurde stets von einer langgestreckten, unverdickten Zelle eingenommen,

die sich unmittelbar an die fertigen Glieder oben und unten anschloß. Man muß bei den aufgehellten Präparaten manchmal genau zusehen, um die Verbindungszelle zu erkennen. Sie war aber immer vorhanden. An anderen Stellen ist diese Zwischenzelle schon mit zarten Ringverdickungen versehen.

Wenn wirklich eine Lücke durch passive Dehnung der Tracheïden aufträte, so müßte in der betreffenden Region ein intensiveres Wachstum stattgefunden haben, und die anderen Tracheïdenstränge müßten in dieser Höhe des Blattes ebenfalls stärker gedehnt sein als im übrigen Verlauf. Das habe ich an solchen Stellen aber nie beobachten können.

Die longitudinale Entfernung zwischen zwei getrennten Tracheïden ist häufig so groß wie ihre Länge, so daß man den Eindruck hat, hier sei das Zwischenglied einfach nicht ausgebildet, d. h. nicht mit Wandverdickungen versehen worden. Ich habe auch Fälle beobachtet, wo sich in einem Tracheïdenstrang an ein weit differenziertes Glied ein zartwandiges, an dieses ein noch jüngeres, daran wieder eins erster Art ansetzte. Die Ausbildung der seitlichen Anastomosen erfolgt auch sehr oft diskontinuierlich.

Die geschilderten Verhältnisse wurden, wie das auch Nathanson angegeben hat, an solchen Tracheïdensträngen studiert, die nur aus einer Reihe von Gefäßen bestanden.

Eine unterbrochene Ausbildung solcher Stränge ist durchaus nicht auf die vorliegenden Blätter beschränkt. Gibt doch schon Naegeli (1858, pag. 37) an, daß die Anlage der ersten Stränge oft stückweise erfolgt. Trécul (1881, pag. 251) hat außer für Monokotyle auch für verschiedene Dikotyle diskontinuierliche Ausbildung der Gefäßstränge konstatiert. Ich selbst habe die fragliche Erscheinung, wie schon hervorgehoben, bei Cyperus alternifolius und Tradescantia viridis beobachtet.

Nach alledem kann ich die „Lücke“ nur als undifferenziertes Glied eines Tracheïdenzuges ansehen, nicht als eine nachträgliche Bildung, muß also die Nathansonsche Deutung und Annahme eines gleitenden Wachstums ablehnen, wofür die Präparate keinen Anhalt geben.

Zusammenfassend wäre über den vierten Typus zu sagen: Das Xylem der Hauptbündel besteht in der interkalaren Wachstumszone aus wenigen Primanen; der Gefäßteil der Zwischenbündel ist meist noch nicht ausgebildet. In der oberen Zone sind in allen Bündeln weit mehr Gefäße vorhanden als unten. An die Stelle der Primanen ist ein unregelmäßig von Zellen begrenzter Raum getreten, in dem die Reste der Verdickungsleisten liegen (und in dem eine schleimige Masse auftritt?).

Hauptergebnisse des anatomischen Teiles.

1. Es hat sich eine bedeutende Verschiedenheit sowohl hinsichtlich der Zahl als auch der Differenzierung der Wasserbahnen zwischen der interkalaren Wachstumszone der Sproßteile und der fertigen Region herausgestellt bei Typus I, III, IV, indem in der interkalaren Zone nur Primanen vorhanden sind, das typische fertige Bündel aber erst nach vollendetem Wachstum ausgebildet wird.
2. An Stelle der Primanen tritt bei Typus I meistens, bei Typus II stets (soweit untersucht) in den typischen Innenbündeln schon in der interkalaren Wachstumszone ein Gefäßgang auf, für den sich rhexigene Entstehung und eventuell Erweiterung nachweisen läßt.
3. Die von Nathanson behauptete „Einschiebung" von Elementen in den Tracheïdenzug, die er in Zusammenhang mit dem interkalaren Wachstum bringt, läßt sich aus der unterbrochenen Ausbildung der Stränge erklären. Gleitendes Wachstum, das er annimmt, ist also nicht nachweisbar.

Anhang zum anatomischen Teil:

Der Gefäßgang bei Wasserpflanzen.

Bei der großen Wichtigkeit, die der Gefäßgang nach Entstehung und Funktion für unser Problem haben muß, ist es wohl angebracht, auch die bei Wasserpflanzen verbreiteten Gefäßgänge einer kurzen Betrachtung zu unterziehen. Nach Schenck (1886, p. 39—49) gibt es bei submersen Wasserpflanzen Gänge, die

1. nach Entstehung und Aussehen den typischen Monokotylengängen gleichen: Potamogeton;
2. sich durch Resorption transitorischer Ringgefäße bilden: Zanichellia;
3. die durch Resorption von einem, seltener von zwei Ringgefäßen, deren Verdickungen rudimentär bleiben, entstehen: Elodea;
4. der Auflösung von unverdickten Procambiumzellen ihre Entstehung verdanken: Ceratophyllum.

Bei Fall 1 liegt vermutlich auch rhexigene Entstehung vor, 2—4 sind typisch lysigen.

B. Physiologischer Teil.

Im Anschluß an die anatomische Untersuchung muß man sich fragen: Wie steht es mit der Beanspruchung und Leistungsfähigkeit der Leitbündel in den verschiedenen Zonen der Sproßteile? Welchen Weg nimmt der Wasserstrom in der interkalar wachsenden Pflanze? Können die Leitelemente, die im oberen Teil des Internodiums ausgebildet, in der interkalaren Zone aber noch nicht differenziert sind, der Wasserbewegung dienstbar gemacht werden? Wie wird eventuell der Anschluß vermittelt zwischen fertigen und unfertigen Gefäßen? Wie werden die Primanen funktionell ersetzt? Übernimmt etwa der Gefäßgang da, wo er ihre Stelle einnimmt, auch die Fortleitung des Wassers?

Die Annahme einer leitenden Funktion des Gefäßganges drängt sich nach dem anatomischen Befund von selbst auf. Wie sollte wohl z. B. das Wasser die 10 cm lange basale Strecke des Halmes von Cyperus alternifolius passieren, in der kaum eine Primane funktionstüchtig geblieben ist, wohl aber Gefäßgänge vorhanden sind? Und wie ist es mit Pflanzen, denen — wie Tinantia fugax — nur solche Gänge zur Verfügung stehen?

Es ist daher zunächst wichtig, festzustellen, welchen Inhalt diese Gänge führen. Darüber liegen mehrere Angaben vor: für Butomus, Sagittaria, Alisma, Equisetum, Acorus und Heleocharis von Westermaier (1884, pag. 1106 ff.), für Zea Mays und Equisetum von Strasburger (1891, pag. 436/37), von Cormack (1893, pag. 76) für Equisetum und von Gravis (1898, pag. 136) für Tradescantia und Tinantia.

Die Autoren geben übereinstimmend an, daß sie bei reichlicher Bewässerung die Gänge mit Wasser erfüllt fanden; bei stärkerer Transpiration aber traten Luftwasserketten auf, wie es auch in Gefäßen der Fall ist. Ich fand diese Angaben bestätigt für Equisetum littorale, Tradescantia virginica und viridis, Tinantia fugax, Cyperus alternifolius, Arundo Donax, Zea Mays. Ich schnitt mit zwei scharfen Skalpellen — in Ermangelung eines Doppelmessers — z. B. bei Tradescantia ein Stück des Internodiums heraus und machte dicke Quer- und Längsschnitte, die trocken auf den Objektträger gebracht wurden, um zu sehen, wie das Wasser verdunstete. Man kann die Schnitte auch nach dem Vorgang von Gravis (1898) in Olivenöl legen.

Nach dem Inhalt der Gefäßgänge läßt sich also von einem Luftgange schlechthin nicht reden, wie es Lehmann (1906, pag. 21) und Haslinger (1914, pag. 1164) noch tun. Auch die „interzellulare Luftlücke“ in dem Bündel von Bambusa Simonii, das bei Haber-

landt (1918, pag. 328) dargestellt ist, entspricht genau der Stelle des Gefäßganges.

Das Vorhandensein von Wasser beweist aber noch nichts für die Beteiligung an der Wasserleitung. Hier kann nur das Experiment entscheiden. Außer Westermaier haben die oben genannten Forscher für die angegebenen Pflanzen Aufsteigeversuche gemacht, und zwar mit Eosin. Gravis ließ außerdem in angeschnittenen Zweigen von Tradescantia Gelatine und Tusche aufsteigen und fand, daß sie in die Gefäßgänge eindrangen. Letztere Versuche muß man insofern beanstanden, als in dem angeschnittenen Internodium kapillare Wirkungen in Betracht kommen können.

Die Aufsteigeversuche ergaben Färbung der den Gefäßgang umgebenden Zellen, und zwar in allen Internodien. Demzufolge schrieb Strasburger (1891, pag. 576/77) als erster dem Gefäßgang leitende Funktion zu. Im Anschluß an seine Versuche vermutete dann Cormack (1893, pag. 76) bei Equisetum, daß der Tracheïdenpfropf für die Wasserleitung eine wesentliche Rolle spiele; es solle dabei die Zahl der Elemente einen Ausgleich für das Fehlen des offenen Kanals bilden.

Die Versuche von Gravis brachten wenige Jahre später durch die Entdeckung des reduzierten Wasserleitungssystems der Tinantia eine wertvolle Bestätigung der Strasburgerschen Vermutung. Einen Beweis für die Ähnlichkeit der Gänge mit Gefäßen erblickte Gravis auch in der Thyllenbildung, die nach Verwundung bei Tradescantia einsetzt und die von Strasburger für Equisetum (1891, pag. 436) geschildert wurde.

Beide Angaben, die von Strasburger und Gravis, sind offenbar wenig beachtet worden. Haberlandt (1918, pag. 331) führt die Angaben Westermaiers bezüglich des Inhaltes der Gefäßgänge an und fährt fort: „Doch bleibt es unentschieden, ob er (der Gefäßgang) dabei nur als Wasserreservoir fungiert oder auch an der Wasserleitung beteiligt ist.“ — Für Equisetum maximum speziell hatte Miß Sykes (1906) gezeigt, daß wässerige Eosinlösung in den Karinalhöhlen aufsteigt.

Bezüglich der zweiten Art von Gefäßkanälen, die bei Richardia und anderen Aroïdeen vorkommt, erscheint die Annahme einer wasserleitenden Funktion nicht nur berechtigt, da der „Gang“ direkt aus einem Gefäß hervorgegangen ist, ja, noch eine eigene Wand behalten hat, sondern sogar fast ebenso zwingend wie für Tinantia. In den ausgewachsenen Blattstielen stehen den Pflanzen kaum andere Gefäßelemente zur Verfügung. Daß die noch vorhandenen wenigen Primanen

und die engen Folgegefäße allein die große Blattspreite auf solch lange Strecken mit genügend Wasser versehen können, erscheint zum mindesten zweifelhaft. Es muß eine beträchtliche Wassermenge durch den Blattstiel befördert werden. Ist ja für Colocasia allgemein bekannt, welch große Wassermengen sie in kurzer Zeit an ihrer Spitze ausscheiden kann (Haberlandt, 1918, pag. 464). In der Tat sind die Kanäle wenigstens zum Teil stets mit Wasser gefüllt (de Bary, 1877, pag. 341; Dahlitsch, 1886, p. 312). Auch ergibt sich aus der anatomischen Betrachtung ihr unmittelbarer Zusammenhang mit den ausführenden Gefäßen der Blattspitze. Nach der Vorstellung von Dahlitsch (1886, pag. 312) pressen die eng anliegenden Gefäße Wasser in den Kanal, der ihm als vollständig abgeschlossener Behälter erscheint. Das ist unrichtig; denn die Kanäle gehen im fertigen Zustande in die Leitbündel des Rhizoms über. Versuche hat Dahlitsch nicht angestellt. Es ist daher noch zu entscheiden, wie weit die Kanäle mit dem Wassertransport in Beziehung stehen.

Was nun die Funktion der Gefäßgänge bei den Wasserpflanzen angeht, so hat Snell (1908, pag. 213) für Potamogeton, Elodea u. a. durch Aufsteigeversuche mit Ferrozyankaliumlösung ihre Befähigung zur Wasserleitung einwandfrei erwiesen. Auch dieses Resultat ist offenbar nicht weiter bekannt geworden. So sprechen Schenck (1915, pag. 524) und Haberlandt (1918, pag. 302) wohl die Vermutung aus, daß bei submersen Wasserpflanzen die Leitung des Wassers in den Gefäßgängen und spärlich angelegten Gefäßen nicht ganz aufgegeben werde; die Resultate von Snell erwähnen sie aber nicht.

Wie also ersichtlich ist, herrscht über die Bedeutung des Gefäßganges Unsicherheit. Für uns ist die Klärung des Sachverhaltes höchst wichtig, da, wie wir sahen, in der interkalaren Zone außer solchen Gängen oft keine Elemente des Gefäßteiles differenziert sind. Sie wird im Anschluß an unsere obige Fragestellung (zu Eingang des Abschnittes) durch experimentelle Behandlung des Problems anzustreben sein. —

Um den Weg des Wasserstromes in den interkalar wachsenden Sprossen sichtbar zu machen, bediente ich mich der bekannten Methode, Farbstofflösungen in transpirierenden Sprossen aufsteigen zu lassen. Der bisher zu diesem Zweck wohl meist benutzte Farbstoff ist das Eosin. Noch in neuester Zeit haben ihn Gerresheim (1912), Rippel (1913), F. J. Meyer (1915) zum Nachweis von Wasserleitungsbahnen verwandt. Auch ich stellte einige Vorversuche mit Eosin an. Die Lösung dringt aber leicht in das die Leitbündel umgebende Gewebe ein, so daß der Weg des gefärbten Wassers wenig klar zu verfolgen ist. Das

war besonders störend in den noch zu schildernden Übergangszonen zwischen unfertigem und fertigem Zustand der Leitbündel. Außerdem schädigt Eosin die Objekte bei längerer Einwirkung. Darum sah ich mich nach einem anderen Farbstoff um.

Für verschiedene Anilinfarben hat Küster (1912) festgestellt, daß sie keine Vitalfärbung bewirken und daß sich die Färbung beim Aufsteigen der Lösung auf die Gefäßwände beschränkt. Ich versuchte daraufhin folgende Farben in 1 ‰ Lösung: Trypanrot, Wollviolett, Chromechtblau, Oxyaminschwarz und Benzoreinschwarz. Als Objekte nahm ich je einige Exemplare von Cyperus alternifolius, Equisetum hiemale, Tradescantia virginica. Das Ergebnis war in allen Fällen mit Trypanrot ausgezeichnet[1]). Der Farbstoff stieg schnell, ging also durch die Endwände zwischen den Tracheïden und durch den Knoten ohne Schwierigkeit hindurch. Dabei blieb er auf die Leitungsbahnen beschränkt. Die anderen Lösungen waren nur wenig gestiegen. Offenbar hatten sie die Leitungsbahnen verstopft.

Bessere mikroskopische Bilder als das Rot liefert das Trypanblau, das ebenfalls in 1 ‰ Lösung verwendet wurde. In dem hellen Gesichtsfeld heben sich die blauen Konturen gut ab. Der Farbstoff scheint für die Pflanzen unschädlich zu sein. Die Sprosse halten sich darin wie in Wasser. Wegen dieser Harmlosigkeit konnte die Lösung auch für submerse Wasserpflanzen verwandt werden, die ich 2—3 Wochen darin belassen habe. Wie lange sie den Aufenthalt in Trypanblau vertragen können, ohne abzusterben, habe ich nicht festgestellt. Im Trypanblau besitzen wir also einen Farbstoff, der, wie meine Versuche zeigen, alle bisherigen für Aufsteigeversuche verwendeten Farbstofflösungen bei weitem übertrifft.

Die untersuchten Pflanzen wurden unter Wasser abgeschnitten. Soweit es sich um Freilandpflanzen handelte, holte ich mir das Material an warmen Sommertagen nur morgens. Die Schnittfläche wurde vor dem Einsetzen in die Farbflüssigkeit nochmals unter Wasser erneuert.

Wo die interkalare Wachstumszone unmittelbar über dem Rhizom liegt (Cyperus, Blätter von Acorus, Typha usw.), schnitt ich die Sprosse im Rhizom unter Wasser durch. Die Farblösung mußte alsdann erst das übrig gebliebene mindestens 1—2 cm lange Rhizomstück passieren, ehe sie an die interkalare Zone kam. Ähnlich verfuhr ich mit den Zwiebelpflanzen (Hyazinthus). Bei diesen schnitt ich die Wurzeln ab,

1) Trypanrot ist 1904 von Ehrlich hergestellt worden und zeichnet sich nach ihm durch seine geringe Giftigkeit aus. Über die Konstitutionsformel vgl. Ehrlich (Berliner klin. Wochenschr., Bd. XLI, 1904, pag. 329).

entfernte die Zwiebelschalen zum Teil und stellte an dem Zwiebelkuchen eine Schnittfläche her. Bei den übrigen untersuchten Pflanzen berücksichtigte ich nur die Färbung der oberen, intakten Internodien, nicht der angeschnittenen. In diesen sind beim Wasseraufstieg auch kapillare Kräfte wirksam. Das zeigt sich deutlich daran, daß z. B. angeschnittene Raphidenschläuche von Tradescantia viridis oder die Vallekularhöhlen der Equiseten in angeschnittenen Internodien oft dicht mit Farblösung angefüllt waren. Das war aber nie der Fall bei den intakten Internodien.

Aus diesem Grunde führten auch Tuscheversuche nicht zum Ziel. Die Tusche stieg nur bis zum Knoten, aber wiederum auch in Raphidenschläuchen und Interzellularräumen außerhalb der Leitbündel.

In manchen Fällen habe ich die Leitbahnen durch entsprechende Einschnitte unterbrochen, um zu sehen, ob eine seitliche Leitung stattfände.

Die Feststellung der Leitungswege selbst geschah an Querschnitten, die in den verschiedenen Zonen geführt wurden. In Wasser darf man die Schnitte nicht zu lange liegen lassen, da es das Trypanblau sehr gut löst. Charakteristische Präparate habe ich in der Hoyerschen Flüssigkeit für Anilinfarben aufbewahrt. Die Färbung hat sich gut gehalten. Die Schnitte ziehen sich zwar etwas zusammen, lassen aber meist das Hauptsächliche noch gut erkennen. Auch Glyzerin kann man als Einschlußmedium benutzen; doch zieht die Farbe etwas aus.

I. Glumiflorentypus.

Cyperus alternifolius.

Die Pflanzen stammten aus dem Viktoriahaus, wo sie auch während der Versuchsdauer verblieben. Nur in den an Feuchtigkeit reichen Warmhäusern läßt sich nämlich mit Cyperus arbeiten. Die Stengel wurden in der angegebenen Weise abgeschnitten und in die Farblösung gesetzt. In dem Viktoria-Bassin ließ ich mir ein Gestell herrichten, so daß ich die Gläser mit den Sprossen in das Wasser stellen konnte. Die Farblösung nahm ungefähr die Temperatur des Wassers an, so daß die Halme im wesentlichen unter denselben Temperaturbedingungen verblieben. Die Pflanzen transpirieren stark. Das bewies die Schnelligkeit des Aufstieges der Farblösung. Bei den einzelnen Versuchen habe ich nur die Zeit angegeben, während welcher sich die Sprosse in der Lösung befanden. Das Zeitminimum für den Aufstieg habe ich nicht festgestellt, da es mir nicht auf die Schnelligkeit der Bewegung ankam. Die Färbung blieb während kurzer, wie auch während langer Leitungsdauer bei Cyperus ganz auf die Leitungsbahnen beschränkt.

Im folgenden greife ich einige charakteristische Beispiele aus den angestellten Versuchen heraus. Angegeben ist, welche Gefäße gefärbt waren. Ich werde einige Abkürzungen gebrauchen:

I. W. Z. = Interkalare Wachstumszone,
P. = Primanen,
G. G. = Gefäßgang,
V. B. = Verbindungsbrücke,
T. G. = seitliche Tüpfelgefäße.

I. 4. Okt. 1918; kräftiger Stengel, 50 cm hoch, in Trypanblau von 10 h a. m. bis 3 h p. m.
Obere Zone: Alle Bündel beansprucht (G. G. + V. B. + T. G.).
Auch sämtliche Randbündel (V. B. + T. G.).
Vorhanden sind 174 Bündel, davon 120 Randbündel, von denen 87 keinen G. G. aufweisen.
13 cm über dem Rhizom: G. G. + V. B., hie und da ein T. G.
7 „ „ „ „ : Alle G. G. und nur diese.
I. W. Z.: P., bzw. G. G.

II. 5. Okt. 1918. Halm 43 cm hoch, Trypanblau.
16 cm über dem Rhizom und höher: Alle Bündel (G. G. + V. B. + T. G.) beansprucht, auch die Randbündel.
11 „ „ „ Rhizom: G. G. + V. B.
6 „ „ „ „ : G. G.
1 „ „ „ „ : G. G.
I. W. Z.: P., bzw. G. G., der in Entstehung ist.

III. 23. Jan. 1919 12 h m. Halm 50 cm hoch, Warmhaus, in Trypanblau bis zum 24. Jan. 12 h m.
15 cm über dem Rhizom: Alle Bündel (wie oben bei II).
12 „ „ „ „ : G. G. + V. B.
I. W. Z.: P., bzw. G. G. (in Entstehung).
1—2 mm unterhalb der I. W. Z. des Halmes im Rhizom: nur P.
4 „ „ „ „ „ „ : Alle Gefäße der fertigen Rhizombündel.

In den verschiedenen Zonen der Pflanze ergibt sich also bezüglich der Wasserbahnen bei dem interkalar wachsenden Cyperus folgendes Bild: Im Rhizom sind sämtliche Gefäße der Bündel beansprucht. Gemäß der Differenzierung der Bündel sind in der interkalaren Zone des Rhizoms und des Stengels nur die Primanen beansprucht. Daran anschließend besorgt der G. G., an dessen Innenseite (zum Siebteil hin) häufig noch ein bis zwei Primanen erhalten, d. h. noch wenig gedehnt sind, auf eine Strecke von mehreren Zentimetern hin allein die Leitung. Von ihm aus gelangt das Wasser über die nunmehr fertige V. B. in die seitlichen T. G. Es ist zu beachten, daß sich dieser Übergang nur an den Stellen vollzieht, wo die Verbindungselemente unmittelbar an die Tüpfelgefäße angrenzen und nicht durch Parenchymzellen von ihnen getrennt sind. Mit der Ausbildung der V. B. treten auch die Anasto-

mosen in Tätigkeit, die die Hauptbündel mit den Randbündeln verbinden; so daß in dieser Zone die Benutzung der Randbündel beginnt, die ja in der J. W. Z. noch gänzlich undifferenziert waren. Bei manchen Halmen (es sind anscheinend solche, die weniger lang werden), können die T. G. schon nach einer kürzeren Strecke über dem Rhizom beansprucht werden, als es bei den angeführten Beispielen der Fall war; z. B. bei einem Stengel von 27 cm Höhe begann die Färbung der T. G. vereinzelt schon 5,2 cm über dem Rhizom; 7 cm hoch waren alle beansprucht. In einem Stengel von 17 cm Höhe lag die Übergangszone zwischen 8—10 cm über dem Rhizom. Die Tüpfelgefäße treten also erst eine beträchtliche Strecke oberhalb der J. W. Z. in Funktion. Während die J. W. Z. 1—1,5 cm lang ist, beträgt die Länge jener im günstigsten gemessenen Falle 5,2 cm über dem Rhizom.

Alle von mir untersuchten Pflanzen (vgl. anatomischer Teil, pag. 134 u. 139), deren Leitbündel nach dem Glumiflorentyp gebaut sind, zeigen im Hinblick auf das Verhalten des einzelnen Bündels in den verschiedenen Zonen das gleiche Bild wie Cyperus. Zur Erläuterung seien einige Beispiele angeführt. Die Versuche wurden im neuen Versuchshaus des Botanischen Gartens angestellt.

Carex pseudocyperus aus dem botanischen Garten. 14. Mai 1919.

Halm 28 cm lang, 1 Tag in Trypanblau. Gefärbt waren:

4—5 cm über dem Rhizom und höher alle Bündel: G. G. + V. B. + T. G.
3 „ „ „ „ : P. (G. G.) + V. B. (Der G. G. war nicht sehr deutlich ausgebildet.)
I. W. Z.: P.

Bromus spec. Von einem Halm sind drei aufeinander folgende Internodien gemessen. In Trypanblau vom 12.—13. Mai 1919.

Unten. 1. Internodium 11 cm lang. Gefärbt sind:
1 cm über dem Knoten und höher: Alle Bündel.
I. W. Z.: 2—3 P. pro Bündel.
Knoten: Alle Gefäße der Bündel.

Unten. 2. Internodium 9 cm lang. Gefärbt sind:
4 cm über dem Knoten (G. G.) + V. B. + T. G.
3 „ „ „ „ P. (bzw. G. G.) + V. B.
I. W. Z.: 2—3 P. pro Bündel.

Bei Bromus ist der G. G. nur bei den innersten Bündeln deutlich, dann aber auch stets gefärbt.

Oben. 3. Internodium 4 cm lang. Gefärbt sind:
3 cm über dem Knoten: der ganze Gefäßteil der Bündel (inkl. G. G., wenn vorhanden).
I. W. Z.: meist 2 P. pro Bündel.

Als letztes Internodium des Halmes folgte der Infloreszenzstiel, den ich nicht mehr berücksichtigt habe.

Dactylis *glomerata*. Internodium unterhalb des Infloreszenzstieles 14½ cm lang. In Trypanblau vom 12.—13. Mai 1919. Gefärbt sind:

6 cm über dem Knoten: P. (bzw. G. G.) + V. B. + T. G.
5 „ „ „ „ : P. (bzw. G. G.) + V. B.
I. W. Z.: nur P.

Der G. G. ist nur bei den inneren Bündeln deutlich; er ist stets gefärbt.

Arundo Donax. 30. Okt. 1918. In Trypanblau. Die Bündel sind auf dem Querschnitt in vier Kreisen angeordnet.

1. Halm. Ich führe die einzelnen Internodien in ihrer Aufeinanderfolge von oben nach unten an, beginne also mit dem obersten untersuchten Stengelglied.

Oben. Internodienlänge: 6 cm. Im ganzen Internodium nur P. bzw. G. G. gefärbt. Fast nur die Bündel des innersten Kreises benutzt.
Internodienlänge: 11,5 cm. Fast nur die Bündel des innersten Kreises gefärbt. Oben: G. G. + T. G.; I. W. Z.: P. bzw. G. G.

Unten: Internodienlänge: 12 cm, 14 cm, 15 cm, 18 cm usw.: In all diesen sind meist sämtliche Gefäßelemente gefärbt, stets weist der G. G. intensive Färbung auf. Eine I. W. Z. ist nicht mehr vorhanden.

2. Halm: 27. Okt. 1918.

Oben. Internodienlänge: 7 cm: Nur die P. bzw. G. G. der innersten Bündel gefärbt.
Internodienlänge: 12,5 cm: 7 cm über dem Knoten: G. G. + V. B.; T. G. vereinzelt, höher sind auch die T. G. alle gefärbt. I. W. Z.: P. bzw. G. G.

Unten. Internodienlänge: 18 cm: Fast alle Bündel (G. G. + V. B. + T. G.).

Es wäre möglich, daß Arundo Donax im Höhepunkte seiner Vegetationsperiode bezüglich der Ausbildung der Internodien andere Verhältnisse zeigt, daß z. B. mehr Internodien mit interkalaren Wachstumszonen tätig sind, wie das z. B. für Bromus (s. oben) der Fall ist. Das Verhalten der einzelnen Bündel ist genau wie bei Cyperus.

Gymnothrix latifolia. 6. Nov. 1918.

Oben. Internodienlänge: 0,4 cm: Wenige P. von wenigen Bündeln gefärbt.
1,5 cm: Nur der innere Bündelkreis, nur P. bzw. G. G. gefärbt.
Internodienlänge: 6 cm, 14 cm, 18 cm, 23 cm; obere Zone: G. G. + V. B. + T. G. Unten: I. W. Z.: P. bzw. G. G.

Bei den Stengeln von Luzula pilosa und maxima, Juncus conglomeratus, den Blättern von Acorus Calamus und gramineus verfolgt der Wasserstrom denselben Weg wie bei den Glumifloren. Die Beschreibung von Cyperus läßt sich, von Einzelheiten abgesehen, auf den ganzen Glumiflorentypus ausdehnen. Der G. G. hat sich bei allen Fällen auch in den fertigen unverletzten Internodien gefärbt.

II. Commelineentypus.

Tradescantia viridis: 4. Nov. 1918. Orchideenhaus. In Trypanblau. Eine Pflanze; die einzelnen Internodien sind von oben nach unten angeführt:

Internodienlänge	Zahl der gefärbten Gefäßgänge	Zahl der gefärbten Randbündel
Oben 0,5 cm	13	0 (nur P.)
2,5 „	13	1 („ „)
2,5 „	14	4 („ „)
3,8 „	15	10 („ „)
5,5 „	12	8 (P. + T. G.)
6,0 „	16	12 (P. + T. G.)
5,5 „	13	10 (P. + T. G.)
4,5 „	16	12 (P. + T. G.)
4,2 „	14	12 (P. + T. G.)
Unten 4,2 „	16	10 (P. + T. G.)

Für Tradescantia viridis habe ich in derselben Weise noch sechs Stengel untersucht, die zahlenmäßig, was die Beanspruchung der Bündel angeht, mit dem angeführten Beispiel im wesentlichen übereinstimmen. An Tradescantia virginica habe ich keine Zählung veranstaltet, mich aber überzeugt, daß sie sich wie Tradescantia viridis verhält.

Tinantia fugax. Blühendes Exemplar. Gewächshaus. 1 Halm. In Trypanblau.

Internodienlänge	Zahl der gefärbten Gefäßgänge	Zahl der gefärbten Randbündel (Gefäßgänge)
1,7 cm	30	0
1,7 „	44	0
2,8 „	52	3
3,4 „	48	0
3,7 „	44	0
4,1 „	46	0
5,1 „	48	2
5,5 „	44	16
6,1 „	44	20
7,0 „	46	22

Bei der normalen, gut transpirierenden Pflanze sind meist in allen Internodien bis zum Gipfel alle Gefäßgänge mit Farbflüssigkeit erfüllt. Die Benutzung der Randbündel ist nur in ausgewachsenen Internodien möglich, wo diese Elemente den Anschluß nach unten erreicht haben. Seitliche Verbindungen kommen im ganzen Internodium nicht vor.

Ich habe die Versuche noch in verschiedener Weise modifiziert. Darüber sei nur folgendes mitgeteilt. Bringt man in den Internodien eine seitliche Einkerbung an, derart, daß ein Teil der Leitbahnen völlig unterbrochen ist, und läßt

die Stelle ohne Umhüllung, so sieht man auf Querschnitten durch den oberen Teil des Internodiums, wie die nach unten offenen Leitbahnen, so auch die Gefäßgänge, sich allmählich von oben nach unten hin färben. Da nun keinerlei seitliche Verbindung in dem Internodium besteht, so kann die Lösung nur von den Tracheïden des Knotens, also von oben her in die Gefäßgänge hineinfiltriert sein. Auf diese Weise könnten die später ausgebildeten Gefäße, ehe sie den Anschluß nach unten gefunden haben, mit Wasser gefüllt werden und so schon als Reservoir fungieren. Es ist demnach in den Gefäßgängen auch eine Wasserbewegung von oben nach unten möglich.

In den interkalar wachsenden Internodien filtriert das Wasser vom Tracheïdenpfropf des Knotens in den Gefäßgang hinein und steigt in diesem weiter. Bei einer gewissen Internodienlänge stehen zur Leitung noch einige Primanen der Randbündel zur Verfügung. Die Folgegefäße dieser Bündel kommen nur für die Wasserleitung in fertigen Internodien in Betracht; erst durch ihre Verbindung mit dem unteren Knoten werden sie in die Bahn des Wassers eingeschaltet. Somit ergibt sich für diesen Typus in bezug auf die benutzten Wasserbahnen innerhalb eines Internodiums in der wachsenden und in der oberen Zone kein Unterschied. Äußerst charakteristisch und wichtig für diesen Typus sind die weiten Gefäßgänge, die unter Umständen die einzigen Wasserbahnen darstellen.

Equisetum.

Versuche wurden gemacht mit Equisetum hiemale und robustum aus dem Gewächshaus, Equisetum littorale aus einem Gartentümpel, Equisetum arvense aus dem Garten und Equisetum maximum aus dem Melbtal bei Bonn. Letztere drei Arten mußten während des Versuches unter eine Glasglocke gestellt werden, da sie sonst sehr rasch vertrockneten.

In allen Internodien waren wieder sämtliche Gefäßgänge gefärbt, die die Stelle der Primanen einnehmen. Wie bei Tradescantia geht das Wasser von den Tracheïdenknäueln des Knotens unmittelbar in die Gänge hinein. In der interkalaren Zone sind nur die Gänge gefärbt, und zwar ist die Färbung genau auf ihre Kontur beschränkt. Die seitlichen Gefäßgruppen der einzelnen Bündel werden erst dann zur Wasserleitung benutzt, wenn sie den Anschluß an den unteren Knoten gefunden haben. Die bei Equisetum maximum aus ihnen hervorgehenden lateralen Gänge wurden stets zur Wasserleitung benutzt. Die Färbung war scharf auf die Gänge beschränkt. Irgendwelche seitliche Verbindung mit der Karinalhöhle lag nicht vor.

III. Scitamineentypus.

Strelitzia Reginae. Eingetopfte Pflanzen. Im Rhizom 2 cm unter der Blattansatzstelle durchschnitten. In Trypanblau. Blatt 47 cm lang.

Obere Zone: Pro Bündel sind gefärbt: Von den Innenbündeln das große Spiralgefäß; 1—2 Primanen; zum Siebteil hin die Folgegefäße. Außerdem sämtliche Randbündel, die an Zahl den Innenbündeln annähernd gleichkommen.

Untere Zone: 4—5 Primanen pro Bündel gefärbt; das große Gefäß ist noch völlig unfertig, unverdickt, ungefärbt.

Für ein Blatt von Musa ergaben sich ähnliche Verhältnisse.

Canna indica. Pflanze aus dem Gewächshaus. In Trypanblau. 9. Nov. 1918.

Internodienlänge 12,5 cm: Alle Bündel gefärbt; funktionstüchtig sind fast nur die großen Spiralgefäße und wenige englumige Folgegefäße (4—5).

Internodienlänge 5 cm: Gefärbt sind zwei Kreise von Bündeln: die Blattspur des höheren Blattes, wie durch Vergleich mit dem Blattstiel folgt. Jedes Bündel besteht aus 3—4 Primanen.

In derselben Weise verhielten sich noch drei andere Stengel von Canna: Auf ein ausgewachsenes folgte ein im ganzen noch wenig differenziertes Internodium. Die Pflanzen waren wohl, der vorgerückten Jahreszeit wegen, ungeeignet.

Typha latifolia. Aus dem Poppelsdorfer Weiher. In Trypanblau. 12. Mai 1919.

Blatt 70 cm lang.

46 cm über dem Rhizom: Gefärbt in jedem Innenbündel fast nur noch das große Spiralgefäß und die engen Folgeelemente; kaum sind noch irgendwelche Primanen zu sehen. Dazu sämtliche Randbündel gefärbt.

I. W. Z.: Gefärbt sind nur 16 Bündel mit durchschnittlich drei Primanen.

Richardia aethiopica und Alocasia odorata. In allen Blättern, in denen er ausgebildet war, zeigte sich der „Gefäßgang" beansprucht. Er entspricht also nicht nur anatomisch, sondern auch der Funktion nach dem weiten Spiralgefäß der übrigen Scitamineen. In den ausgewachsenen Teilen des Blattstieles sind die „Gefäßgänge" nebst einigen anschließenden engen Folgegefäßen die einzigen tätigen Wasserbahnen der Innenbündel. —

Es fragt sich nun: Wie gelangt der Wasserstrom aus den Primanen in das erst in einer höheren Zone ausgebildete Spiralgefäß?

Da jedes einzelne Gefäß eines Bündels stets an das vorhergebildete unmittelbar angrenzt, so ist in den noch wachsenden Blattstielen bzw. Stengeln eine besondere Verbindungsbrücke zwischen Erstlings- und Folgegefäßen, um die Benutzung der letzteren zur Wasserleitung zu vermitteln (wie bei den Gramineen), nicht erforderlich. Vielmehr läßt sich unschwer vorstellen, daß, so wie die einzelnen Glieder eines sich seitlich von oben nach unten differenzierenden Gefäßzuges fertig werden, das Wasser von den schon funktionstätigen Tracheïden seitlich in diese neu ausgebildeten Elemente, die den Anschluß an das Rhizom noch nicht gefunden haben, hineinfiltriert. Es seien zunächst also 2—3 Tracheïdenstränge fertig, die die Kontinuität der Wasserbahnen im Blatt aufrecht erhalten; in einer Höhe von a cm über dem Rhizom sei ein vierter, b cm höher ein fünfter Strang ausgebildet. In der

oberen Zone des Blattstieles sind alle diese Gefäße funktionsunfähig; nur das Spiralgefäß, das etwa bis c cm (c > b) über dem Rhizom fertig ist, besorgt die Wasserleitung. Es bildet den Abschluß dieser quasi stufenweisen Ersetzung, die sich in der interkalaren Wachstumszone und in der Zone der inneren Differenzierung vollzieht. Da sich die unteren Glieder der Tracheïdenstränge erst später differenzieren, so bleiben sie auch länger funktionstüchtig. Mit dem Auftreten von Thyllen (solche treten auch bei den untersuchten Araceen auf) werden sie aus der Bahn des Wasserstromes ausgeschaltet. Annähernd proportional mit der Dehnung der ersten Primanen geht die allmähliche Ausbildung und Inanspruchnahme der späteren. Wenn die engen Folgeelemente, die dem Spiralgefäß zum Siebteil hin anliegen, in Funktion treten — ein Beweis, daß diese Region völlig ausgewachsen ist —, sind die Primanen zerstört; das Spiralgefäß stellt dann die Hauptwasserbahn vor. Von den Folgeelementen gehen die Anastomosen zu den Randbündeln, so daß sich in dieser ausgewachsenen Zone das Wasser über eine große Fläche verbreiten kann.

IV. Liliaceentypus.

Narzissus poëticus. Blütenschaft. 40 cm hoch. In Trypanblau. 9. April 1919.

Unterhalb der interkalaren Zone des Schaftes, in dem Zwiebelkuchen, besitzt jedes Bündel einen Gefäßkomplex, der in der interkalaren Zone des Blattes auf etwa vier Primanen pro Bündel beschränkt wird. In 10 cm Höhe über der Zwiebel ist das ganze Bündel gefärbt: 7—8 weite Gefäße und ein Komplex von engeren Elementen [1]).

Die hierher gehörenden Blätter von Hyazinthus, Narzissus, Leucojum verhielten sich in bezug auf die Hauptbündel ebenso. Bei Chlorophytum elatum aus dem Gewächshaus stieg der Farbstoff kaum. Die Gefäßbahnen enthielten einen dunkelblauen Niederschlag. Das war des öfteren auch bei den anderen Blättern zu beobachten.

Für diesen Typus wäre festzuhalten: In der interkalaren Zone besorgen nur wenige Primanen pro Bündel die Wasserleitung. In der oberen Zone ist die Zahl der funktionstüchtigen Spiralgefäße doppelt so groß, dazu kommt noch ein ganzer Komplex von engeren Folgeelementen. An diese setzen sich in den Blättern die Anastomosen an, vermittelst derer die Randbündel auch zur Wasserleitung herangezogen werden können. In der oberen Zone sind die ersten Gefäße zerstört und funktionslos. Die Einschaltung der nach

1) Die Randbündel (bei den Blättern die Zwischenbündel niederer Ordnung) sind, entsprechend ihrer späteren Differenzierung, erst in den ausgewachsenen Teilen gefärbt.

unten noch nicht fertigen Tracheïdenzüge innerhalb eines Bündels in den Wasserweg haben wir uns wie bei den Scitamineen durch seitliche Filtration von Tracheïde zu Tracheïde zu denken.

Anhang: Wasserpflanzen.

Für verschiedene Familien hatte sich bei den Aufsteigeversuchen die allgemeine wasserleitende Funktion der Gefäßgänge herausgestellt: Bei Glumifloren, Juncaceen, Araceen, Commelineen, Equiseten. Da war es von großem Interesse, bei einigen Wasserpflanzen zu prüfen — wie es schon Snell (1908) mit positivem Ergebnis getan hat —, ob der Gefäßgang auch bei ihnen eine solche Bedeutung habe. Von meinen Versuchen will ich nur einige charakteristische Beispiele näher anführen:

Elodea densa. Reich beblätterter Sproß, 20 cm lang. 2 Tage (18. bis 20. Dez. 1918) völlig in Trypanblau untergetaucht, dann untersucht.

Die Farblösung ist durch vier Knoten hindurch gestiegen, und zwar in dem zentralen Gefäßgang und in den peripheren (es waren meist sechs). Die unangeschnittenen Internodien waren lang: 6, 7, 7, 8 mm von unten an gerechnet. Im 5. Internodium hörte die Färbung etwa in der mittleren Region auf. Die Gesamtsteighöhe betrug also 3 cm. Das ist gewiß nicht viel; aber man muß bedenken, daß die Pflanzen sich wohl in Winterruhe befanden. Da erscheint die Tatsache, daß die Gefäßgänge und nur diese — die Färbung ist genau lokalisiert — gefärbt sind, doch von Wichtigkeit. Zur Zeit lebhaften Wachstums werden sich gewiß bessere Zahlen ergeben (vgl. auch Snell, 1908).

Sechs andere Sprosse von Elodea verhielten sich ähnlich.

Ranunculus aquatilis. 18. Dez. 1918. Die Pflanzen wurden mit Rhizom und Wurzeln ausgehoben, die Wurzeln wurden abgeschnitten und die Pflanzen so in Trypanblau gebracht, daß ihr oberer Teil in die Luft ragte. 24 Stunden verblieben sie in der Farblösung. In einer Pflanze von 27 cm Höhe und in einer von 20 cm Höhe waren die Gefäßgänge bis oben hin gefärbt.

Ceratophyllum. In Trypanblau untergetaucht. Vom 21. Dez. 1918 bis 5. Jan. 1919.

Sproß 17 cm lang.

1. Internodium (von unten, unverletzt) 9 mm,
2. „ 9 mm,
3. „ 9 mm lang.

In jedem Internodium ist jedesmal der mittlere Gang gefärbt und nur dieser. Auch Ceratophyllum war wohl in Winterruhe. In manchen Sprossen erfolgte auch nach vielen Tagen kein Aufstieg der Lösung.

Bei den Blattstielen von Sagittaria und Aponogeton natans stieg das Wasser in den Gefäßgängen der Blattstiele bis zur Blattspreite. Ebenso erwiesen sich in allen Fällen die Gefäßgänge von Butomus, Alisma plantago, Hydrocharis morsus ranae als leitend.

Die Resultate von Snell sind damit bestätigt. Meine Methode mit Trypanblau ist einfacher als die von Snell, der Ferrocyankaliumlösung benutzte und dann dicke Längsschnitte von den Versuchspflanzen in Eisenchlorid untersuchte.

Ergebnisse des physiologischen Teiles.

Die Aufsteigeversuche erbrachten als Bestätigung der anatomischen Untersuchung, daß in der interkalaren Wachstumszone zunächst nur die Primanen zur Wasserleitung zur Verfügung stehen. Eine Beteiligung lebender Zellen an der Wasserleitung habe ich nie beobachten können. Wo die Primanen noch dünne, unfertig verdickte Wände aufwiesen, war nie Färbung vorhanden. Wenn auch das Trypanblau keine Vitalfärbung bewirkt, so hätten sich vermutlich doch die Zellwände färben müssen, wenn ein Wasserstrom durch die Zellen hindurchgegangen wäre.

Das Protoxylem wird durch das intensive interkalare Wachstum bald zerstört. Der Gefahr, daß dadurch die Kontinuität der Wasserbahnen unterbrochen wird, begegnet die Pflanze in zweifacher Weise:

1. Sie benutzt den Gefäßgang, d. h. den Raum, der von den Primanen eingenommen wird, direkt zur Wasserleitung und stellt später den Anschluß an die fertigen Elemente her (Glumifloren-Commelineentypus).

Bei den untersuchten Pflanzen, in denen ein ausgesprochener Gefäßgang vorkommt (Typus I, II, Wasserpflanzen), hat sich seine wasserleitende Funktion ergeben. Im Zusammenhang mit dem interkalaren Wachstum spielt er eine wichtige Rolle. Seine häufige nachträgliche Erweiterung bewirkt ohne Materialaufwand eine Vergrößerung der wasserleitenden Fläche, was vielleicht einen gewissen Ausgleich für das fehlende sekundäre Dickenwachstum bietet. Die Gefäßgänge sind die einzigen wasserleitenden Bestandteile des Bündels, die eine solche Erweiterung zulassen. Die Tüpfelgefäße ändern, einmal ausgebildet, ihr Lumen nicht mehr.

Bezüglich der Benutzung der fertigen Elemente hat sich ein zweifacher Modus herausgestellt:

A. Die Folgeelemente bedeuten eine beträchtliche Vergrößerung des Querschnittes der Wasserbahnen. Es erfolgt ihre Einbeziehung in den Wasserweg dem Verlauf ihrer Ausbildung entsprechend durch eine Verbindungsbrücke vom Gefäßgang

aus. Erst im ausgewachsenen Internodium werden sie direkt vom Knoten aus mit Wasser versorgt (Typus I).

B. Das Metaxylem besteht nur aus wenigen, im Verhältnis zu den Gefäßgängen wenig weiten Wasserbahnen. Der Anschluß an die Wasserbewegung erfolgt in ihnen erst, wenn die Bahnen ganz ausgebildet sind (Typus II).

2. Die Pflanze bildet sukzessive Ersatzelemente für die zerstörten Primanen aus (Typus III und IV).

Die zerstörten Primanen werden ganz ausgeschaltet, was bei Typus III schon anatomisch aus der Verstopfung mit Thyllen hervorgeht. Sie können nicht nur durch Gefäße, sondern auch durch einen aus einem Gefäß entstandenen Gang funktionell ersetzt werden. Die Einschaltung der Folgeelemente in den Weg des Wasserstromes erklärt sich durch seitliche Filtration des Wassers von einem Gefäßglied zum anderen.

C. Die Leistungsfähigkeit der Wasserbahnen.

1. Berechnung der Leitfläche.

Um die Leistungsfähigkeit der in den interkalaren Wachstumszonen vorhandenen und wirksamen Wasserleitungsbahnen in ihrem Verhältnis zu den Bahnen in den ausgewachsenen Internodienteilen beurteilen zu können, ist eine Messung der jeweilig wirksamen Leitflächen erforderlich. So nenne ich den Gesamtquerschnitt der Wasserfäden, die sich in den verschiedenen Zonen der Internodien bewegen.

Zur Bestimmung der Leitfläche zeichnete ich mit dem Zeichenapparat bei starker Vergrößerung die innere Kontur der Primanen in der interkalaren Zone, soweit sie sich mit Trypanblau gefärbt hatten, bei derselben Vergrößerung auch die Gefäßlumina des fertigen Bündels möglichst genau auf. Ich zeichnete in jeder Zone 5—10 Bündel und nahm den Durchschnittswert der Wägung zum Vergleich. Mit einer scharfen gebogenen Schere wurden die gezeichneten Flächen ausgeschnitten und gewogen. Zu einer vergleichenden Messung wurde tunlichst derselbe Bogen Papier verwandt. Die Resultate der Wägungen sind direkt proportional den Flächen. Ihr Verhältnis gibt daher auch das der Leitfläche an, worauf es uns hier allein ankommt.

Die Methode ist bei der Zeichnung der Umrisse, dem Ausschneiden und der möglichen Verschiedenheit des Papierbogens mit verschiedenen Fehlerquellen behaftet. Ich habe mich bemüht, durch scharfe Einstellung

des Mikroskops, Zeichnen mit spitzem Bleistift und vorsichtiges Ausschneiden eine möglichst große Genauigkeit zu erreichen.

Die angeführten Zahlen stellen die Grammgewichte der ausgeschnittenen Papierflächen dar und zwar den durchschnittlichen Wert für die gezeichnete Fläche eines Bündels. Ich habe die Grammbezeichnung der Einfachheit wegen weggelassen, da ich aus den Zahlen sofort das Verhältnis bestimmte.

Ich erhielt folgende Werte[1]):

I. Cyperus alternifolius. Halm 27 cm hoch. 12. Okt. 1918. Leitbahnen mit Trypanblau gefärbt. Berücksichtigt wurden nur die typischen Innenbündel und von diesen in der oberen Zone nur der Gefäßgang und die Tüpfelgefäße. Die Verbindungsbrücke blieb wegen des engen Lumens ihrer Elemente unberücksichtigt.

II. Cyperus alternifolius: Halm 43 cm hoch. In Trypanblau. 5. Okt. 1918. Gewächshaus.

III. Cyperus Papyrus. Halm 65 cm hoch. In Trypanblau. 8. Okt. 1918. Warmhaus.

IV. Cyperus Papyrus. Halm 180 cm hoch. Alkoholmaterial.

V. Arundo Donax. Internodium 14 cm lang. 25. Okt. 1918. Trypanblau.

VI. Gymnothrix latifolia. Internodium 19 cm lang. 12. Okt. 1918. Trypanrot. Pflanzen-Versuchshaus.

VII. Acorus gramineus. Blatt 10 cm lang. 4. Dez. 1918. Warmhaus. Trypanblau.

VIII. Strelitzia Reginae. Blatt 14 cm lang. 27. Nov. 1918. In Trypanblau. Kakteenhaus.

	I	II	III	IV
I. W. Z. (1 Bündel)	0,01496	0,03431	0,02349	0,0487
Obere Zone: G. G.	0,01749	0,05460	0,03500	0,0561
2 T. G.	0,03948	0,08653	0,1606	0,2505
G. G. + 2 T. G.	0,05697	0,14113	0,1956	0,3066
Obere Zone	4	4,1	8,3	6,3
I. W. Z.	1	1	1	1

	V	VI	VII	VIII
I. W. Z. (1 Bündel)	0,1134	0,10502	0,0050	0,060
Obere Zone: G. G.	0,1070			
2 T. G.	0,3460			
G. G. + 2 T. G.	0,4530	0,30725	0,0290	0,556
Obere Zone	4	3	6	9
I. W. Z.	1	1	1	1

1) Vgl. jedesmal die Zahlen in den entsprechend numerierten Rubriken der Tabelle zu den angeführten Beispielen I—VIII.

Hyazinthus orientalis. Blätter in Trypanblau. 5. Dez. 1918. Bestimmt wurde das Verhältnis der Gesamtflächen der Hauptbündel, die in beiden Zonen ausgebildet waren.

Blattlänge	15 cm	14,7 cm	8,5 cm	13 cm
Bündel in der I. W. Z.	0,0190	0,0145	0,0060	0,0164
Bündel in der oberen Zone	0,0466	0,043	0,020	0,0398
Obere Zone	3	3	3,3	2,42
I. W. Z.	1	1	1	1

Die Vergrößerung der Leitfläche kann also in den ausgewachsenen Stengelteilen gegenüber der interkalaren Wachstumszone in extremen Fällen das 8—9fache betragen, wobei zu bedenken ist, daß in den ausgewachsenen Stengelteilen die Verbindungsbrücken und alle sonst vorhandenen engen Gefäße nicht berücksichtigt worden sind, so daß das Mißverhältnis in Wahrheit noch viel größer sein dürfte. Somit scheint also erwiesen, daß die interkalaren Wachstumszonen, sofern die Berechnung der Leitflächen ein sicheres Urteil zuläßt, in Bezug auf die Wasserbewegung sehr viel weniger leistungsfähig sind, als die ausgewachsenen Teile der Internodien.

2. Berechnung der beförderten Wassermengen nach dem Gesetz von Poiseuille.

Um ein Urteil über das Verhältnis der in der interkalaren Zone und in den oberen Teilen bewegten Wassermenge zu gewinnen, ist es freilich nicht nur erforderlich, die Gesamtgröße der zur Verfügung stehenden Leitfläche zu kennen, sondern es ist auch noch nötig, die Querschnitte der einzelnen Flüssigkeitsfäden zu berücksichtigen, aus denen sich die Leitflächen zusammensetzen. Nach Poiseuille ist ja das in der Zeiteinheit pro Längeneinheit durch eine Kapillare strömende Flüssigkeitsvolumen: $Q = \frac{\pi r^4 (p - p_0)}{8 \varrho}$, wo r den Radius der Röhre, ϱ den Reibungskoëffizienten, p den am Anfange, p_0 den am Ende der Röhre herrschenden hydrostatischen Druck bezeichnet.

Wir haben es bei den Wasserbahnen der Pflanzen mit Kapillaren zu tun, können also das Poiseuillesche Gesetz auf sie anwenden, allerdings nur mit Vorsicht und mit Einschränkung. Die Formel bezieht sich nämlich nur auf starre wagerechte Röhren; die Hauptwasserbahnen der Pflanzen verlaufen aber natürlich in vertikaler Richtung. Daß die Formel für elastische Röhren nicht ohne weiteres gilt, beweisen

Versuche über die Bewegung des Blutstromes, die ergaben (Tigerstedt 1914, pag. 1030), daß die Strömung in den Arterien nicht so einfacher Natur ist, wie nach dem Poiseuilleschen Gesetz zu erwarten war. Die Elastizität der Wand bedeutet besonders bei den Primanen, deren Wände so lange dehnungsfähig sind und gedehnt werden, einen komplizierenden Faktor. Auch der Gefäßgang besitzt in seinem ganzen Verlaufe keine starre Wand. Dazu befinden sich in ihm noch Reste der Primanenverdickungen; in den Gefäßen kommen die Verdickungsleisten der Wände in Betracht. Durch all das wird natürlich der Reibungswiderstand der Wände ganz bedeutend gegenüber Glaskapillaren bestimmter Weite vergrößert, wofür zunächst das Poiseuillesche Gesetz allein bewiesen ist. Die mit Hilfe dieser Formel zu ermittelnden Zahlen werden daher nur mit Vorbehalt als annäherungsweise gültig angesehen werden dürfen.

Es kommt, wie bei Berechnung der Gesamtleitfläche, wieder nur auf das Verhältnis der beförderten Wassermengen an. Bei den nachfolgenden Bestimmungen habe ich mich auf die Glumifloren beschränkt. Von 5–10 Bündeln der interkalaren Zone bestimme ich den durchschnittlichen Wert „r_p“ für den Radius der Primanen, in dem ich mit dem Okularmikrometer ihre beiden Hauptdurchmesser (die Primanen sind vielfach elliptisch) ermittle und die halbe Summe der so gefundenen Werte durch die Anzahl der Primanen dividiere. Ich habe nur die lichte innere Weite der Ringe gemessen. Ferner stelle ich fest, wie viel Primanen ein Bündel in der interkalaren Zone durchschnittlich aufweist. „r_g“ ist der Radius des eventuell schon vorhandenen Gefäßganges. In derselben Weise bestimme ich den Wert „r_{p_0}“ für den Radius der etwa noch erhaltenen Primanen in der oberen Zone; ferner den Wert „r_t“ für den Radius der Tüpfelgefäße und für den des Gefäßganges „r_{g_0}“. Die Gefäße der Verbindungsbrücke habe ich wegen ihres engen Lumens wieder nicht berücksichtigt.

Für die in der Zeiteinheit pro Längeneinheit beförderte Flüssigkeitsmenge Q_i, die durch das Bündel der interkalaren Zone befördert wird, gilt:

$$Q_i = \frac{\pi \Sigma r_p^4 (p - p_0)}{8 \varrho} \quad \text{bzw.} \quad \frac{\pi (\Sigma r_p^4 + r_g^4)(p - p_0)}{8 \varrho}.$$

Für die obere Zone, in der pro Bündel zwei Tüpfelgefäße mit dem Gefäßgang und eventuell noch Primanen vorhanden sind, ergibt sich:

$$Q_0 = \frac{\pi (2 r_t^4 + r_{g0}^4 + \Sigma r_{p0}^4)(p - p_0)}{8 \varrho}.$$

Für das Verhältnis beider Größen folgt, gleichen Druck vorausgesetzt:

$$\frac{Q_o}{Q_i} = \frac{2\,r_t^4 + r_{g0}^4 + \Sigma r_{p0}^4}{\Sigma r_p^4 + r_g^4}.$$

Wenn sich auch der Druck in einer Röhre bei veränderter Weite derselben nicht gleich bleibt (Riecke I, 1912, pag. 204), so wollen wir doch, um zu berechenbaren Werten zu gelangen, die vereinfachende Annahme machen, daß innerhalb eines Internodiums keine wesentlichen Druckdifferenzen herrschen.

Man kann bei der obigen Berechnung auch so vorgehen, daß man für eine Reihe von Einzelbündeln bestimmt, wieviel Wasser sie befördern können, indem man nicht die Durchschnittswerte für die einzelnen Elemente bestimmt, sondern die jedesmal gemessenen Größen sofort einsetzt und dann die von den Bündeln beförderte Gesamtflüssigkeitsmenge vergleicht. Die Formel würde alsdann lauten:

$$\frac{Q_o}{Q_i} = \frac{\Sigma(r_{t1}^4 + r_{t2}^4 + r_{go}^4 + r_{po1}^4 + r_{po2}^4 + \ldots)}{\Sigma(r_{p1}^4 + r_{p2}^4 + \ldots\ldots\ldots + r_g^4)}.$$

Selbstverständlich nimmt man oben und unten dieselbe Zahl von Bündeln und sucht möglichst solche aus, die sich in den verschiedenen Zonen entsprechen. Das ist bei dem geradlinigen Längsverlauf der Gramineenbündel nicht so schwierig. Ich habe durchweg die erste Art der Berechnung angewandt, weil die zweite sehr zeitraubend ist. (Ein Beispiel von Zea Mays habe ich nach beiden Arten durchgerechnet und dabei keine wesentlich verschiedenen Resultate erhalten.)

Bemerkungen zu den Tabellen.

Von den Gramineen: Panicum bulbosum, Setaria viridis, Sorghum halepense, Phalaris arundinacea, Lolium temulentum, Avena brevis, Elymus hirsutiglumis, Leersia oryzoides habe ich in je einigen Halmen durch mehrere Internodien hindurch bis oben hin das Trypanblau aufsteigen lassen und Querschnitte durch die verschiedenen Zonen der Internodien studiert. Bei Phalaris arundinacea, Sorghum halepense, Avena brevis und Lolium temulentum besaßen bei den betreffenden Beispielen nur der Infloreszenzstiel und das darunter befindliche Internodium eine interkalare Wachstumszone (die Länge der fertigen Internodien ist nicht immer angegeben). Bei Leersia oryzoides und Elymus hirsutiglumis sind außer dem Infloreszenzstiel, der nicht berücksichtigt wurde, stets zwei bis drei noch interkalar wachsende Internodien vorhanden. Als Hauptkriterium für die Feststellung der interkalaren Zone diente der Entwicklungszustand der Tüpfelgefäße. Wo sie (von im Ganzen embryonalen Internodien abgesehen) noch embryonal erscheinen und nicht beansprucht sind, liegt eine „interkalare Zone“ vor.

(Fortsetzung der „Bemerkungen zu den Tabellen“ siehe pag. 180.)

1. *Panicum bulbosum.*

Pflanzenversuchshaus. In Trypanblau.
4.—5. August 1919.

Halm	Länge der Internodien	r_t	r_{go}	r_{po}	Σr_{po}	Fertige Zone über d. u. Kn.[1])	r_g	r_p	Σr_p	$Q_o : Q_i$	Abgerundet: $Q_o : Q_i$
I.	35 cm I. W. Z.[2]) (= Infloreszenzstiel)	6,55	9,91	—	—	11 cm	—	4,346	2	18,6	19
	16 cm I. W. Z.	7,875	9,05	—	—	9 „	—	4,65	3	10,27	10
II.	38 cm I. W. Z. (= Infloreszenzstiel)	6,775	8,25	2,87	1		5,95	4,51	1	5,35	5
	15 cm	7,025	11,31	—	—		—	5,23	3	9,45	9½
III.	25 cm I. W. Z. (= Infloreszenzstiel)	7,35	9,75	—	—		6,40	5,05	1	6,4	6
	12 cm I. W. Z.	7,75	9,40	4,25	1		6,50	4,165	2	6,43	6½
IV.	14,5 cm I. W. Z.	7,425	7,75	4,37	1		5,96	5,35	1	4,83	5
V.	29 cm I. W. Z. (= Infloreszenzstiel)	6,60	9,58	—	—		—	4,87	3	7,236	7

1) 2) S. „Bemerkungen zu den Tabellen“ pag. 170 u. 180.

2. Setaria viridis.

Pflanzenversuchshaus. In Trypanblau.
16.—17. Juli 1919.

Halm	Länge der Internodien	r_t	r_{go}	r_{po}	Σr_{po}	Fertige Zone ü. d. u. Kn.	r_g	r_p	Σr_p	$Q_o : Q_i$	Abgerundet: $Q_o : Q_i$
I.	Infloreszenzstiel	—	—	—	—		—	—	—	—	—
	8 cm I. W. Z.	5,8	6,40	3,91	1		6,0	4,3	1	2,55	$2^1/_2$
	10 cm I. W. Z.	6,02	10,25	—	—		5,0	4,29	2	10,49	$10^1/_2$
	4 cm fertig [1])	—	—	—	—		—	—	—	—	—
II.	Infloreszenzstiel	—	—	—	—		—	—	—	—	—
	3 cm I. W. Z.	6,125	5,95	3,05	1	1,3 cm	3,54	4,187	2	5,38	5
	4,5 cm I. W. Z.	6,6	7,65	3,83	1	1,5 cm	6,00	3,83	3	3,82	4
	5 cm I. W. Z.	7,11	7,20	4,65	1	1,5 cm	5,68	4,55	2	4,35	4
III.	0,8 cm embr. [2])	—	—	—	—		—	—	—	—	—
	2,7 cm I. W. Z.	7,20	7,10	3,06	1	1,1 cm	—	3,70	3	14,24	14
	3 cm fertig	—	—	—	—		—	—	—	—	—
IV.	1 cm embr.	—	—	—	—		—	—	—	—	—
	3,2 cm I. W. Z.	7,125	6,75	2,69	1	1 cm	—	3,617	3	14,19	14
	3 cm fertig	—	—	—	—		—	—	—	—	—

1) 2) S. „Bemerkungen zu den Tabellen“ pag. 170 u. 180.

3. Sorghum halepense.

Pflanzenversuchshaus. In Trypanblau.

12.—13. August 1919.

Halm	Länge der Internodien	r_t	r_{go}	r_{po}	Σr_{po}	Fertige Zone ü. d. u. Kn.	r_g	r_p	Σr_p	$Q_o : Q_i$	Abgerundet: $Q_o : Q_i$
I.	23 cm I. W. Z. (bis Beginn der Infloreszenz)	7,3	9,55	4,08	1	12 cm	6,916	4,96	1	4,93	5
	25 cm I. W. Z.	10,15	14,208	—	—	5 cm	10,70	5,625	1	4,38	4
	14,5 cm fertig	—	—	—	—		—	—	—	—	—
II.	21 cm I. W. Z. (bis Beginn der Infloreszenz)	6,35	11,80	—	—		6,625	4,66	1	9,43	$9^1/_2$
	$19^1/_2$ cm I. W. Z.	8,65	17,20	—	—		7,66	4,59	1	25,40	$25^1/_2$
	$15^1/_2$ cm fertig	—	—	—	—		—	—	—	—	—
III.	14 cm I. W. Z. (bis Beginn der Infloreszenz)	—	—	—	—		—	—	—	—	—
	18 cm I. W. Z.	9,00	14,75	—	—		7,33	5,25	1	16,58	$16^1/_2$
	18 cm fertig	—	—	—	—		—	—	—	—	—

4. Phalaris arundinacea.

Pflanzenversuchshaus. In Trypanblau.

16.—17. Juli 1919.

Halm	Länge der Internodien	r_t	r_{go}	r_{po}	Σr_{po}	Fertige Zone ü. d. u. Kn.	r_g	r_p	Σr_p	$Q_o : Q_t$	Abgerundet: $Q_o : Q_t$
I.	Infloreszenzstiel	—	—	—	—		—	—	—	—	—
	8 cm I. W. Z.	7,145	8,85	4,25	1	6 cm	—	5,21	2	7,92	8
	11,5 cm I. W. Z.	8,875	7,81	4,58	1	$1^1/_2$ cm	5,85	5,30	2	6,03	6
	6 cm fertig	—	—	—	—		—	—	—	—	—
II.	9 cm-Infloreszenzstiel	—	—	—	—		—	—	—	—	—
	5 cm I. W. Z.	7,50	8,87	4,05	1	$2^1/_2$ cm	4,75	5,03	2	7,14	7
	8 cm I. W. Z.	9,00	10,45	3,94	1	1 cm	9,46	4,41	1	3,01	3

5. Lolium temulentum.

5.—6. Aug. 1919.

I.	Infloreszenzstiel	—	—	—	—		—	—	—	—	—
	12 cm I. W. Z.	8,175	4,90	5,45	1		—	4,01	4	10,0	10
	12 cm fertig	—	—	—	—		—	—	—	—	—
II.	Infloreszenzstiel	—	—	—	—		—	—	—	—	—
	$10^1/_2$ cm I. W. Z.	7,8	4,60	4,90	1		—	3,83	4	9,8	10
	$12^1/_2$ cm fertig	—	—	—	—		—	—	—	—	—

6. Avena brevis.

Pflanzenversuchshaus. In Trypanblau.
4.—5. August 1919.

Halm	Länge der Internodien	r_t	r_{go}	r_{po}	Σr_{po}	Fertige Zone fi. d. u. Kn.	r_g	r_p	Σr_p	$Q_o : Q_i$	Abgerundet: $Q_o : Q_i$
I.	27 cm I. W. Z. (= Infl.-Stiel)	5,41	5,16	3,58	1	5 cm	—	3,5	2	8,62	$9^1/_2$
	23 cm I. W. Z.	7,00	4,15	4,31	2	1 cm	—	3,80	4	6,94	7
II.	19 cm I. W. Z. (= Infl.-Stiel)	6,575	—	wie unten[1])			—	2,81	4	15,95	16
	12 cm I. W. Z.	8,10	—	" "			—	3,96	3	12,7	$12^1/_2$
	13 cm fertig	—	—	— —			—	—	—	—	—
	usw.										
III.	20 cm I. W. Z. (= Infl.-Stiel)	5,25	3,40	3,55	1		—	2,25	3	23,83	$23^4/_5$
	21 cm I. W. Z.	6,45	5,35	5,60	1		—	3,839	3	8,08	8
	$15^1/_2$ cm fertig	—	—	—	—		—	—	—	—	—
IV.	21 cm (= Infl.-Stiel)	4,575	3,15	3,375	1		—	2,93	2	7,510	$7^1/_2$
	19,5 cm I. W. Z.	5,775	4,50	4,50	1	$2^1/_2$ cm	—	3,558	3	6,34	$6^1/_6$
	14 cm fertig	—	—	—	—		—	—	—	—	—
V.	22 cm (= Infl.-Stiel)	5,2	—	wie unten			—	2,90	2	11,36	$11^1/_2$
	21 cm I. W. Z.	6,375	4,35	4,10	1	$1^1/_2$ cm	—	3,25	4	8,84	$8^4/_5$
	14 cm fertig	—	—	—	—		—	—	—	—	—

1) S. „Bemerkungen zu den Tabellen“ pag. 170 u. 180.

7. Elymus hirsutiglumis.

Pflanzenversuchshaus. In Trypanblau.

14.—15. Juli 1919.

Halm	Länge der Internodien	r_t	r_{go}	r_{po}	Σr_{po}	r_g	r_p	Σr_p	$Q_o : Q_i$	Abgerundet: $Q_o : Q_i$
I.	5,2 cm } I. W. Z.	5,5	3,00	3,06	2	—	2,406	3	20,86	$20^4/_5$
	7,5 cm } I. W. Z.	5,35	3,25	2,916	2	—	2,65	5	7,69	$7^2/_5$
	5,2 cm fertig	—	—	—	—	—	—	—	—	—
II.	4,5 cm } I. W. Z.	5,875	—	3,26	3	—	3,26	3	8,05	8
	5,5 cm } I. W. Z.	5,88	—	wie unten		—	3,57	3	5,90	6
	9,0 cm } I. W. Z.	5,65	—	—	—	—	3,95	3	3,79	$3^4/_5$
	11 cm fertig usw.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
III.	5 cm } I. W. Z.	6,00	—	wie unten		—	3,171	3	9,55	$9^1/_2$
	7 cm } I. W. Z.	5,675	—			—	3,66	3	4,85	$4^4/_5$
IV.	4 cm } J. W. Z.	6,46	3,58	3,41	2	—	2,66	4	19,58	$19^1/_2$
	6 cm } J. W. Z.	6,20	—	3,191	3	—	2,804	3	17,65	$17^2/_3$
	10 cm } J. W. Z.	6,325	—	wie unten		—	3,412	4	6,90	7
	11 cm } fertig	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	12 cm } fertig									
V.	3 cm } I. W. Z.	5,5	—	wie unten		—	3,577	3	4,72	$4^3/_5$
	6,5 cm } I. W. Z.	5,90	—	—	—	—	3,38	3	7,20	$7^1/_5$
	4 cm } fertig	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	11 cm } fertig									

8. Leersia oryzoides.

Pflanzenversuchshaus. In Trypanblau.

8.—10. Juli 1919.

Halm	Länge der Internodien	r_t	r_{go}	r_{po}	Σr_{po}	r_g	r_p	Σr_p	$Q_o : Q_i$	Abgerundet: $Q_o : Q_i$
I.	0,7 cm embr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1,5 cm } I. W. Z.	6,104	—	wie unten		—	2,23	2	57,5	$57^1/_2$
	3,7 cm } I. W. Z.	5,875	—	„ „		—	1,90	4	46,8	$46^4/_5$
	4,0 cm } I. W. Z.	6,11	—	„ „		2,70	2,58	2	20,6	$20^1/_2$
	4,5 cm } fertig	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	5,0 cm } fertig									
II.	1,7 cm } I. W. Z.	6,375	—	wie unten		—	2,33	3	18,76	$18^3/_4$
	3,8 cm } I. W. Z.	5,875	—	„ „		—	2,72	3	15,4	$15^1/_2$
	5,6 cm usw. fertig	—	—	—	—	—	—	—	—	—
III.	0,8 cm embr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1,3 cm } I. W. Z.	6,5	—	—	—	—	2,55	2	43,5	$43^1/_2$
	2,9 cm } I. W. Z.	6,531	—	wie unten		—	2,70	3	23,8	$23^4/_5$
	4,3 cm } I. W. Z.	6,607	—	„ „		4,195	3,2	1	9,3	$9^1/_3$
	5,7 cm } fertig	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	4,3 cm } fertig									
IV.	1 cm } I. W. Z.	5,597	—	wie unten		—	2,484	2	26,82	$26^4/_5$
	3,5 cm } I. W. Z.	5,125	5,08	„ „		—	2,55	3	16,23	$16^1/_4$

9. Calamagrostis lanceolata.

Pflanzenversuchshaus. In Trypanblau.

11.—12. Mai 1919.

Halm	Länge der Internodien	r_t	r_{go}	r_{po}	Σr_{po}		r_g	r_p	Σr_p	$Q_o : Q_i$	Abgerundet: $Q_o : Q_i$
	Infloreszenzstiel 4 cm I. W. Z. usw. fertig	5,2	3,40	2,85	1		—	2,46	3	15,24	15¼

Mühlenbergia glomerata.

7.—8. Mai 1919.

	14 cm I. W. Z.	4,675	—	wie unten			—	2,93	2	7,5	7½

Dactylis glomerata.

12.—13. Mai 1919.

	4½ cm I. W. Z.	6,2	—	wie unten			—	3,5	3	10	10

Secale cereale.

20.—21. Mai 1919.

I.	13 cm	9,2	—	wie unten			—	4,45	3	13	13
II.	26 cm	9,07	—	„ „			—	5,7	4	4	4

Zea Mays.

I.	14 cm	15,3	11,0	—	—		—	5,73	6	19,21	19
II.	11 cm	16,8	8,57	—	—		—	7,1	4	13,8	14

10. Cyperus alternifolius.

Viktoriahaus. In Trypanblau.
12.—13. Juni 1919.

Halm	Länge des Halmes	r_t	r_{go}	r_{po}	Σr_{po}	Fertige Zone ü. d. Rhizom	r_g	r_p	Σr_p	$Q_o : Q_i$	Abgerundet: $Q_o : Q_i$
I.	13 cm	8,82	4,33	3,50	2	9 cm	—	2,9	4	45	45
II.	53 cm	9,2	8,063	4,35	1	11 cm	6,07	4,33	2	9,32	$9^1/_3$
III.	67 cm	8,8	10,9	—	—		5,20	3,5	2	25,3	$25^1/_3$
IV.	77 cm	7,85	5,833	2,9	1		7,325	3,875	1	2,84	$2^4/_5$
V.	82 cm	8,25	10,3	3,5	1		6,3	4,0	2	9,90	10
VI.	93 cm	9,11	19,9	—	—		—	2,7	8	50,00	50

Carex Grayi.

Versuchshaus.
13.—14. Juni 1919.

	Internodium 10 cm lang	3,80	6,14	—	—		—	1,91	5	27,85	28

Wo mehrere Kreise von Leitbündeln vorhanden sind (z. B. bei Leersia oryzoides 3—4), habe ich nur die Gefäßelemente des innersten Kreises bei der Berechnung berücksichtigt. Bestimmt wurde in allen Fällen nur der Radius der gefärbten Elemente; die Zahlen sind alle durch Messen bei derselben Vergrößerung gewonnen (Obj. 7, Ok. 3). Sie sind ausgedrückt in Okularteilstrichen.

Von Cyperus alternifolius sind sechs interkalar wachsende Halme in derselben Weise gemessen worden.

In den Tabellen bedeutet:

embryonal: Im ganzen Internodium sind von Gefäßelementen nur Primanen differenziert.

I. W Z.: Das Internodium hat eine interkalare Wachstumszone.

Fertig: Das Internodium wächst nicht mehr interkalar.

„Wie unten" in den Rubriken „r_{po}" und „Σr_{po}" soll heißen: Die Werte von „r_p" und „Σr_p" aus der interkalaren Zone gelten in gleicher Weise auch für die obere Zone, da in den betreffenden Internodien kaum ein Unterschied in Zahl und Größe der Primanen bei den verschiedenen Zonen zu konstatieren ist.

Fertige Zone ü. d. u. Kn.: In n cm Höhe über dem unteren Knoten des betreffenden Internodiums ist das Metaxylem aller Leitbündel gefärbt. Auf die Strecken von n cm hin funktionieren also nur die Primanen, bzw. der Gefäßgang.

Folgerungen.

Wenn man die beförderten Wassermengen nach dem Gesetz von Poiseuille berechnet, so ist das Mißverhältnis zwischen Leistungsfähigkeit der Wasserbahnen in der interkalaren Zone und in den oberen Teilen des Internodiums also noch erheblich größer, als es nach der Gesamtgröße der Leitflächen bereits erscheint. Das ließ sich erwarten; denn die erst in der fertigen Zone in Funktion tretenden Tüpfelgefäße sind weiter als die Wasserbahnen der interkalaren Zone, und die durchströmende Flüssigkeitsmenge ist nach Poiseuille von der vierten Potenz des Röhrenradius abhängig, nimmt also schon bei geringer Erweiterung des Lumens um ein Bedeutendes zu. In Wirklichkeit dürfte das Mißverhältnis aber noch viel größer sein, da in der ausgewachsenen Zone die engen Gefäße der Verbindungsbrücke ja garnicht mit berücksichtigt worden sind, worauf schon oben hingewiesen wurde.

Die Mißverhältnisse sind nicht nur bei den verschiedenen daraufhin untersuchten Arten, sondern auch bei den einzelnen Individuen innerhalb dieser sehr verschieden. Meist ist aber wohl zu erkennen, daß sie in den jüngeren Internodien größer sind, als in den älteren. Die Zahlen schwanken bei den Gramineen mit ausgeprägtem Gefäßgang zwischen 2 bis 25 (Sorghum, Panicum, Setaria, Phalaris, Lolium). bei denen mit weniger deutlichem Gefäßgang (Elymus, Avena, Leersia) zwischen 3 und

57. Soviel mehr Wasser kann also in den ausgewachsenen Internodienteilen als in den interkalaren Wachstumszonen befördert werden. Wo in der interkalaren Zone nur die Primanen tätig sind, ist natürlich die Ausflußmenge Q_i bedeutend geringer als in den Fällen, bei denen schon in der interkalaren Zone ein Gefäßgang von größerer Leitfläche auftritt, als die Summe der Primanenlumina ergibt. Damit wird natürlich das Verhältnis $Q_o : Q_i$ größer. Den Hauptanteil am Zustandekommen des Mißverhältnisses haben aber die Tüpfelgefäße, wegen ihres weiten Lumens. Welche Bedeutung dem Gefäßgang an der Verkleinerung des Mißverhältnisses zukommen kann, ist ersichtlich aus den Zahlen für Cyperus. Für die Halme II—V hat sich ein geringeres Mißverhältnis (3—25) als für die Halme I und VI (45, 50) ergeben. In letzteren Fällen ist nämlich in der interkalaren Zone das Lumen der Primanen gemessen: die betreffenden Schnitte stammten aus der Zone direkt über dem Rhizom; während bei Halm II und V die Schnitte aus einer etwas höheren Region, etwa 2 mm über dem Knoten stammten, wo schon der Gefäßgang vorhanden war.

Bei dem bestehenden Mißverhältnis erscheint die für die Primanen bekannte auffallende Weite um so wichtiger. Bei den von mir untersuchten Monokotylenbündeln waren die ersten Elemente stets relativ weitlumig, abgesehen von solchen Bündeln, wo zuerst 2—3 enge Primanen auftraten, die aber schon sehr früh zerstört wurden (Liliaceen). Ob alle Monokotylenbündel solch weite Gefäßprimanen haben, weiß ich leider nicht. Das wäre noch wichtig festzustellen, da sich erst durch Vergleichung mit nicht interkalar wachsenden Pflanzen schließen läßt, ob die Weite der Primanen für das interkalare Wachstum besonders charakteristisch ist oder nicht.

Da die Wasserbahnen in der interkalaren Zone des Stengels augenscheinlich zur Versorgung der Transpirationsflächen vollauf genügen, so muß man doch wohl fragen, warum in dem ausgewachsenen Stengelteil für eine so viel größere Leistungsfähigkeit der Wasserbahnen gesorgt ist. Daß in der interkalaren Zone etwa auch lebende Zellen an der Wasserleitung beteiligt sind, dafür sprechen meine Beobachtungen nicht.

Folgende Fälle sind denkbar:

1. Die geringe Größe der Leitfläche in den interkalaren Wachstumszonen ist wohl für die kurze Strecke erträglich, aber für das ganze Internodium doch nicht ausreichend. Die Strömungsgeschwindigkeit der Wasserfäden wächst mit der kleineren Leitfläche, da dieselbe Wassermenge sich hier schneller bewegen muß, als weiter oben, wo sie sich über einen weiteren Raum ausbreiten kann. Je

schneller die Strömung ist, desto größer ist aber auch der zu überwindende Reibungswiderstand. Da nach dem Poiseuilleschen Gesetz das die Kapillare durchströmende Flüssigkeitsvolumen der vierten Potenz des Radius proportional und der Röhrenlänge umgekehrt proportional ist, so muß also die Wassermenge mit zunehmender Röhrenlänge um so kleiner werden, je enger die Kapillare wird.

Es könnte also in der Pflanze die beförderte Wassermenge zu klein werden, wenn die Leitfläche im ganzen Internodium dieselbe bliebe, wie in der interkalaren Zone.

2. Die Wasserbahnen in den interkalaren Zonen können zwar wohl zur Versorgung der darüber befindlichen Transpirationsflächen ausreichen, aber nicht mehr für die viel größere Zahl von Blättern, die von den älteren, ausgewachsenen Internodien versorgt werden müssen; und dieser Gedanke liegt natürlich besonders nahe. Tatsächlich sind ja auch nach Beendigung des interkalaren Wachstums in den nunmehr ausgewachsenen Zonen die Wasserbahnen so wie zuvor in den früher ausgewachsenen Internodienteilen ausgebildet, also vermehrt, zudem der Gefäßgang oft noch erweitert.

3. Möglich, ja sogar wahrscheinlich ist aber auch, daß die Zahl der Wasserbahnen und ihre Leistungsfähigkeit überhaupt nicht nur eben den Bedürfnissen der Pflanze entspricht, sondern daß sie viel größer ist, als es bei normalem maximalen Bedarf erforderlich wäre. Zu bedenken ist ja auch, daß die Gefäße zeitweilig mit Luftwasserketten und nicht mit Wasser gefüllt sind und daß sie höchstens bei denkbar stärkster Transpiration voll in Anspruch genommen und ausgenutzt werden.

Über all diese Fragen wissen wir gar nichts. Auch ich habe keine Versuche in dieser Richtung angestellt. Doch wären jene Probleme wohl dankbare Aufgaben für experimentelle Forschungen; ihre Lösung dürfte eine wertvolle Vertiefung unserer physiologisch-anatomischen Kenntnisse der Wasserbahnen bedeuten.

Auch die vorliegenden Untersuchungen bedürfen noch in mancher Hinsicht der Ergänzung und Erweiterung vor allem durch Untersuchung der Dikotylen mit interkalaren Wachstumszonen. Im Laufe der Arbeit habe ich das im einzelnen hervorgehoben.

D. Zusammenfassung.

Indem ich auf die Zusammenfassungen am Schluß des anatomischen und des experimentellen Teiles verweise, möchte ich hier nur ganz kurz die Hauptergebnisse hervorheben.

Bei den von mir untersuchten Monokotylen lassen sich hinsichtlich des Baues, der Ausbildung und Beanspruchung ihrer Leitbündel in den verschiedenen Zonen der Sprosse vier Typen unterscheiden: der Glumifloren-, Commelineen-, Scitamineen- und Liliaceentypus.

Wesentlich ist, daß in der interkalaren Wachstumszone von wasserleitenden Elementen nur die Primanen (Scitamineen, Liliaceen, Glumifloren zum Teil) oder der oft (Glumifloren) oder ausschließlich (Commelineen, Equiseten) ihre Stelle einnehmende Gefäßgang ausgebildet und funktionstüchtig sind.

Die wasserleitende Betätigung des Gefäßganges hat sich überall da, wo er auftritt (Glumifloren, Araceen, Juncaceen, Commelineen, Equiseten), ausnahmslos erwiesen, auch für Wasserpflanzen in Bestätigung der Versuche von Snell (1908).

Hier bietet also der Gefäßgang anatomisch und physiologisch einen völligen Ersatz für die gedehnten Primanen, gewiß eine für die schnell wachsende Pflanze nützliche Einrichtung, die ihr in höchst ökonomischer Weise eine Erhaltung, wenn nicht Vergrößerung ihrer Leitfläche, bei stärkstem Wachstum ermöglicht.

Wo die Primanen und der von ihnen eingenommene Raum durch Verstopfung mit Thyllen (Scitamineentypus) oder sonstwie (Liliaceentypus) völlig außer Funktion gesetzt sind, findet der Ersatz durch Differenzierung angrenzender unfertiger Tracheïdenstränge statt, die entsprechend der Wachstumsrichtung von oben nach unten ausgebildet werden, unter Umständen diskontinuierlich. Ein gleitendes Wachstum, wie es Nathanson annimmt, ist dabei nicht festzustellen.

Die Ausschaltung der Primanen erfolgt allmählich mit zunehmender Intensität der Streckung. Der Wasserstrom gelangt offenbar durch seitliche Filtration von den fertigen Tracheïden in die seitlich neu angelegten, die noch nicht bis zum Rhizom bzw. Knoten ausgebildet sind.

Die Folgeelemente der Bündel, die in der oberen Zone, aber noch nicht in der interkalaren fertig sind, können je nach ihrer Lage zu den Primanen durch Vermittlung einer Gefäßbrücke (Glumifloren) der Wasserleitung dienstbar gemacht werden, oder aber, wenn sie sich unmittelbar den Primanen anlegen, durch direkte seitliche Wasseraufnahme aus ihnen. Immer aber erfolgt der Übergang des Wassers nur vermittels toter Elemente. Die Beteiligung von Parenchymzellen an der Wasserleitung habe ich nirgends konstatieren können.

Infolge der Vermehrung der Wasserbahnen in der oberen Zone hat sich bei den Glumifloren, sowohl nach einfacher Berechnung der Leitfläche, als nach Bestimmung der Wassermengen mittels des Poiseuilleschen

Gesetzes ein großes Mißverhältnis zwischen der Leistungsfähigkeit der Wasserbahnen in der interkalaren Wachstumszone zu der der fertigen Sproßteile zugunsten der letzteren herausgestellt.

Nachtrag.

Während der Drucklegung meiner Arbeit erschien eine Abhandlung von F. J. Meyer über „Das Leitungssystem von Equisetum arvense“ (Jahrbücher f. wiss. Botanik, Bd. 59, 1920). Ganz kurz will ich die Punkte seiner Arbeit anführen, die sich mit den von mir behandelten berühren.

Auf Grund seiner anatomischen Untersuchungen hält auch F. J. Meyer die Karinalhöhle für „wasserleitend“. Ihre Entstehung bezeichnet er wie ich mit dem alten de Baryschen Ausdruck als „rhexigen“.

Aufsteigeversuche hat er nicht gemacht, wohl aber die Querschnittsflächen der wasserleitenden Elemente eines Leitbündels in verschiedenen Teilen der Achse bestimmt, z. B. im Rhizom, in der Knolle, in der sterilen und fertilen Achse. Die Verhältnisse in der interkalaren Wachstumszone hat er aber nicht berücksichtigt.

Zum Schluß weist er auf die bei manchen Gramineen und Wasserpflanzen in den Leitbündeln oder an ihrer Stelle vorkommenden Interzellulargänge hin. Bezüglich der Wasserpflanzen beruft er sich auf die Angabe von Schenck (1886, pag. 30), wonach es zweifelhaft sei, ob die Gänge auch wirklich die Funktion der Leitungsorgane übernommen haben.

Die vorliegende Arbeit ist im Botanischen Institut der Universität Bonn unter Anregung und Leitung des Herrn Prof. Dr. Fitting angefertigt worden. Ich kann nicht umhin, meinem hochverehrten Lehrer, der durch unermüdliche Anteilnahme an meiner Arbeit und durch wertvolle Ratschläge meine Untersuchungen sehr wesentlich förderte, auch an dieser Stelle meinen ganz besonderen, aufrichtigen Dank auszusprechen

---

Angeführte Literatur.

1881. Askenasy, Über eine neue Methode, um die Verteilung der Wachstumsintensität in wachsenden Teilen zu bestimmen. Verhandl. d. Nat. Med. Ver. Heidelberg, N. S., Bd. II.

1877. De Bary, Anatomie, Leipzig.

1876. Bennet, On the growth of the flower stalk in the Hyacinth. Trans. of the Linn. Soc. Ser. 2, Vol. 1. Ref. in Bot. Jahresber. 1876, pag. 743.

1904. Berthold, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation, II_1. Leipzig.

1836. Bischoff, Lehrbuch der Botanik, II_1.
1919. Bonner Lehrbuch, 14. Aufl.
1913. van Burkom, Het Verband tusschen den Bladstand en de Verdeeling van de Groeisnelheid over den Stengel. Diss. Utrecht.
1821. Cassini, Mémoire sur la Phytotomie. Journ. de Phys. Cit. nach Münter 1841.
1893. Cormack, On a cambial development in Equisetum. Ann. of Bot., VII.
1886. Dahlitsch, Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroïdeen. Bot. Zentralbl., Bd. XXV.
1868. Frank, Physiologische Beiträge.
1892. Ders., Lehrbuch der Botanik, Leipzig.
1912. Gerresheim, Über den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in den Fiederblättern der Dikotyledonen. Diss. Marburg.
1883. Goebel, Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane.
1898. Gravis, Recherches sur le Tradescantia virginica. Bruxelles.
1843. Grisebach, Beobachtungen über das Wachstum der Vegetationsorgane in Bezug auf Systematik. Arch. f. Naturg., 9. Jahrg., Bd. I.
1844. Ders., Dasselbe, II. Teil. Arch. f. Naturg., 10. Jahrg.
1918. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 5. Aufl., Leipzig.
1864. Hanstein, Die Milchsaftgefäße, Berlin.
1914. Haslinger, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Juncaceae. Sitzungsber. d. K. Akad d. Wiss., Wien. Math. Nat. Kl., Bd. CXXIII.
1868. Hofmeister, Ällgemeine Morphologie, Leipzig.
1864. Hooker, On Welwitschia, a new Genus of Gnetaceae. Trans. of the Linn. Soc. London, Bd. XXIV,
1913. Jost, Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., Jena.
1912. Küster, Über die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. L.
1906. Lehmann, Über den Bau und die Anordnung der Gelenke der Gramineen. Diss. Straßburg.
1838. Meyen, Neues System der Pflanzenphysiologie, Bd. II.
1808. Ch. F. Meyer, Naturgetreue Darstellung der Entwicklung, Ausbildung und des Wachstums der Pflanzen, Leipzig.
1832. E. Meyer, Die Metamorphose der Pflanzen und ihre Widersacher. Linnaea, Bd. VII.
1915. F. J. Meyer, Bau und Ontogenie des Wasserleitungssystems der Vegetationsorgane von Viola tricolor var. arvense. Diss. Marburg.
1812. Moldenhawer, Beiträge zur Anatomie der Pflanzen.
1888. Molisch, Zur Kenntnis der Thyllen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Math. Nat. Kl., Bd. XCVII.
1841. Münter, Observationes phytophysiologicae, Linnaea, Bd. XV.
1858. Nägeli, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik I, Leipzig.
1898. Nathanson, Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der trachëalen Elemente. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII.
1914. Raciborski, Spross. Handw. d. Naturw., Bd. IX.
1904. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, Leipzig.
1912. Riecke, Lehrbuch der Physik, 5. Aufl., Leipzig.

1913. Rippel, Untersuchungen über die Wasserbahnen der Dikotylen-Laubblätter. Diss. Marburg.
1894. Rothert, Über Heliotropismus. Cohns Beiträge, Bd. VII.
1914. Ders., Gewebe. Handw. d. Naturw., Bd. IV.
1881. a) Rützou, Om Axeknuder. Bot. Tidskr., Bd. XII.
1881. b) Ders., Résumé français: Sur certains gonflements de l'axe dans quelques plantes.
1872. Russow, Vergleichende Untersuchungen der Leitbündel-Kryptogamen, St. Petersburg.
1875. Ders., Betrachtungen über das Leitbündel- und Grundgewebe, Dorpat.
1874. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., Leipzig.
1882. Ders., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig.
1886. Schenck, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Kassel, Bibl. bot., Nr. 1.
1915. Ders., Wasserpflanzen. Handw. d. Naturw., Bd. X.
1904. Scherer, Studien über Gefäßbündeltypen und Gefäßformen. Beih. z. Bot. Zentralbl., 16.
1839. Schleiden, Bot. Notizen in Wiegmanns Archiv I; zit. nach Münter 1841.
1874. Schwendener, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen, Leipzig.
1893. Schwendener und Krabbe, Über die Beziehungen zwischen dem Maß der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXV.
1908. Snell, Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei Wasserpflanzen. Flora 1908.
1878. Stebler, Untersuchungen über das Blattwachstum. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XI.
1891. Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Histolog. Beitr., III.
1906. Sykes, Tracheids in the nodal region of Equisetum maximum. The New Phytologist V. Nur gesehen in Ref. Just, Bot. Jahresbericht 1906, III, pag. 339.
1866. van Tieghem, Recherches sur la structure des Aroïdées. Ann. d. Sc. Nat. Bot. Sér. V, Tome VI.
1891. Ders., Traité de Botanique, 2e éd.
1194. Tigerstedt, Kreislauf des Blutes. Handw. d. Naturw., Bd. V.
1881. Trécul, Recherches sur l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aëriens de l'Anagallis arvensis etc. Ann. d. Sc. Nat. Bot., 6. Sér.
1858. Unger, Über die Allgemeinheit wässeriger Ausscheidungen und deren Bedeutung für das Leben der Pflanze. Beitr. z. Physiolog. d. Pflanzen, Wien. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss., Math. Nat. Kl., Bd. XXVIII.
1866. Ders., Grundlinien der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Wien.
1884. Westermaier, Untersuchungen über die Bedeutung toter Röhren und lebender Zellen für die Wasserbewegung in der Pflanze. Sitzungsber. d. K. preuß. Akad. d. Wiss., Berlin.
1915. Wille, Anatomisch-physiologische Untersuchungen am Gramineenrhizom. Diss. Bern.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.