Über den Bau der Leitungsbahnen im Knoten der Monokotylen.

Von

Anna Haga.

(Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen.)

Einleitung.

Bekanntlich haben die Untersuchungen des Gefäßbündelverlaufs der Monokotylen gezeigt, daß die Gefäßbündel aus dem Blattgrunde in den Stengel eintreten, sich umbiegen und sich in ihrem Verlauf abwärts langsam der Peripherie des Zentralzylinders nähern, wo sie sich mit Gefäßbündeln anderer Blätter verschmelzen.

Für das Problem der Leitung von Wasser und Nährstoffen in den Pflanzen sind die Kenntnisse des Gefäßbündelanschlusses von Bedeutung.

Die Vereinigung von Gefäßbündeln ist öfters, für *Zea Mays* besonders ausführlich von Strasburger[1], beschrieben worden; da aber Zeichnungen und Beschreibungen von Präparaten fehlten, habe ich diesen Punkt näher untersucht.

Ich kann sogleich vorwegnehmen, daß der Hauptsache nach, Strasburgers Beschreibung zwar bestätigt, aber in mancher Hinsicht ergänzt wurde.

Untersucht wurden *Pinanga patula*, eine Palme, *Tradescantia repens* und *Zea Mays*. Bei dieser Untersuchung habe ich Gelegenheit gefunden den Anschluß der Gefäßbündel der Achselknospe und

[1] Eduard Strasburger. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena, 1891, S. 353.

Nebenwurzel zu verfolgen. Bei diesen drei Pflanzen wurde im ganzen dasselbe Resultat erzielt, weshalb ich mich auf die Beschreibung der Untersuchung bei *Zea Mays* beschränken werde.

§ 1.

Der Bau der Leitungsbahnen im Knoten von *Zea Mays*.

Wie bei den meisten Gramineen findet man im Knoten auch bei *Zea Mays* im Stengel wie an der Basis der Blattscheide eine interkalare Wachstumszone.

Der Grund der Blattscheide zeichnet sich in besonderer Weise aus. Er erscheint schon dem bloßen Auge heller gefärbt und verliert die vorspringenden Rippen, so daß er ganz glatt wird. Die anatomische Untersuchung lehrt, daß innerhalb der glatten Zone die hypodermalen Sklerenchymfaserstränge der Blattunterseite verschwunden sind, womit auch die vorspringenden Rippen verloren gehen. Gleichzeitig haben die Gefäßbündelscheiden an Stärke gewonnen, sind aber kollenchymatisch geworden. Die oberhalb dieser hellen Zone befindlichen schraubenförmig verdickten, netzförmigen und getüpfelten Gefäße erhalten innerhalb der Zone, statt dieser Verdickung, isolierte Ringe. Ähnliche Veränderungen finden sich auch im Stengel, in der Krümmungszone der Internodien, wie von Strasburger in seinen „Leitungsbahnen" beschrieben wurde[1].

Schon Falkenberg hat angegeben, daß bei *Zea Mays* zweierlei Systeme von Gefäßbündeln angetroffen werden. (Fig. 1.)

Die Gefäßbündel *h*, die Hauptbündel, welche das erste System bilden, zeigen den bogenförmigen Verlauf im Stengel, die anderen, die Nebenbündel *n*, die das zweite System bilden, sind später entstanden, gehören aber dennoch demselben Blatte an. Diese Bündel vereinigen sich bald nach ihrem Eintritt in den Stengel mit den

[1] loc. cit. pag. 342.

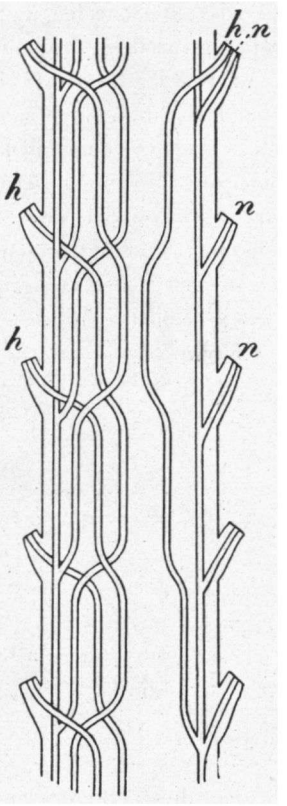


Fig. 1. Schematische Darstellung des Gefäßbündelverlaufs im Stengel von *Zea Mays* nach Falkenberg: Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotylen. Stuttgart 1876.
h. = Hauptbündel. n. = Nebenbündel.

Gefäßbündeln der Peripherie. In der Mitte eines Knotens sieht man auf Längsschnitten schon mit bloßem Auge zwei zarte dunkle Linien m. l. (Fig. 2.)

Für die Untersuchung wurde ein 8 mm langer in Zelloidin eingebetteter Knoten, ohne Achselknospe, mit dem Schanze'schen Schlittenmikrotom in Querschnitte von 50 μ zerlegt.

Es war nun möglich, in den aufeinander folgenden Querschnitten

dieselben Gefäßbündel zu unterscheiden und dasselbe Bündel in den mittels des Prismas gemachten Zeichnungen, mit derselben Zahl anzugeben. Tafel VI, Bild 1 zeigt den ersten Querschnitt 4 mm oberhalb der genannten Linie m. l.; man sieht die Epidermis ep, welche das Gewebe der Scheide von demjenigen des Stengels trennt. Außerhalb dieser Epidermis, also im Gewebe der Scheide, liegen sechs verschieden starke Gefäßbündel; diese befinden sich in der interkalaren Wachstumszone. Von diesen sechs Gefaßbündeln sind drei hhh die größeren, sie liegen der Epidermis näher und haben an der Außenseite große Kollenchymbelege, während die drei kleinen nnn ganz von Kollenchym eingeschlossen sind.

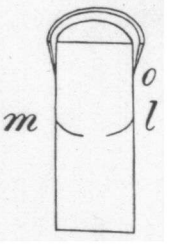


Fig. 2. Schematischer Längsschnitt durch einen Knoten von *Zea Mays*.
m. l. = Mittellinien.
Oberhalb dieser Linien, bei *o* findet die Vereinigung des Gewebes der Scheide mit demjenigen des Knotens statt.

Die Parenchymscheiden dieser Bündel sind auf diesem Bilde nicht deutlich zu sehen, besser aber auf dem zweiten Bilde. Auf dem ersten Bilde sieht man innerhalb der Epidermis im Stengelgewebe eine große Zahl Blattspurstränge, welche sich hier in der Nähe der Wachstumszone noch nicht differenziert haben. Sehr deutlich zeigt dieses Bild, daß die seitlichen Gefäße noch dünnwandig sind. Von diesen Gefäßbündeln bilden die am weitesten nach außen gelegenen eine der Epidermis parallele Reihe reduzierter, aus Phloem und dünnwandigen, getüpfelten Gefäßen bestehender Gefäßbündel, umgeben von dünnwandigem Prosenchym. Die nächste Reihe enthält weniger reduzierte Gefäßbündel, welche aus Phloem, zwei dünnwandigen, seitlichen Gefäßen und medianen Spiralgefäßen bestehen.

Das zweite Bild, Tafel VI zeigt einen 2 mm oberhalb der Mittellinien gelegenen Querschnitt. Die auf dem ersten Bilde sichtbare Epidermis ist verschwunden: die Vereinigung von Blatt- und Stammgewebe hat also stattgefunden. Die zwei Bündel nn entsprechen zwei der in gleicher Weise angedeuteten Bündel des ersten Bildes. Sie vereinigen sich ein wenig weiter nach unten mit den nächstliegenden Bündeln ppp, welche die peripherische Gefäßbündelreihe bilden. Zahlreiche Verschmelzungen zwischen den letztgenannten Bündeln haben ihre Anzahl und Größe geändert. Sie sind von Sklerenchym umgeben, ganz wie die nach außen gelegenen Bündel *h* und *n*, wo sich jetzt statt Kollenchym Sklerenchym findet. Auf die Gefäßbündel nn folgen nach der Mitte des Stammes zu, die Bündel hh, als Fortsetzung der Bündel hh des ersten Bildes; ihre Richtung ist eine schräge geworden.

Die zwischen Gefäßbündel und Sklerenchym gelegenen und durch zwei Pfeile angedeuteten Parenchymscheiden zeigen sich als helle Linien.

Sehr auffallend ist im Vergleich mit dem ersten Bilde hier das geänderte Aussehen der mehr nach der Mitte zu gelegenen Gefäßbündel. Schon die Form des Bündels hat sich in vielen Fällen durch tangentiale Verbreiterung geändert: die Anzahl der Phloemgefäße hat sich vermehrt, und anstatt der zwei seitlichen Xylemgefäße zeigen sich mehrere mediane Gefäße. Ein solches in mancher Hinsicht stark von den normalen Fibrovasalsträngen von *Zea Mays* abweichendes Gefäßbündel zeigt in stärkerer Vergrößerung das Bild III, Tafel VII. Hier ist die tangentiale Verbreiterung des Bündels deutlich zu sehen. Es gibt aber auch Bündel mit radialer Verbreiterung, wobei das Phloem vom Xylem allseitig umgeben wird und wo ein amphivasales Bündel entsteht. Diese eigentümlichen Änderungen in Gestalt und Zusammensetzung hangen mit der Bildung von Querverbindungen mit den schräg nach innen verlaufenden Bündeln zusammen.

Auf dem Bilde IV, Tafel VII sind diese Querverbindungen an ihrem horizontalen Verlauf leicht zu erkennen. Rechts oben in der Ecke zeigt sich bei p noch ein Teil der peripherischen Gefäßbündel-

reihe. Außerdem ist ein Gefäßbündel des zweiten Kreises angedeutet worden als 1, eines des dritten Kreises als 2 und eines des vierten Kreises als 3. In der Mitte bei hhh finden wir die Fortsetzung der in gleicher Weise angedeuteten Bündel des Bildes II, welche also in den Zentralzylinder tief vorgedrungen sind. An beiden Seiten des nach der Mitte des Stengels gerichteten Teiles jedes Gefäßbündels hhh konstatiert man zwei kleine Bündel. Diese Bündel stellen sich heraus als der Länge nach verlaufende Verbindungen, weshalb sie in der schematischen Figur 3, worauf schon jetzt hingewiesen wird, als *l* angedeutet werden.

Die Querverbindungen zwischen den Gefäßbündeln 1, 2, 3 und *l* zeigen sich auf dem Bilde als nahezu horizontale Bündel.

Sie entstehen, wie das Studium der sukzessiven Querschnitte lehrt, in folgender Weise. Ein Teil jedes Bündels 1, 2 und 3 zweigt sich ab und biegt sich rechtwinklig um, geht horizontal nach innen; sie bilden zusammen *l*, nachdem sie sich nochmals umgebogen haben, wie dies schematisch Figur 3 zeigt, und vereinigen sich etwas tiefer im Knoten mit dem abwärts sich biegenden Bündel h; cf. Bild IV, Tafel VII, rechts oben.

Mehrere Einzelheiten dieser Verschmelzung gibt Bild V in 200-facher Vergrößerung. Bei ps ist die Parenchymscheide mit den tangentialen Wänden senkrecht zur Richtung des Gefäßbündels; die Ring- oder Spiralgefäße sind schief durchschnitten worden.

An der Phloemseite des Bündels zeigen sich schon die ersten Elemente der Sklerenchymscheide, sehr deutlich ist links in der Ecke das Xylem der oben beschriebenen Querverbindungen mit ihrer Wandverdickung. Das Phloem und Xylem des kleinen Gefäßbündels *l* verbindet sich mit dem Phloem resp. Xylem des schräg eintretenden Bündels *h*, wodurch die Verschmelzung zustande gekommen ist. Nach der Vereinigung verringert sich die Zahl der Gefäße und die seitlichen Gefäße treten wiederum zutage, die Parenchymscheide verschwindet und das von nun an normal gebildete Bündel wird von Sklerenchym umgeben. In der oben genannten schematischen Figur 3 ist u. a. angedeutet worden, wie ein aus der Blattbasis kommendes Gefäßbündel *h* den Stamm durchquert, und

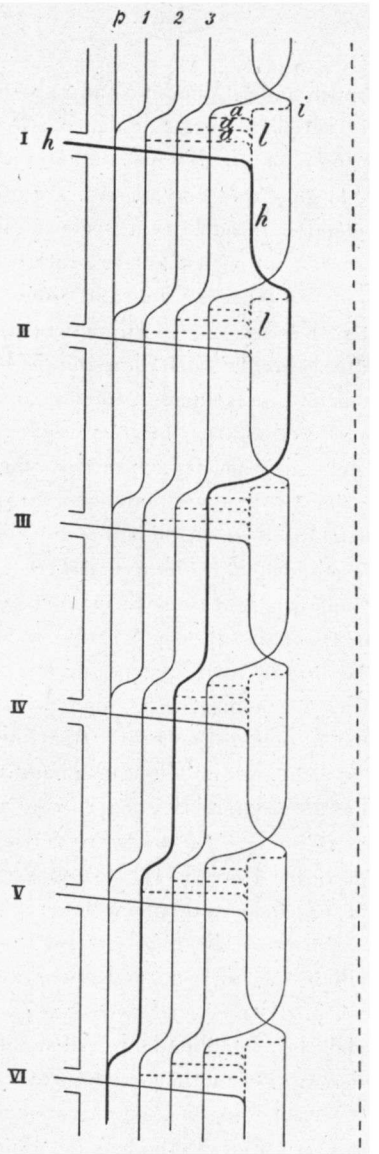


Fig. 3. Schematische Darstellung des Gefäßbündelverlaufes im Stengel von *Zea Mays*.

h. Hauptbündel, a. äußere Querverbindung, i. innere Querverbindung, l. Längsverbindung, p. peripherische Bündel.

weiter, wie auch noch andere Bündel i (innere Querverbindung) an der Bildung von *l* beteiligt sind. Dergleichen Bündel i waren auf den hier publizierten photographischen Bildern nicht zu sehen. Aus den Beobachtungen ging aber hervor, daß, wie die Figur I angibt, die schräg eintretenden Bündel nicht sogleich die Stammesmitte erreichen, sondern erst im nächst unteren Internodium. In jedem Knoten findet man also innerhalb des durch die neu eingetretenen Bündel gebildeten Kreises eine Gruppe Gefäßbündel, die aus höheren Blättern herrühren[1]. Auch diese Bündel bilden eine hauptsächlich horizontale, oft unregelmäßig laufende, die Mitte des Stammes durchquerende Verbindung, bei *l* in Fig. 3. In dieser Figur ist auch angedeutet, wie von der Mitte des Stengels nach außen gehend, erst die inneren Querverbindungen der zentralen Gefäßbündel i, und weiter nach unten die äußeren Querverbindungen a der Bündel 3, 2, 1 gebildet sind. Der mit stärkerer Linie angedeutete Verlauf eines Bündels h und sein Zusammenhang mit anderen Gefäßbündeln, läßt sich in diesem Schema leicht verfolgen. Im Knoten I steht das Bündel h in Verbindung mit den benachbarten Bündeln mittels der Verbindungen a, *l* und i. Im nächst unteren Knoten bildet es den inneren Bogen und steht mittels der inneren Querverbindung i nicht nur im Zusammenhang mit den neueintretenden Bündeln des Knotens II, sondern zum zweiten Male mit den benachbarten Bündeln. Im weiteren Verlaufe abwärts biegt sich das Bündel h in den Knoten III, IV und V immer mehr nach außen und kommt, in jedem Knoten eine äußere Querverbindung a bildend, der Reihe nach in die Lage der Bündel 3, 2 und 1 von Fig. 3 und vom Bilde IV, um sich im Knoten VI mit den Gefäßbündeln p des peripherischen Kreises zu verschmelzen. Daraus ergibt sich also, daß die Gefäßbündel in radialer Richtung miteinander kommunizieren. Bekanntlich erfahren die Gefäßbündel im letzten Teile des Verlaufs eine Reduktion, wovon später die Rede sein wird. Die oben erwähnte Methode, jedes Bündel in den übereinander liegenden Querschnitten zu verfolgen, gestattete uns, die-

[1] Falkenberg, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotylen. Stuttgart, 1876, pag. 125.

jenigen Bündel, welche sich an anderen Bündeln ansetzen und dadurch ihre Selbständigkeit einbüßen, leicht zu finden. Es zeigte sich, daß ein solches Bündel vor der Verschmelzung eine gewisse Strecke entlang einem benachbarten Bündel parallel läuft, und daß dann die Gefäße des Bündelendes in das des fortlaufenden Bündels übergehen.

In der Mitte des Bildes VI, Tafel VIII sieht man links von dem Pfeile das im Verschwinden begriffene Bündel, rechts davon das fortlaufende Bündel. Das Phloem des ersten hat sich schon an das des zweiten gelegt, die Xylemteile werden sich ein wenig weiter nach unten vereinigen. Es ergab sich, daß diese Vereinigung nicht durch plötzlichen Ansatz, sondern allmählich geschieht. Das durch diese Vereinigung entstandene Gefäßbündel ist ein wenig unterhalb der beiden Mittellinien (m. l. der Figur 2) wieder zu einem normalen geworden. Dergleiche Verschmelzungen von zwei Gefäßbündeln finden meistenteils in den beiden äußersten Gefäßbündelzonen, nur ausnahmsweise mehr nach der Mitte zu statt.

Die Art und Weise der Verschmelzung ist von Strasburger[1] ganz genau beschrieben worden, aber es fehlt eine Abbildung. Auch erwähnt Strasburger die oben beschriebenen Querverbindungen nicht, welche doch in Bezug auf die starke Reduktion der Gefäßbündel im Stengel von Bedeutung sind.

Die Ansicht Strasburger's ist folgende: „So zeigt uns denn *Zea Mays* auf das augenscheinlichste, wie enge Bahnen für die Wasserbedürfnisse einer mit großen Blättern versehenen und kräftig transpirirenden Pflanze genügen. Die Erweiterungen, welche die Wasserbahnen in ihrem oberen Theile erfahren, können aber nur den Zwecken der Wasseraufspeicherung dienen". usw. In dieser Hinsicht möchte ich aber bemerken, daß die oben beschriebenen Querverbindungen, meiner Meinung nach, in hohem Grade die Leitung von Wasser und Nährstoffen im Knoten fördern.

Ist die Möglichkeit, die großen Gefäße als Reservoire zu betrachten, auch nicht ausgeschlossen, so kann dieses doch aber aus anatomischen Gründen nicht behauptet werden.

[1] loc. cit. pag. 353.

§ 2.

Der Ansatz der Achselknospenbündel an diejenigen des Stengels.

Der Ansatz der Achselknospenbündel an diejenigen des Stengels ist von Strasburger beschrieben worden[1]. Die Art und Weise aber, wie dies nach Strasburger geschieht, habe ich nicht bestätigt gefunden. Auch hier habe ich die gleiche Methode wie oben befolgt und dadurch konstatiert, daß die Achselknospenbündel sich mit den peripherischen Bündeln des Stengels vereinigen, während Strasburger meinte, daß sie sich an den inneren Gefäßbündeln ansetzen. Es ergab sich aus den aufeinander folgenden Querschnitten durch die Basis einer Achselknospe, daß in dem Maße, als der Durchmesser der Achselknospe abnimmt, die Zahl der Verschmelzungen zwischen den Gefäßbündeln untereinander zunimmt, während immer mehr Gefäßbündel in die Tragachse eintreten.

Die Gefäßbündel, welche zuerst in den Stengel eintreten, in Fig. 4 bezeichnet als x, vereinigen sich mit den benachbarten peri-

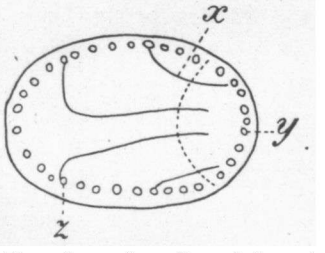


Fig. 4. Schematische Darstellung eines Querschnittes durch den Stengel von *Zea Mays*. Rechts von der punktierten Linie die Achselknospe.

pherischen Bündeln des Stengels; die später eintretenden Bündel z laufen horizontal, divergieren und verschmelzen mit den weiter entfernten peripherischen Gefäßbündeln. Nur diejenigen, welche am weitesten nach der Außenseite der Knospe gelegen sind, bei y, gehen allmählich in die Stengelgefäßbündel über. Oberhalb der

[1] loc. cit. pag. 354.

Blattinsertion sind fast alle Gefäßbündel der Knospe in die Tragachse übergegangen. Die Gefäßbündel der Achselknospe stehen also in keinerlei Beziehung zu den oben beschriebenen Querverbindungen.

§ 3.

Der Ansatz der Gefäßbündel der Wurzel an diejenigen des Stengels.

Auch dieser Vorgang ist von Strasburger[1] beschrieben worden und mit dieser Beschreibung bin ich vollkommen einverstanden, nur möchte ich hinzufügen, daß die Bündel der Wurzel sich mit den Gefäßbündeln der vier peripherischen Gefäßbündelkreise des Stengels vereinigen.

Es ergab sich, daß die Gefäßbündel der Wurzel ganz unabhängig von den oben beschriebenen Querverbindungen sind.

---

§ 4.

Historisches.

So weit mir bekannt ist, sind obengenannte Querverbindungen hier zum ersten Male ausführlich beschrieben und abgebildet worden. Doch haben sie schon öfters gelegentlich die Aufmerksamkeit auf sich gezogen, ohne daß ihr Verlauf richtig erkannt worden ist.

Unger[2] betrachtet sie als Anastomosen zwischen den vom Blatte aus eintretenden und den im Stengel befindlichen Bündeln, aber daß sie, wie Unger behauptet, mit der Achselknospe und Nebenwurzel im Zusammenhang stehen sollen, habe ich nicht bestätigt gefunden.

[1] loc. cit. pag. 355.

[2] Unger, Über den Bau und das Wachstum des Dicotyledonenstammes. St. Petersburg, 1840, pag. 53.

Auch de Bary[1] meint, die Querverbindungen gehören der Achselknospe und Nebenwurzel an, was sich nach meinen Untersuchungen als unrichtig herausgestellt hat.

Schleiden[2] und Falkenberg[3] behaupten, daß sie ausschließlich in Verbindung mit der Achselknospe stehen, was sich ebenfalls als nicht richtig erwiesen hat. Nur Mangin[4] hat die Natur der Querverbindungen richtig erkannt, er betrachtet sie als unabhängig von der Knospe und Nebenwurzel, doch hat er ihren ganz regelmäßigen Verlauf nicht beschrieben.

---

§ 5.

Zusammenfassung.

1. Bei der Verbindung von Gefäßbündeln mit denjenigen anderer Blätter findet eine Vereinigung zwischen den beiden Phloem- und Xylemsträngen statt.

2. Bei *Zea Mays* wurden, wie auch bei den anderen untersuchten Pflanzen, regelmäßige Querverbindungen festgestellt zwischen den vom Blatte aus eintretenden und den im Stengel befindlichen Bündeln.

3. Die Folgerung Strasburger's, daß die großen Gefäße von *Zea Mays* als Reservoire zu betrachten seien, ist anatomisch nicht begründet, da die Querverbindungen sehr gut zur Leitung von Wasser und Nährstoffen im Knoten geeignet erscheinen.

4. Die Achselknospenbündel vereinigen sich bei *Zea Mays* mit den peripherischen Gefäßbündeln des Stengels.

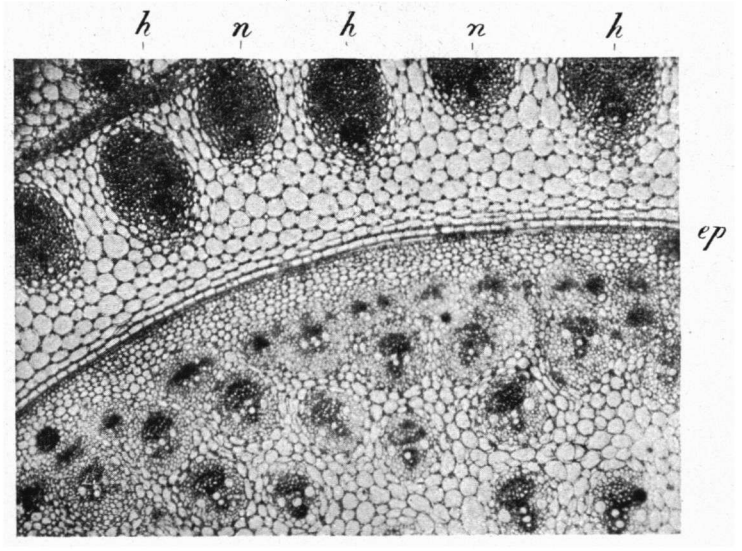
5. Wie schon Mangin vermutete, sind oben beschriebene Querverbindungen unabhängig von den Gefäßbündeln der Achselknospe und der Nebenwurzel.

[1] De Bary, Vergleichende Anatomie. Leipzig, 1877, pag. 636.

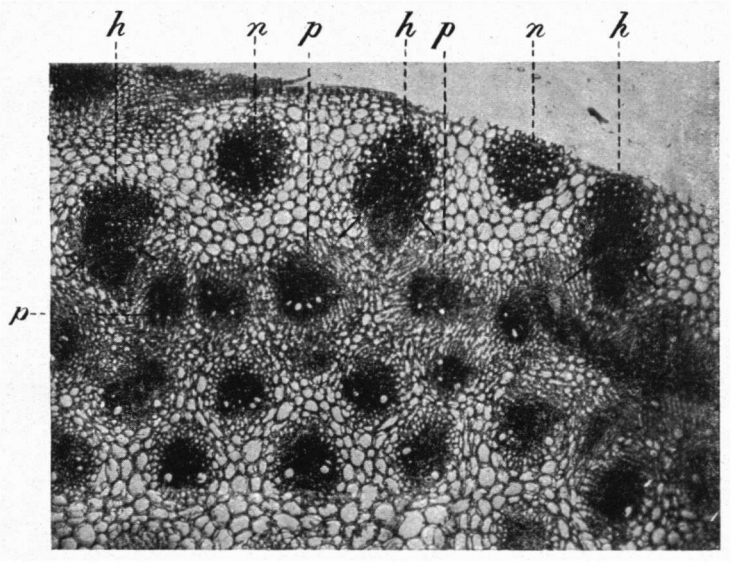
[2] Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. Leipzig, 1861, pag. 367 und 168.

[3] Falkenberg, loc. cit. pag. 125.

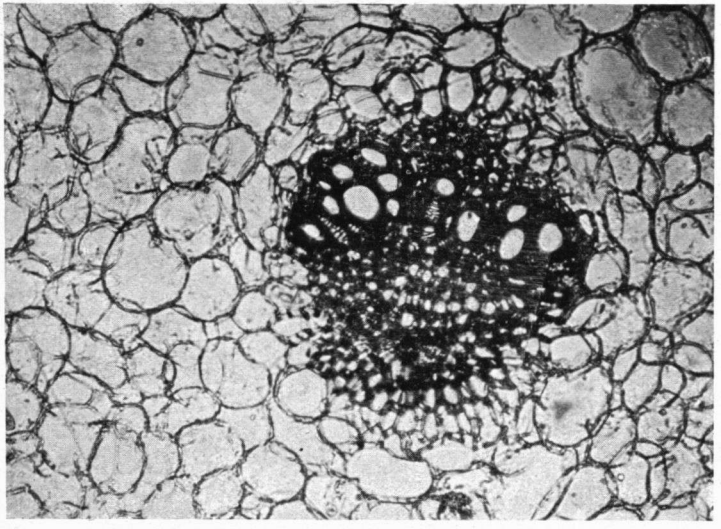
[4] Mangin, Origine et insertion des racines adventives: Annales des Sciences naturelles sixième série 1882, pag. 321.



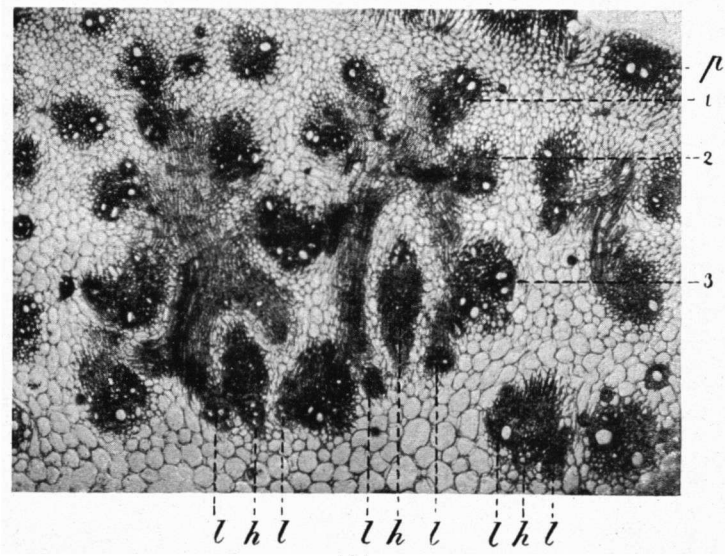
I.



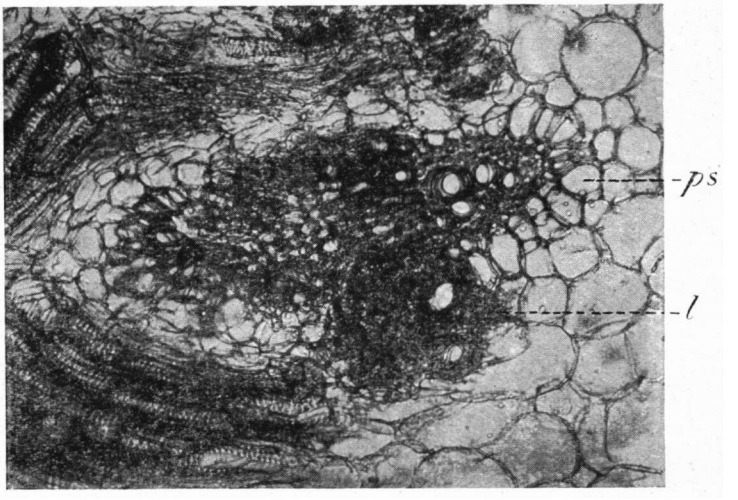
II.



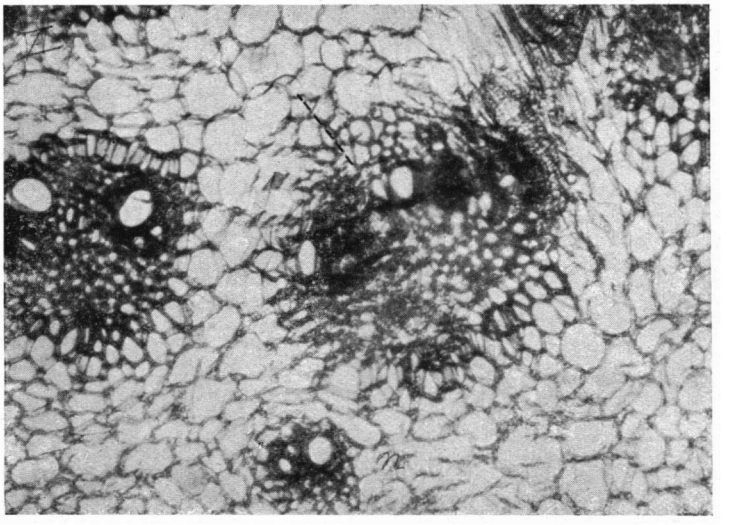
III.



IV.



V.



VI.