

# BAU UND SEKUNDÄRES DICKENWACHSTUM VON KRAUTPFLANZEN MIT INTERFASZIKULARKAMBIUM

von

**B. J. J. DUNCKER.**

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Utrecht.)  
(Mit den Tafeln XII—XXIV).

---

## KAPITEL I.

### *Einleitung und Literaturübersicht.*

Im Jahre 1922 erschien in den „Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft“ eine kurze Veröffentlichung von S. Kostytschew, der 1924 eine ausführliche Auseinandersetzung in den „Beiheften zum Botanischen Centralblatt“ folgte, betitelt: „Der Bau und das Dickenwachstum der Dikotylenstämme“.

Kostytschew bestreitet in diesen Arbeiten die in den meisten neuern Lehrbüchern der Pflanzenanatomie gegebene Darstellung des primären und sekundären Baus der Dikotylenstämme; eine Darstellung, welche zum ersten Male mit aller Schärfe in den Lehrbüchern von Sachs und De Bary gegeben worden ist.

Seitdem ist nach Kostytschew in der Beschreibung des Dickenwachstums, wie sie in diesen Lehrbüchern gegeben worden ist, nicht mehr die geringste Korrektion erschienen.

Die Darstellung von Sachs und De Bary ist in groszen Zügen folgende: Der primäre Bau aller Dikotylenstämme ist immer derselbe. Unter der Epidermis befindet sich die sogenannte primäre Rinde, welche groszenteils aus Parenchymzellen besteht, zuweilen auch Kollenchym und sklerenchymatische Bündel enthält. Die primäre Rinde kommuniziert mit dem Markparenchym mittels der primären Markstrahlen.

Die primären Rinde-, Markstrahl- und Markzellen bilden zusammen ein einheitliches Grundgewebe, in welchem die Gefäßbündel eingebettet sind. Die Gefäßbündel sind meistens offen und liegen in einem Kreis.

In den primären Markstrahlen entsteht später, durch wiederholte Zellteilungen durch tangentiale Wände, das Interfaszikularkambium. Dieses bildet mit dem Faszikulkarkambium einen Kambiumring, welcher nachher an seiner Innenseite konzentrische Holzschichten und an seiner Auszenseite konzentrische Bastschichten ablagert.

Auf diese Weise entsteht der sogenannte sekundäre Bau des Stengels.

Nach ausgedehnten Untersuchungen folgert Kostytschew dasz „.... die ältere Auffassung der beim Dickenwachstum stattfindenden Vorgänge gründlich modifiziert werden musz. Nur die Erforschung der embryonalen Leitungsgewebe kann in diesem Falle grundlegend sein.“ Wir müssen also damit anfangen, den Bau des Vegetationspunktes zu untersuchen.

Bereits in der Mitte des vorigen Jahrhunderts studierte man das Entstehen der Gefäsbündel im Vegetationspunkte. Karsten (1847), Schacht (1856) und von Mohl (1858) behaupteten, im Vegetationspunkt sei ein geschlossener „Kambiumring“ vorhanden.

Schacht (1856) sagt auf Seite 205 seines Lehrbuches: „Wenn man die End- oder Seitenknospe irgend einer monocotyledonen oder dicotyledonen Pflanze (*Orchis, Phoenix, Chamaedorea, Broussonetia, Nerium, Cocculus, Tilia, Pinus, Taxus* u.s.w.) genau untersucht, so findet man auf zarten Querschnitten dicht unter dem Vegetationskegel (d.h. der Knospenspitze) einen concentrischen Ring kleiner zarter, mit trübem Saft erfüllter Zellen, welcher das Parenchym des Markes und der Rinde, deren Intercellulargänge mit Luft erfüllt sind, trennt. Betrachtet man einen Längsschnitt durch dieselbe Knospe, so gewahrt man zwischen Mark und Rinde dieselbe Zellenpartie, selbige verliert sich nach oben ins Urparenchym des Vegetationskegels. Dieses der Fortbildung dienende Zellengewebe nenne ich den Verdickungs- oder Cambiumring (*annulus cambialis*); er verbindet schon im Keim der dicotyledonen Pflanzen das Urparenchym des freien Vegetationskegels der Stammknospe (*plumula*) mit dem Urparenchym des von einer Wurzelhaube bedeckten Vegetationskegels der Wurzelknospe (*radicula*) und verläuft zugleich in die Samenlappen.“

Ueber die Gefäsbündelentstehung der Nessel schreibt er auf Seite 299: „Wenn man im Juli oder August den Stengel einer üppig vegetirenden Nessel (*Urtica dioica*), zarte Querschnitte von der Spitze nach abwärts darstellend, untersucht, so findet man dicht unter der Terminalknospe den Cambiumring, er trennt die Rinde vom Marke; der Stengel ist schon in diesem Zustande

viereckig. Der Cambiumring besteht hier aus kleinen zarten, mit körnigen Stoffen erfüllten Zellen, während in dem grösseren Parenchym der Rinde Chlorophyll enthalten ist, die Intercellulargänge des Mark-Parenchyms führen Luft, welche, gleich dem Chlorophyll, im Verdickerungsring fehlt. Etwa einen Zoll tiefer erscheint, den breiten vorspringenden Leisten des Stengels entsprechend, eine Zunahme des Cambiumringes; noch einen Zoll tiefer findet man nach der Seite des Markes an diesen Stellen die Anlage zu meistens drei Gefässbündeln, die sich zuerst durch das Auftreten einiger Spiralgefässe kundgeben, zugleich aber in der Anordnung ihrer Zellen als ein vom Cambiumring unabhängiges Gebilde auftreten."

Nägeli (1858) dagegen gibt eine ganz andere Darstellung: „Stammspitze, Wurzelspitze und junges Blatt bestehen aus einem parenchymatischen Bildungsgewebe (Urmeristem), dessen Zellen alle ziemlich isodiametrisch und in Theilung begriffen sind. In diesem trüben, mit Protoplasma erfüllten Gewebe treten hellere Partien auf, bestehend aus verlängerten mehr hyalinen Zellen. Einzelne dieser letztern theilen sich nicht mehr und werden zu Gefässen oder auch zu Bastfasern, indess die andern sich vorzugsweise durch Längswände vermehren, und das Cambium darstellen. Das ganze übrige Gewebe bleibt aber noch einige und oft noch längere Zeit in lebhafter Vermehrung begriffen. Ich vermuthe, dass die ersten Gefässen und in vielen Fällen auch die ersten Bastzellen unmittelbar aus Urmeristemzellen hervorgehen, welche sich nicht weiter theilen und in die Länge wachsen....“

Nach Sano (1863) kann man dicht unter dem Vegetationspunkte zwei deutlich verschiedene Gewebe unterscheiden; ein zentrales groszzelliges Gewebe, welches er „Urmark“ nennt und ein äusseres Gewebe: die „Auszenschicht“.

Aus der inneren Zone dieser Auszenschicht entsteht der „Verdickerungsring“, welcher aus einem kleinzelligen Gewebe besteht, während aus dem äusseren Teil die Rinde gebildet wird.

Der Verdickerungsring entsteht nicht gleichmässig, sondern zuerst an den Stellen, über denen sich die Blätter entwickeln. Von hier aus schreitet die Ringbildung weiter, bis der Verdickerungsring ganz geschlossen ist. Darauf entstehen in dem Verdickerungsring die Gefässbündel. In einigen Fällen fängt die Gefässbündelbildung in dem Ring schon an, bevor dieser sich geschlossen hat.

In einer Veröffentlichung, welche einige Jahre später erschien, sagt Nägeli (1868): „In der Stammspitze aller Dicotyledonen werden in dem parenchymatischen Bildungsgewebe (Urmeristem) Cambiumstränge sichtbar, aus denen die in die Blätter ausbiegen-

den gemeinsamen Gefässstränge sich entwickeln. Diese Cambiumstränge sind zuerst isolirt, nachher werden sie durch den Cambiumring verbunden. Die Gestalt des letztern hängt von der Stellung der erstern ab.... Das Meristem zwischen den Strängen verwandelt sich, wie es bei den Dicotyledonen gewöhnlich der Fall ist, in Cambium, welches auch hier in Form eines Ringes auftritt."

Jedoch stellt N ä g e l i sich auf einen ganz andern Standpunkt als S c h a c h t, denn in erster Linie ist der Ring für S c h a c h t primär und entstehen die Gefässbündel sekundär, aber ausserdem besteht der Kambiumring S c h a c h t s aus meristematischem Gewebe, während das Kambium N ä g e l i s aus Zellen besteht, welche in der Länge gedehnt sind, also aus einem Gewebe, wofür S a c h s nachher der Name Prokambium einführte.

Der Vegetationspunkt vieler Dikotylen und Gymnospermen ist nachher von mehreren Pflanzenanatomen untersucht worden, unter andern von R u s s o w (1873), V ö c h t i n g (1873), R o t h e r t (1885), K o c h (1891) und G a u c h e r (1902). Diese Forscher finden alle hart unter der Spitze eine deutliche Ringzone und stehen also in dieser Hinsicht an der Seite S c h a c h t s, K a r s t e n s und v o n M o h l s.

Mit Recht weist K o s t y t s c h e w darauf hin, dasz in mehreren Lehrbüchern obenerwähnten Untersuchungen wenig Aufmerksamkeit dargebracht worden ist.

Da es sein Hauptzweck war, die allgemeinen Prinzipien in Bezug auf den Stengelbau und das Dickenwachstum der Dikotylen kennen zu lernen, hat K o s t y t s c h e w eine sehr grosze Anzahl von Arten, zu verschiedenen Pflanzenfamilien gehörend, untersucht.

Aus diesem Material wurden 133 Pflanzen, die ihm als besonders typisch erschienen, ausgewählt und einer eingehenden Prüfung unterworfen. Auf diese Weise hoffte K o s t y t s c h e w den Hauptfehler älterer Autoren vermieden zu haben. Dieser Fehler bestand darin, dasz man nur wenig Objekte studierte und die Ergebnisse als allgemein gültige Regeln betrachtete.

Was den Bau des Vegetationspunktes betrifft, entstehen nach K o s t y t s c h e w nur in äusserst seltenen Fällen im Urmeristem getrennte Prokambiumbündel (bei *Ranunculus*, *Anemone* u.a.).

Bei fast allen Pflanzen entsteht sofort aus dem Urmeristem einen geschlossenen Prokambiumring.

Beide Arten embryonaler Struktur sind für den Bau des Stengels entscheidend: finden sich im Vegetationspunkte getrennte Prokambiumbündel, so entsteht später nie ein einheitlicher Ring

von Holz und Bast. Letzterer kann nur aus einem geschlossenen Prokambiumring entstehen.

Auf Grund seiner Untersuchungen unterscheidet Kostytew:

A. Pflanzen mit geschlossenem Prokambiumring.

(Dies ist der gewöhnliche Dikotylentypus).

1. Der Prokambiumring entwickelt sich zu einem kontinuierlichen Ringe von Bast und Holz wozwischen das Kambium. (72 von den 133 von Kostytew untersuchten Pflanzen).

2. Leitungsgewebe und Parenchym wechseln sich ab; später entsteht im Parenchym das Interfaszikularkambium (10 von den 133 Pflanzen).

Zu dieser Gruppe gehören u.a. *Aristolochia Sipho*, *Ricinus communis*, *Helianthus annuus* und *Bidens tripartitus*.

3. Bei der Entwicklung des Prokambiumringes entstehen gesonderte Gruppen von mechanischem Gewebe und von Leitungsgewebe (44 von den 133 Pflanzen).

Dieser Entwicklungstypus zeigt kein oder geringes sekundäres Dickenwachstum und ist besonders deutlich bei Umbelliferen und Cruciferen; auch bei andern Pflanzenfamilien kommt er vielfach vor und zwar bei Krautpflanzen.

B. Pflanzen ohne geschlossenen Prokambiumring.

(7 von den 133 Pflanzen).

Zu dieser Gruppe gehören viele Pflanzen mit geringen Ansprüchen in Betreff der Wasserleitung; in erster Linie also Wasser- und Sumpfpflanzen (u.a. *Ranunculus*).

Nach Kostytew dürfen wir nur von Pflanzen mit gesonderten Gefäsbündeln sprechen in den Fällen, wo kein geschlossener Prokambiumring im Vegetationspunkte gebildet wird. Hierzu gehören also nur die Pflanzen der B-gruppe.

Besondere Aufmerksamkeit widmet Kostytew der Gruppe A2. Hierzu gehören verhältnismäsig wenig Pflanzen. Bildung des Interfaszikularkambiums aus parenchymatischem Gewebe findet nach seiner Meinung nur selten statt.

Der von Sachs in seinem Lehrbuche ausführlich beschriebene *Ricinus communis* und auch *Helianthus annuus* sollten gerade zu solchen Ausnahmefällen gehören.

Bei diesen Pflanzen bildet nach Kostytew das Interfaszikularkambium, das also aus Parenchym entstanden ist, nichts als wieder Parenchym, das auf der Xylemseite oft verholzt. Es entsteht also bei diesen Pflanzen kein geschlossener Ring von Leitungsgewebe. Dieser entsteht nur in denjenigen Fällen, wo das

„Reihenkambium“ sehr frühzeitig im Prokambiumring zum Vorschein kommt, also nur bei Pflanzen, die zur Gruppe A<sub>1</sub> gehören.

Bei Gruppe A<sub>2</sub> sollten also die Gefäße immer in den Blattspuren vereinigt bleiben.

Kostytschew sagt dann (1924, S. 327):

„.... Wenn also auf Grund der Auseinandersetzungen von Nägelei angenommen wurde, dasz die Anlage des interfaszikulären Cambiums eine Vorstufe der Bildung von geschlossenem Bast- und Holzringe bei den Dikotylen vorstellt, so ist das ein so schwerer Fehler, wie er in der Pflanzenanatomie kaum noch sonst begangen worden ist.“

Seine Auseinandersetzungen zusammenfassend schlieszt Kostytschew:

1. Das allgemeine Vorkommen und die Bedeutung des sekundären interfaszikulären Cambiums wurde bisher stark überschätzt.

2. Nicht genügend beachtet wurde dagegen der Befund Saniots, dasz im Vegetationsscheitel einiger Dikotylen nicht ver einzelte Prokambiumbündel auftreten, sondern ein einheitlicher Prokambiumring entsteht.

3. Die im Prokambiumringe sich differenzierenden Blattspuren sind mit echten Fibrovasalsträngen, wie sie z.B. im Stamm der Monokotylen auftreten, durchaus nicht identisch. Erstere sind nicht konstante Gewebeformen sondern lauter Gestaltungsvariationen, die durch Korrelation von Blatt und Stengel hervorgerufen sind.“

Da die Untersuchungen Kostytschews kaum in der Literatur besprochen wurden, schien es Carstens (1931) eine lohnende Aufgabe, diese zu wiederholen und die Ergebnisse Kostytschews an anderm Material zu prüfen.

Da Kostytschew hauptsächlich Krautpflanzen untersuchte, hat Carstens sich auf die Holzpflanzen beschränkt. Ausserdem war es die Absicht, nachzuspüren, ob die verschiedenen von Kostytschew ermittelten Typen des Dickenwachstums auch für die Phylogenie benutzt werden könnten. Carstens wollte nämlich untersuchen, ob die Vertreter von Familien, die nach unsrigen heutigen Ansichten primäre Holzpflanzen sind, ein andres Dickenwachstum haben als die wenigen Holzpflanzen, zu Familien gehörend, die weiter aus Krautpflanzen bestehen und von denen angenommen werden kann, dasz ihre Verholzung eine später erworbene Eigenschaft ist. Carstens stellte sich also die Frage: kann man aus der Art des Dickenwachstums schlieszen, ob die Verholzung primär oder sekundär ist.

Aus diesem Grunde wurden auch die Gymnospermen in die Untersuchung hineinbezogen.

Carstens untersuchte 80 Arten. Bei allen Pflanzen entstand hart unter dem Vegetationspunkte ein kleinzelliger Prokambiumring. Bei weitaus den meisten entsteht im Prokambiumring das Reihenkambium als ein geschlossener Ring. Dieses Kambium bildet dann nach innen Holz, nach aussen Bast.

Genau so wie Kostytschew findet Carstens, dassz der Kambiumring oft im Anfang nicht gleichmäzig arbeitet, sondern dasz unter dem Einflusz der sich entwickelnden Blätter bestimmte Teile sich stärker entwickeln. Diese Teile dringen tiefer in das Mark als das dazwischenliegende Holz und so entsteht die sogenannte „Markkrone“, wodurch später der Eindruck geweckt werden könnte, dasz es ursprünglich gesonderte Gefäsbündel gegeben hat.

Bei 8,5 % der Pflanzen wurde der *Aristolochiatypus* festgestellt (also Gruppe A<sub>2</sub> von Kostytschew); dieser Typus kommt offenbar viel bei Lianen vor. Hier bildete das Interfaszikularkambium nichts als Parenchym.

Die Resultate Carstens' bestätigen also die Behauptungen Kostytschews.

Wie zu erwarten war, wurden die Typen A<sub>3</sub> und B Kostytschews bei den untersuchten Holzpflanzen nicht gefunden.

Da offenbar der Typus A<sub>1</sub> der gewöhnliche Fall des Dickenwachstums ist, der bei weitaus den meisten Dikotylen und Gymnospermen vorkommt, konnten die Ergebnisse Carstens' nicht für die Phylogenie verwendet werden. Möglicherweise stellen die übrigen Typen abgeleitete Fälle dar.

Die Veröffentlichungen Kostytschews veranlaszten auch Helm im Jahre 1931 eine eingehende Untersuchung nach der Differenzierung des Meristems des Stengelvegetationspunktes der Dikotylen anzustellen.

Helm weist darauf hin, dassz das Gewebe, das Kostytschew „Prokambiumring“ nennt, nicht in allen Fällen dasselbe ist.

Offenbar fühlte Kostytschew diese Ungenauigkeit auch, denn er schreibt: „Der Ausdruck „Verdickungsring“ ist überhaupt als eine Bezeichnung des Reihenkambiums üblich geworden (Vgl. z.B. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie), daher ist es vielleicht ratsamer, für den Verdickungsring im Sinne Saniots, den Ausdruck Prokambiumring beizubehalten, obschon das kleinzellige Gewebe im Vegetationspunkte bereits vor der Differenzierung des eigentlichen Procambiums deutlich sichtbar ist“.

He lm macht nun einen Unterschied zwischen „primärem Meristemring“ und „Procambiumring“. Er gibt eine genaue Um schreibung der Ausdrücke, die er verwendet, was von vielen Pflanzenanatomen nicht immer gemacht wurde und wodurch die Beurteilung der Untersuchungsergebnisse manchmal sehr erschwert wird.

Die Definitionen He lms sind:

Prokambium: Ein Gewebe, bestehend aus schmalen, relativ gedehnten, später sogar prosenchymatischen Zellen. Sie sind sehr plasmareich, noch imstande sich zu teilen und zu wachsen und sich in ihrer weiteren Entwicklung zu Leitungsgewebeelementen zu differenzieren.

Prokambiumring: Hiervon spricht He lm im Gegensatz zu Kostytschew, nur in denjenigen Fällen, wo wirklich ein ringförmiger Zusammenschluz echter Prokambiumzellen da ist.

Primärer Meristemring: Eine in der Nähe des Vegetationspunktes gelegene ringförmige Gewebezone, welche zwischen den Mark- und Rindezellen, die schon anfangen sich zu differenzieren, liegt. Die Ringzone besteht nur aus meristematischen, ungefähr isodiametrischen Zellen. Der primäre Meristemring bewahrt also etwas länger seinen meristematischen Charakter als das ihn umgebende Gewebe.

Die Methode He lms unterscheidet sich in einem Punkt stark von der Kostytschews. Diesem Umstände sind denn auch teilweise ihre verschiedenen Ergebnisse zuzuschreiben.

Kostytschew behauptete: Es ist notwendig in Schnitten junger Stengelteile den plasmatischen Inhalt der Zellen zu entfernen, z.B. mit Javellscher Lauge; man kann sonst die Zellwände in embryonalen Geweben nicht deutlich erkennen. Kostytschew konnte also nur an der Zellengrösze und Zellenform den Anfang der Differenzierung des Urmeristems feststellen.

He lm hingegen sagt, dasz es möglich sei, mit Hilfe spezieller Plasma- und Kernfärbung nebst Zellwandfärbung die Differenzierung viel früher nachzuweisen.

Wenn alle Zellen des Querschnittes noch die gleiche Form und Grösze haben, ist der primäre Meristemring schon zu sehen, dadurch, dasz das Plasma der Ringzellen sich intensiver färbt als das der Zellen des umgebenden Gewebes.

Der primäre Meristemring ist in diesem Stadium auch nachzuweisen mittels der Katalasereaktion: Bei Anwendung von 1% Wasserstoffperoxyd findet im Meristemring keine Sauerstoffentwicklung statt, wohl aber in dem Gewebe, das später Mark und Rinde bilden wird.

Nach He lm findet die physiologische Differenzierung von

Rinde, Meristemring und Mark also früher statt als die morphologische.

Heim untersuchte 7 Pflanzen: *Aristolochia Sipho*, *Ricinus communis*, *Helianthus annuus*, *Ranunculus acer*, *Arabis albida*, *Veronica speciosa* und *Lysimachia punctata*, also von jeder Gruppe Kostytschews wenigstens einen Vertreter.

Der Vegetationspunkt dieser Pflanzen wurde mittels des Mikrotoms in eine Schnittserie von 5 mikron verteilt.

Es zeigte sich, dasz die erste Differenzierung des Meristems des Vegetationspunktes bei allen untersuchten Pflanzen in derselben Weise stattfindet: Mark- und Rindezellen entwickeln sich zunächst, so dasz zwischen ihnen eine ringförmige Zone meristematischen Gewebes übrig bleibt. Diese ist also der primäre Meristemring.

Bei einigen Pflanzen bleibt der primäre Meristemring in den sich folgenden Durchschnitten lange sichtbar; bei andern differenziert er sich bald weiter.

Von Bedeutung ist die Tatsache, dasz während Kostytschew behauptete, dasz bei *Ranunculus* getrennte Prokambiumbündel im Vegetationspunkte entstünden, Heim mittels Plasma- und Zellwandfärbung und der Katalasemethode auch bei dieser Pflanze den primären Meristemring nachweisen konnte. Hierdurch steht ja *Ranunculus* in dieser Hinsicht nicht mehr isoliert und fällt also Gruppe B. Kostytschews fort.

Bei der weiterschreitenden Entwicklung entstehen aus den Zellen des primären Meristemrings entweder ein geschlossener Prokambiumring (*Veronica speciosa* und *Lysimachia punctata*) oder isolierte Prokambiumbündel (*Aristolochia Sipho*, *Ricinus communis*, *Helianthus annuus*, *Ranunculus acer* und *Arabis albida*).

Bei den fünf zuletzt genannten Pflanzen steht die erste Differenzierung des primären Meristemrings unter dem Einfluss der Blätter. An der Stelle, wo die Blattspuren in den Ring treten, teilen die Ringzellen sich wiederholt, ohne dasz die Tochterzellen die Grösse der Mutterzellen erreichen. In dieser Weise differenzieren sich die Blattspuren mittels der meristematischen Ringzellen weiter nach unten.

Kommen, wie bei *Aristolochia*, auch grosze stammeigene Bündel vor, so differenzieren sich weiter Zellgruppen des Meristemrings gleichfalls zu Prokambiumbündeln.

Die übrigbleibenden Teile des primären Meristemrings verwandeln sich entweder in Parenchym (*Aristolochia*, *Ricinus*, *Helianthus* und *Ranunculus*), oder sie bilden mechanisches Gewebe (*Arabis*).

Heim erklärt die Untersuchungen Kostytschews für

unrichtig, denn bei *Aristolochia*, *Ricinus*, *Helianthus*, *Ranunculus* und *Arabis* findet sich kein Prokambiumring; die Prokambiumbündel sind bei diesen Pflanzen durch Streifen parenchymatischen oder mechanischen Gewebes getrennt.

Das Schema Kostytschew's muss also nach Helm ganz verändert werden. Er gibt nun folgende Einteilung:

#### Untertypus I.

Im primären Meristemringe entwickeln sich an einigen Stellen isolierte Prokambiumbündel.

a. Das Zwischengewebe wird parenchymatisch (*Aristolochia*, *Helianthus*, *Ricinus*, *Ranunculus*).

b. Die zwischenliegenden Zellen bilden mechanisches Gewebe (*Arabis*).

#### Untertypus II.

Der primäre Meristemring entwickelt sich ganz zu einem geschlossenen Prokambiumring (*Veronica*, *Lysimachia*).

Es sei gestattet hier zu bemerken, dasz die Resultate Helms, was die Entstehung des primären Meristemringes betrifft, eine Bestätigung der Ansicht Schachts in Bezug auf den Bau des Vegetationspunktes des Dikotylenstengels sind.

Die Untersuchungen Helms bilden eine starke Stütze für die vielumstrittene Histiogentheorie Hauseins (Sieh Schoute: Die Stelär-Theorie 1902). Denn war gerade die angebliche Entstehung des Leitungsgewebes bald aus dem Plerom, bald aus dem Periblem oder sogar aus beiden, eine fast unüberwindliche Schwierigkeit bei der konsequenten Durchführung dieser Theorie, jetzt stellt sich heraus, dasz dieses Leitungsgewebe immer aus dem primären Meristemring entsteht. Hierdurch erscheint die Theorie Hauseins in einem neuen Lichte.

Nur ist es dann wünschenswert, die Histogene mit einigermaßen andern Namen zu bezeichnen.

Helm schlägt folgende Nomenklatur vor:

Dermatogen: das Gewebe, das die Epidermis liefert.

Phloogen: das Gewebe, das die Rinde bildet.

Meristemring: liefert hauptsächlich das Leitungsgewebe und das Interfascicularkambium.

Metrogen: liefert das Mark.

Wo Helm sich die Aufgabe gestellt hat, den Vegetationspunkt genau zu untersuchen, geht er auf die Frage des sekundären Dickenwachstums, welche Kostytschew betonte, nicht weiter ein.

Im Jahre 1935 erscheint ein Artikel von Barthelmesz, der den Zusammenhang zwischen der Blattstellung und dem Bau der

Stele bei den Koniferen studierte.

Er findet, wie Helm bei den Dikotylen, dasz sich im Vegetationspunkte der Koniferen ein primärer Meristemring befindet. „Durch die Entwicklung von Mark und Rinde wird zwischen beiden ein Hohlzylinder aus meristematisch bleibenden Zellen herausmodelliert, der primaire Meristemring. Während er sich bei den Dikotylen nur physiologisch von dem übrigen Gewebe unterscheidet (Färbung und Katalasereaktion) zeichnet er sich bei den Koniferen auch morphologisch aus, und zwar dadurch, dasz seine Zellen in mehr oder weniger deutlichen, kurzen radialen Reihen angeordnet und durchschnittlich etwas kleiner sind als die übrigen. Ausserdem heben sie sich auch hier durch ihre dunklere Färbung etwas ab.“

Die Untersuchungen Carstens' über die Entwicklung des Stengelvegetationspunktes der Gymnospermen werden von Barthelmess nicht genannt.

Auch die Auffassung Kostytschews betreffs der weiteren Differenzierung des Meristemrings wird leider nicht besprochen.

So werden dann in schematischen Zeichnungen (z.B. Fig. 17, 18, 19, 20b, 21b, 22) getrennte Bündel dargestellt. Sehr interessant sind in dieser Hinsicht die Figuren 26, 27, 28, wo ein Kreis von Bündeln photographiert worden ist, getrennt durch mehr oder weniger parenchymatische Markstrahlen!

Was die weitere Entwicklung des Gewebes zwischen den Blattspuren anbelangt, sagt Barthelmess: „Das Zwischenstück zwischen den beiden Bündeln liefert in der weiteren Entwicklung Stelengewebe, das die beiden Blattspuren verbindet und damit das hervorruft, was uns im fertigen Sprosz als Anlagerung erscheint“. Was nun unter „Anlagerung“ verstanden werden musz, ist mir nicht deutlich.

Was Kostytschew schreibt: „Die De Barysche Interpretation der beim Dickenwachstum der Dikotylenstämme stattfindenden Vorgänge erfuhr seitdem nicht die geringste Korrektion“, ist nicht ganz richtig. Haberlandt sagt ja in seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie“ (5. Aufl.): „Die Entstehung des Verdickungsringes“\*) der Stammorgane ist eine verschiedene. Sie knüpft in zahlreichen Fällen bereits an die primären Differenzierungsvorgänge in der Stammspitze an, während in anderen Fällen ein solcher Zusammenhang unterbleibt. Bei verschiedenen Pflanzen ist der Verdickungsring das Differenzierungsprodukt eines primär entstandenen Procamblumringes.“

Und Fitting schreibt im „Lehrbuch der Botanik für Hoch-

\*) Haberlandt nennt das Kambium „Verdickungsring“.

schulen" (15. Aufl. 1921), dasz man nach dem primären Bau des Stengels, der Entstehung des Kambiums und der Weise seiner Tätigkeit drei Typen unterscheiden könne. Diese Typen stimmen wenigstens in groszen Zügen mit den Typen K o s t y t s c h e w s überein.

So schreibt Fitting z.B. von seinem Typus 3: „Im Stengel entsteht bei der Umwandlung des primären Meristemgewebes zu Dauergewebe von vornherein nicht ein Kranz kollateraler Bündel, sondern ein ringförmiges Bündelrohr, das man fast als konzentrisches Bündel mit Innenxylem und mit zentralem Marke bezeichnen könnte. Dieses Rohr hat eine Schicht von embryonalem Gewebe zwischen Phloëm und Xylem, das spätere Kambium, und ist von sehr schmalen, spindelförmigen primären Markstrahlen durchsetzt oder kann auch alle primären Markstrahlen entbehren (so bei vielen Bäumen).“

Aber auch amerikanische Untersucher (u.a. E a m e s, J e f f r e y, S i n n o t und B a i l y) haben ernstliche Bedenken gegen die Vorstellung des Dickenwachstums, wie sie in S a c h s' Lehrbuch gegeben worden ist, geäuszt und zwar aus phylogenetischen Gründen.

E a m e s (1910) weist darauf hin, dasz S a c h s in seinem bekannten Schema den Holzstengel sich aus dem Krautstengel entwickeln lässt. S a c h s betrachtet den massiven Holzzylinder als das Ergebnis der Fusion eines Kreises getrennter Fibrovasalbündel, indem nämlich das Kambium sich quer durch das zwischenliegende Gewebe ausdehnt und dieses Interfaszikularkambium nach innen anfängt Xylem zu bilden.

Offenbar entsteht also der Holztypus-stengel sofort durch zugenommenes Dickenwachstum und Lignifikation eines Stengels, der in seiner ursprünglichen Struktur typisch krautartig war.

Obgleich es nie scharf formuliert worden ist, suggeriert also S a c h s' Schema, dasz der Krauttypus primär und der Holztypus sekundär sei; dasz also die holzigen Pflanzen aus den krautartigen entstanden sein sollten. „This widely accepted view is evidently not the correct one, however. On the contrary, the herbaceous stem seems to be the higher type, and its separate bundles appear to have been derived from the woody cylinder by reduction and by the dissection of the latter into a group of individual strands.“

Schon Hallier (1904) nahm an, dasz der Holztypus phylogenetisch älter sei als der Krauttypus. Er gab dafür aber keine Beweise.

E a m e s sagt: Es sind keine Fossile zweifellos krautartiger Pflanzen aus den ältern Erdperioden bekannt, was also darauf hinweist, dasz dieser Typus moderner ist. Ausserdem sind die jetzt noch lebenden Vertreter von Kryptogamengruppen, derenbaum-

artige Vertreter ihre Blütezeit im Palaeozoicum hatten, krautartig oder semi-krautartig in Habitus und Struktur. So vergleicht E a m e ; *Isoëtes* und *Lycopodium* mit den alten baumartigen *Lepidodendron*- und *Equisetum* mit den *Calamites*arten.

S i n n o t und B a i l y (1914) unterstützen die Meinung H a l l i e r s und E a m e s' und liefern hierfür weitere Beweise, die der Palaeobotanik, Phylogenie, Anatomie und der geographischen Verbreitung der verschiedenen Wachstumsformen der Dikotylen entnommen sind.

Sie erklären die Entstehung des Krauttypus aus der Veränderung klimatologischer Verhältnisse, wodurch das Kambium auf kurze Zeit tätig ist und bisweilen gar nicht mehr auftritt.

Sie weisen darauf hin, dasz der krautartige Stengel deshalb in groszen Zügen denselben Bau hat wie der erste Jahrring der verwandten Holzpfanzen.

J e f f r e y (1917) ist auch der Meinung, dasz ein ununterbrochener Holzkörper primär sei. Bei den primitiven Pflanzen (als Beispiel gibt er *Lepidodendron*) stehen die Markstrahlen nicht mit dem Mark in Verbindung, sondern enden in dem Protoxylem. Er findet denn auch den Namen Markstrahlen irreführend und spricht von Holzstrahlen.

J e f f r e y und seine Schule erklären die Entstehung des Krauttypus aus dem Holztypus folgendermassen: In der Nähe der eintretenden Blattspurbündel wird anstatt des Holzes Parenchym gebildet, dasz zur Ansammlung von Nährstoffen dient. Durch dieses „storage parenchyma“ wird also der massive Holzzylinder in getrennte Sektoren geteilt.

S i n n o t und B a i l y bekämpfen diese Auffasung J e f f r e y s, sie halten seine Erklärung für erkünstelt und meinen, dasz ihre Hypothese, nämlich die Verringerung der Kambialtätigkeit, viel einfacher und ungezwungen sei.

Aus obenstehendem ergibt sich, dasz wir uns jetzt — dank der Untersuchungen K o s t y t s c h e w s, C a r s t e n s' und namentlich H e l m s — eine deutliche Vorstellung der Entstehung des Leitungsgewebes im Stengelvegetationspunkt der Dikotylen machen können.

Am meisten abweichend von demjenigen, was bisher allgemein als feststehend angenommen wurde, ist wohl die Aussprache K o s t y t s c h e w s: das Interfaszikularkambium kann nur Parenchym und kein Leitungsgewebe bilden.

Auch über dieses Problem bestanden schon früher Meinungsverschiedenheiten.

S c h a c h t behauptete in seinem Lehrbuch (1858) hauptsächlich

anlässlich seiner Untersuchungen der Stengelentwicklung bei *Urtica dioica*: „Wir haben somit durch die Nessel vier Hauptgesetze für das Wachsthum des dicotylenen Stammes gewonnen: 1. Der Stamm verdickt sich durch Zellenbildung im Cambiumring. 2. Die Gefässbündel verdicken sich vermittelst ihres eigenen Cambiums, wenn selbiges im Verdickungsringe liegt. 3. Der Cambiumring bildet aus sich keine neuen Gefässbündel. 4. Der Verdickungsring erzeugt nur Parenchym, das Cambium des Gefässbündels entwickelt dagegen auch Holz-, Bast-, und Gefässzellen.“

Von Mohl (1858) widersetzte sich dieser Ansicht. Er wies auf die sekundär auftretende Verzweigung des Gefässbündel hin, die nur durch Verwandlung von Markstrahlen in Gefäße entstanden sein können. Weiter wies er auf die Stengelentwicklung der von Karstens untersuchten *Banistra nigrescens* und von *Impatiens* hin und auf die Untersuchungen Hartigs, der die Entwicklung neuer Gefässbündel im Kambium von *Cucurbita* beschrieben hat.

In dieser Frage hat Kostytschew sich auf die Seite Schachts gestellt.

Beim Studium der Literatur fällt auf, dasz es nicht nur viele Untersucher gibt, die die Namen Verdickungsring, Kambiumring und Prokambiumring durcheinanderwürfeln, aber auch dasz man unter Holz und Bast nicht immer dasselbe versteht, was auch wohl mit Ursache scharfer Meinungsverschiedenheiten ist.

Im Gegensatz offenbar zu Kostytschew fassen viele diese Namen auf als topographische Begriffe und nennen sämtliches sekundäre Gewebe, das durch die Kambiumtätigkeit nach innen gebildet wird: Holz, und was nach auszen entsteht: Bast.

Fitting betont das noch einmal ausdrücklich in dem „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen“ (15. Aufl. 1921).

Auch Nägele fühlte diese Schwierigkeit und führte deshalb die Namen Xylem und Phloëm als topographische Begriffe ein.

Der Zweck meiner Untersuchung war, anlässlich der Veröffentlichungen Kostytschews und Helm's, noch einmal genau den Bau einiger Dikotylenstengel zu studieren und namentlich das sekundäre Dickenwachstum einiger von Helm untersuchten Pflanzen nachzuforschen, weil dieser sich nur auf die Untersuchung des Vegetationspunktes beschränkt hatte.

Als erstes Objekt wurde gewählt: *Veronica speciosa*. Hier fand sich, wie von Kostytschew und Helm beschrieben worden ist, ein geschlossener Prokambiumring, der an allen Stellen nach innen Holz und nach auszen Bast bildet. Getrennte Gefässbündel werden hier also nicht gebildet. Wohl entwickeln sich einige Teile des Prokambiumringes unter korrelativem Einflusz der Blätter an-

fänglich stärker als das zwischenliegende Gewebe.

Auch das zweite Objekt: *Arabis albida* brachte keine neuen Tatsachen, so dasz eine Beschreibung dieser Pflanze hier unterbleiben kann.

Die volle Aufmerksamkeit wurde nun den zu der Gruppe A. 2. K o s t y t s c h e w s gehörigen Pflanzen gewidmet, also denjenigen Pflanzen, die im primären Meristemring getrennte Gefäszbündel bilden, während die zwischenliegenden Teile des Ringes sich in Parenchym verwandeln, in welchem sich dann später das Interfaszikularkambium entwickelt.

Über das sekundäre Dickenwachstum dieser Pflanzen besteht ja ein tiefgehender Unterschied zwischen der Ansicht K o s t y t s c h e w s und der bisher als allgemeingültig angenommenen Theorie von D e B a r y und S a c h s.

Ich habe nun durch diese Untersuchung versucht, eine entscheidende Antwort zu geben auf die Frage: liefert das Interfaszikularkambium nur Parenchym, oder kann es auch Leitungsgewebe bilden?

## KAPITEL II.

### Methodik.

Von jeder zu untersuchenden Art wurden die Pflanzen zu gleicher Zeit im botanischen Garten des Laboratoriums für Technische Botanik in Delft ausgesät. Sie wuchsen unter möglichst denselben äusserlichen Umständen auf.

Die Objekte wurden nach Juel fixiert und aufbewahrt in 80 prozentigem Alkohol. Zum Schneiden wurden sie in üblicher Weise via Alkohol und Xylol in Paraffin (Schmelzpunkt 52°—54°) eingeschmolzen.

Objekte, die durch harte Sklerenchymbündel oder durch Bildung von viel Holz, wie die basalen Teile alter Stengel, Schwierigkeiten beim Schneiden verursachten, wurden während einiger Wochen in Fluorwasserstoffsäure gelegt, danach gründlich ausgewaschen und dann erst in Paraffin eingebettet.

Geschnitten wurde mit dem kleinen Zimmermann-Minotschen Mikrotom, woran ein Band für Serienschnitte befestigt worden war.

Die Dicke der Schnitte wechselte je nach dem Material von 5 bis 20  $\mu$ .

Präparate junger Stengelteile, die viel meristematisches Gewebe enthielten, wurden, wie H e l m e s tat, mit Hämatoxylin nach E h r l i c h gefärbt und mit Eosin nachgefärbt (Zellwand-, Plasma-, Kernfärbung).

Tab. XII

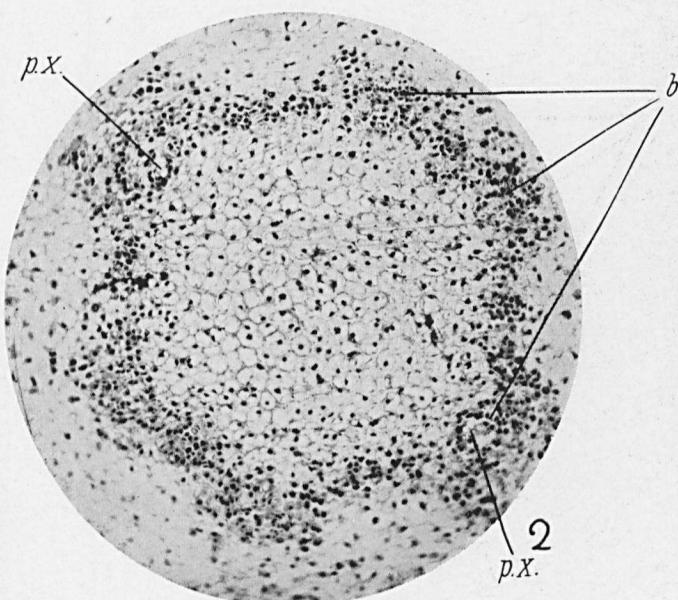
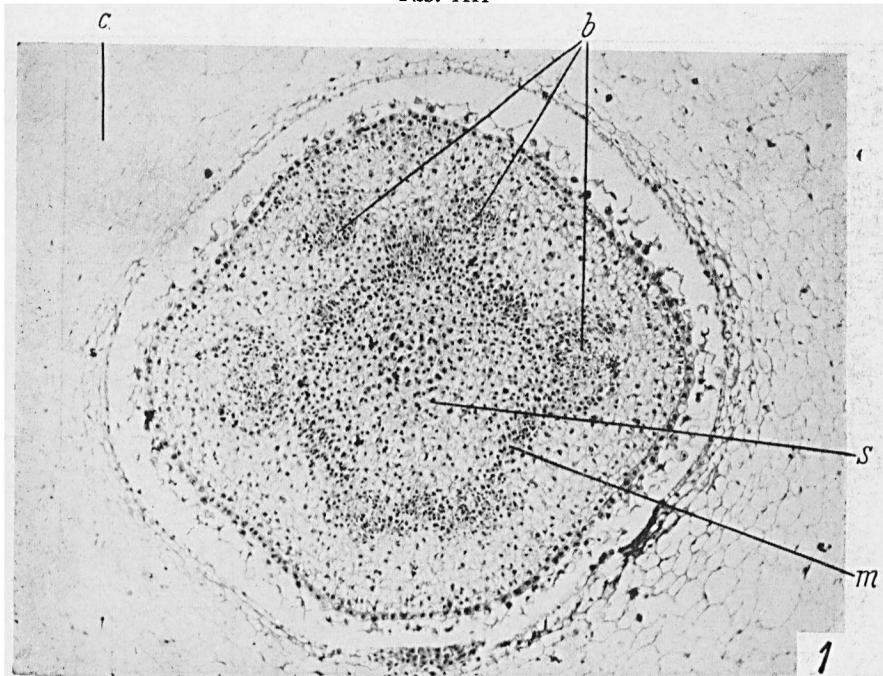


PHOTO 1. *Helianthus annuus*. Vergr. 83  $\times$ . c = aneinandergewachsene Kotyledonenbases; s = Stengelquerschnitt; m = Meristemring, in dem sich bereits verschiedene Prokambiumbündel differenziert haben; b = Bündel des ersten Blattpaars.

PHOTO 2. *Helianthus annuus*. Querschnitt durch das erste Internodium einer Keimpflanze. Vergr. 117  $\times$ . b = Bündel des ersten Blattpaars; p.X. = primäres Xylem dieser Bündel.

Tab. XIII

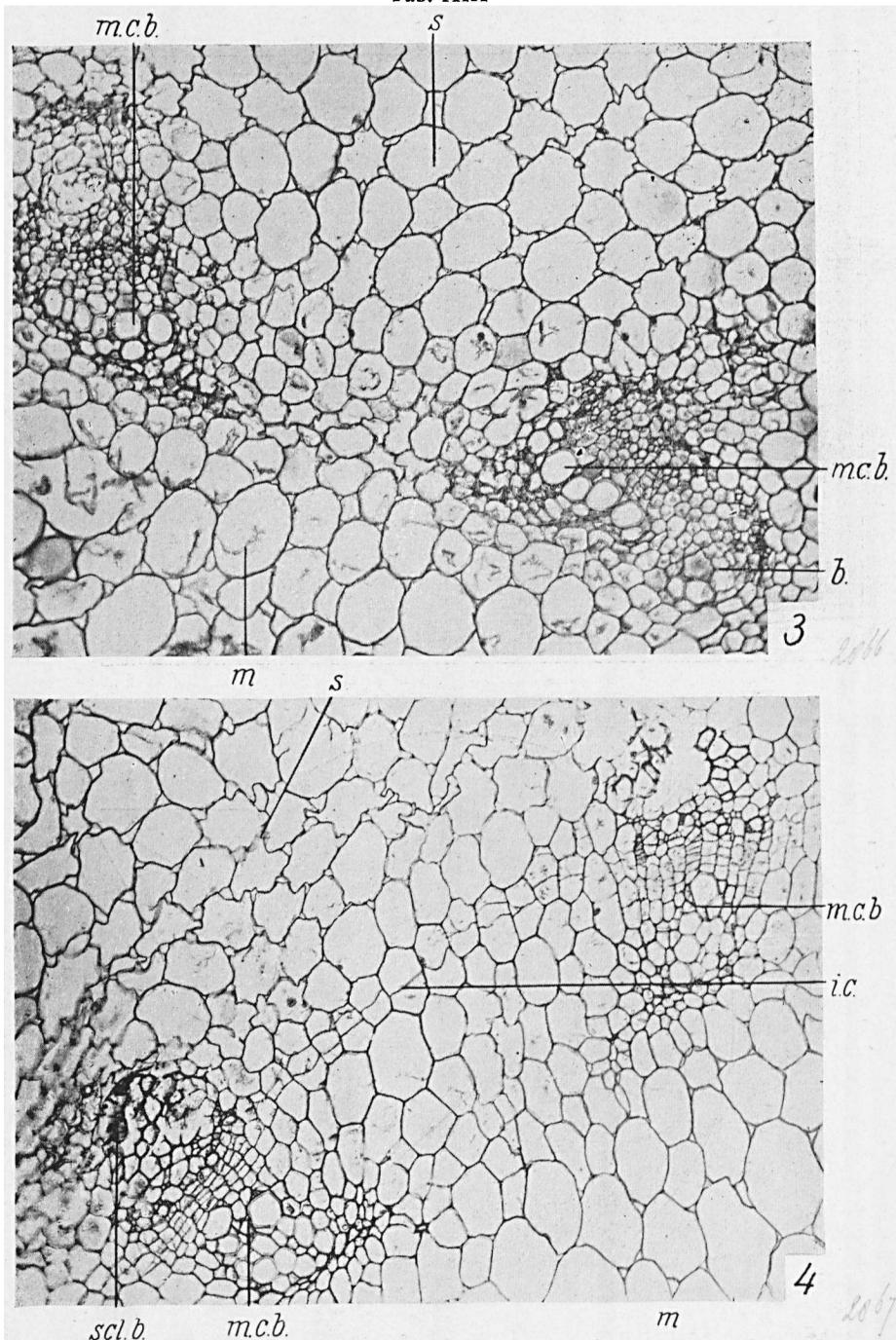


PHOTO 3. *Helianthus annuus*. Hypokotyl. Vergr. 160  $\times$ . Das Interfaszikularkambium ist noch nicht vorhanden. mcb = mediane Kotyledonenbündel; b = von den Blättern herstammendes Bündelchen; m = Mark; s = Rinde.

PHOTO 4. *Helianthus annuus*. Hypokotyl. Vergr. 160  $\times$ . Anlage des Interfaszikularkambiums. mcb = mediane Kotyledonenbündel; m = Mark; s = Rinde; ic = Interfaszikularkambium.

Tab. XIV

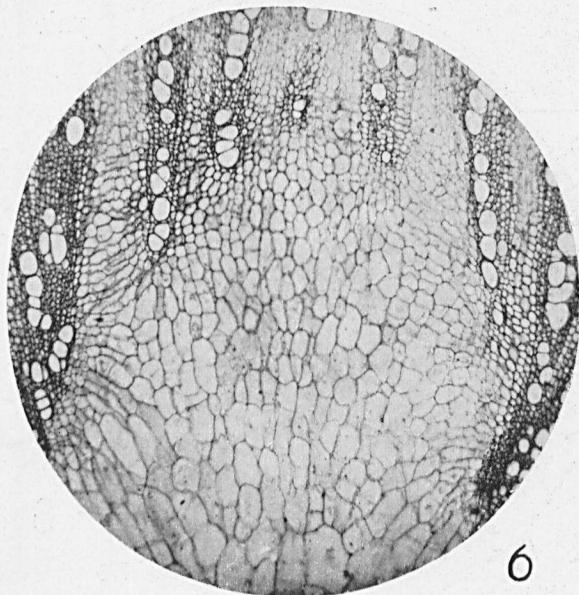
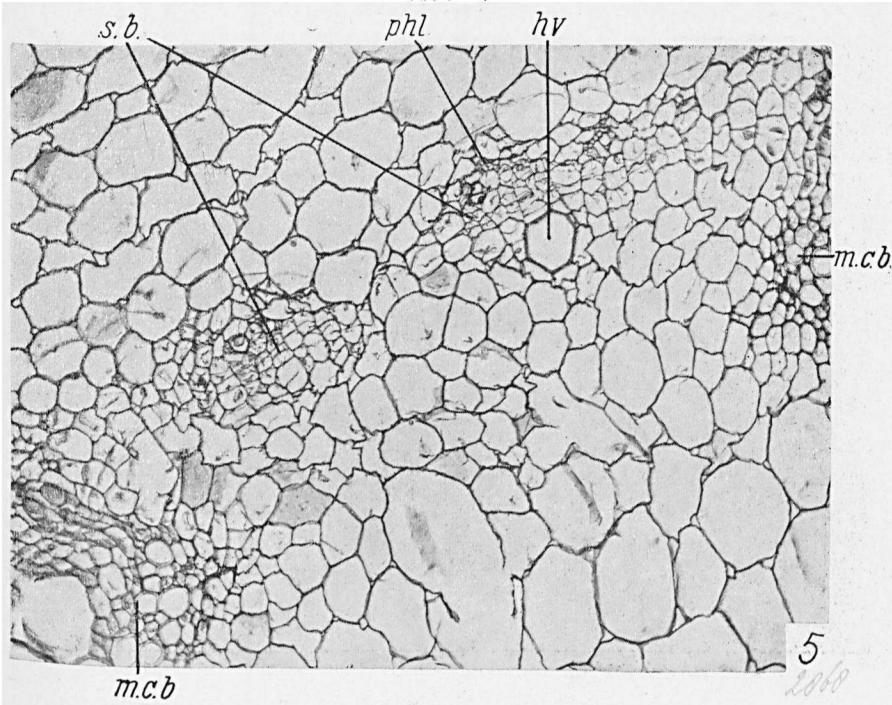


PHOTO 5. *Helianthus annuus*. Hypokotyl. Vergr. 160  $\times$ . mcb = mediane Kotyledonenbündel; sb = vom Interfaszikulkambium gebildete sekundäre Bündel; hv = Holzgefäß und phl = Phloëm eines sekundären Bündels.

PHOTO 6. *Helianthus annuus*. Hypokotyl. Vergr. 28  $\times$ . Alle Bündel auf diesem Bilde sind sekundäre Bündel, vom Interfaszikulkambium in dem Markstrahl zwischen den beiden medianen Kotyledonenbündeln gebildet.

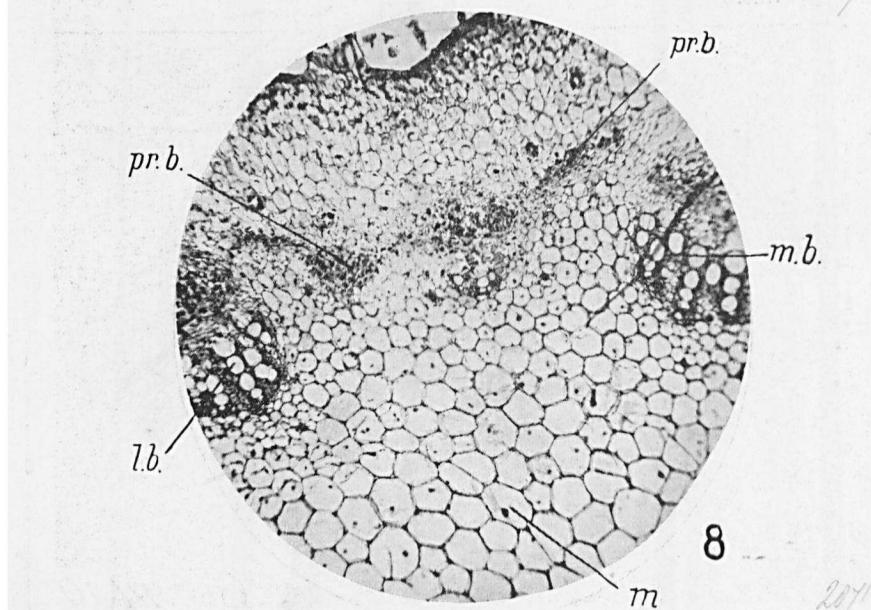
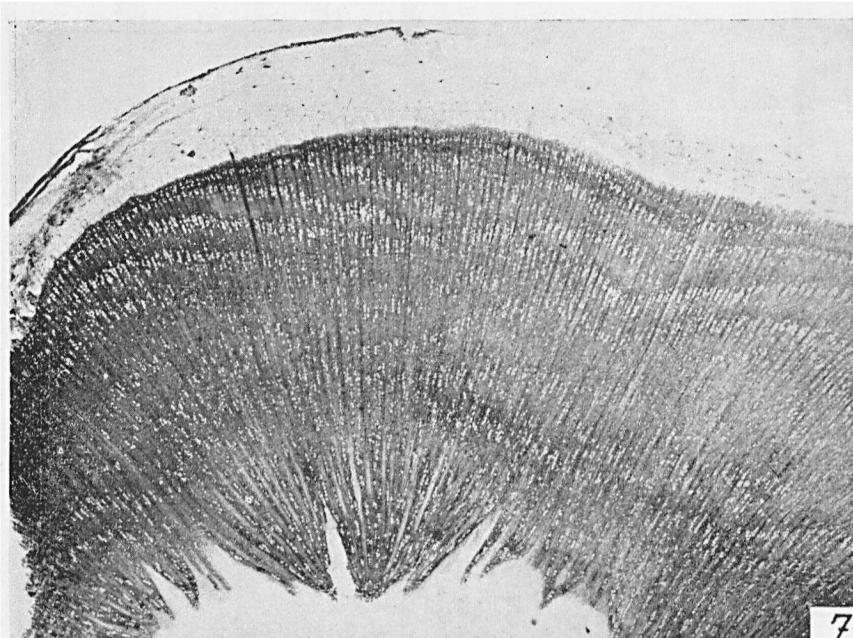


PHOTO 7. *Helianthus annuus*. Hypokotyl einer erwachsenen Pflanze. Vergr.  $4\frac{1}{3} \times$ . Durch die radiale Tätigkeit des Kambiums ist hier ein massives Holzgewebe gebildet.

PHOTO 8. *Helianthus annuus*. Erstes Internodium. Vergr.  $80 \times$ . mb = eines der medianen Bündel des ersten Blattpaars; lb = eines der lateralen Bündel des ersten Blattpaars; prb = mehr oder weniger prokambiale Bündel; m = Mark.

Tab. XVI

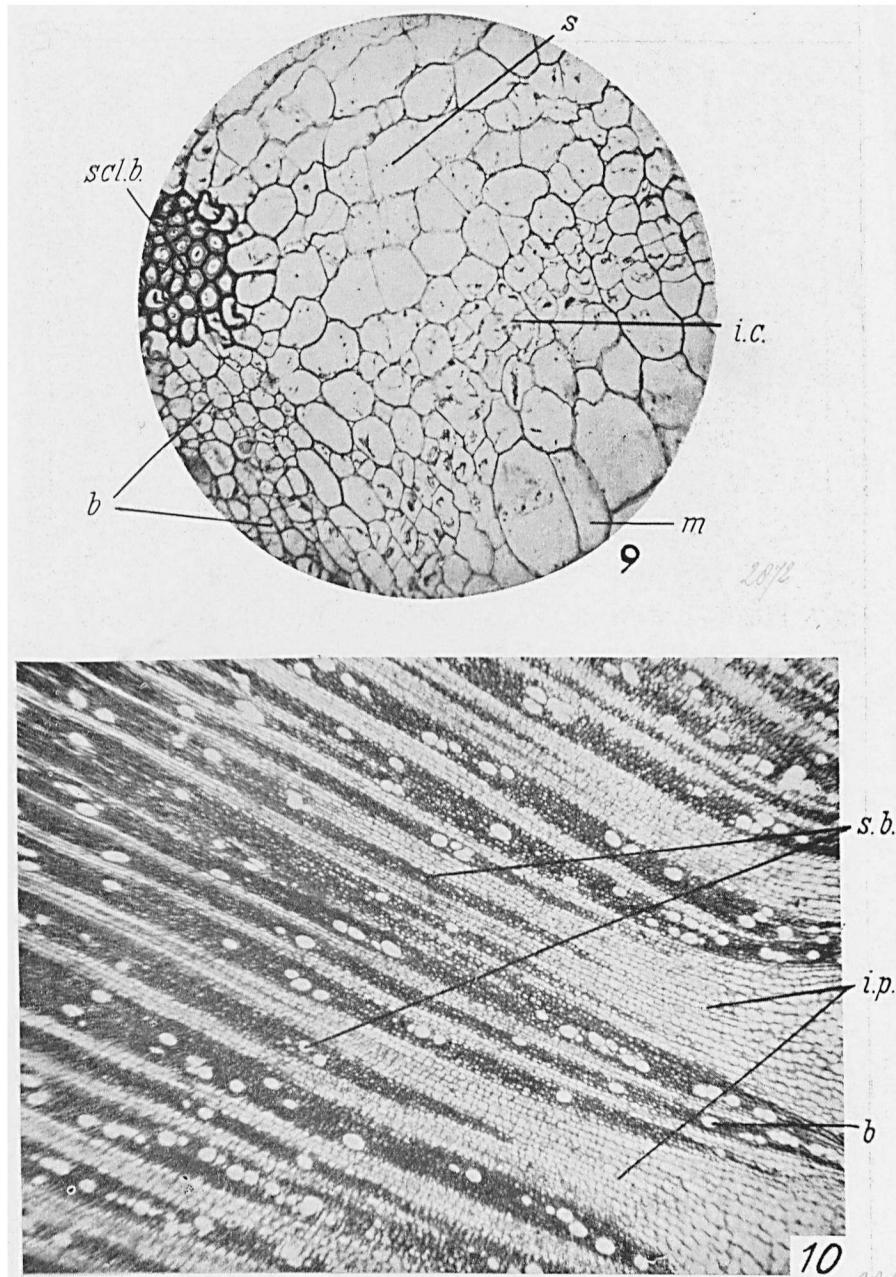


PHOTO 9. *Helianthus annuus*. Erstes Internodium. Vergr. 167  $\times$ . b = eine der sechs Blattspuren des ersten Blattpaars; sclb = Sklerenchymbündel; ic = Interfaszikulkambium; m = Mark; s = Rinde.

PHOTO 10. *Helianthus annuus*. Erstes Internodium einer erwachsenen Pflanze. Vergr. 25  $\times$ . b = eine der sechs Blattspuren des ersten Blattpaars; ip = vom Interfaszikulkambium gebildetes Parenchym; sb = vom Interfaszikulkambium gebildete sekundäre Bündel.

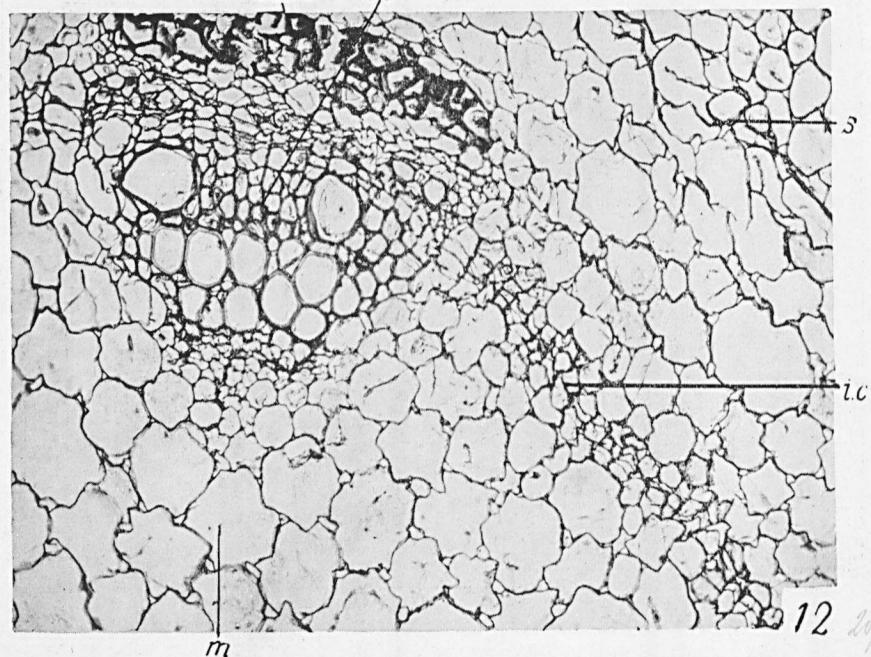
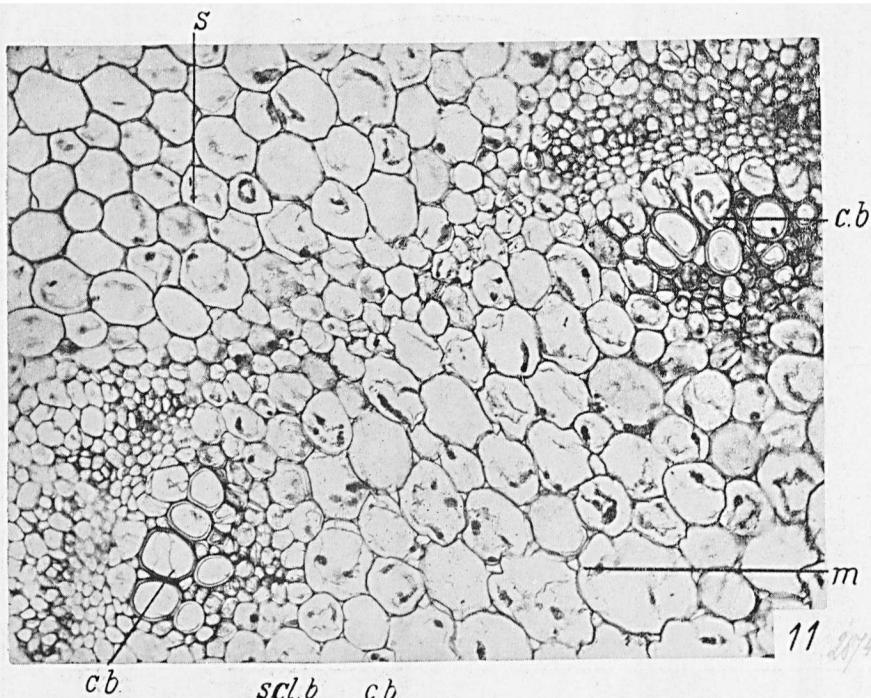


PHOTO 11. *Ricinus communis*. Hypokotyl. Vergr. 160  $\times$ . Das Interfaszikularkambium ist noch nicht vorhanden. cb = Kotyledonenbündel; m = Mark; s = Rinde.

PHOTO 12. *Ricinus communis*. Hypokotyl. Vergr. 163  $\times$ . Anlage des Interfaszikularkambiums. cb = Kotyledonenbündel; sclb = Sklerenchymbündel; ic = Interfaszikularkambium; m = Mark; s = Rinde.

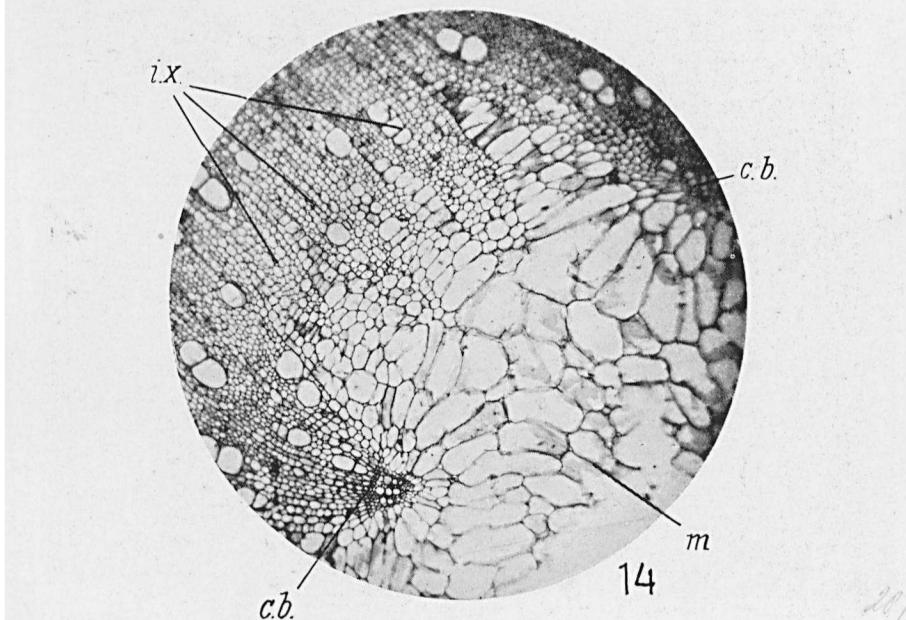
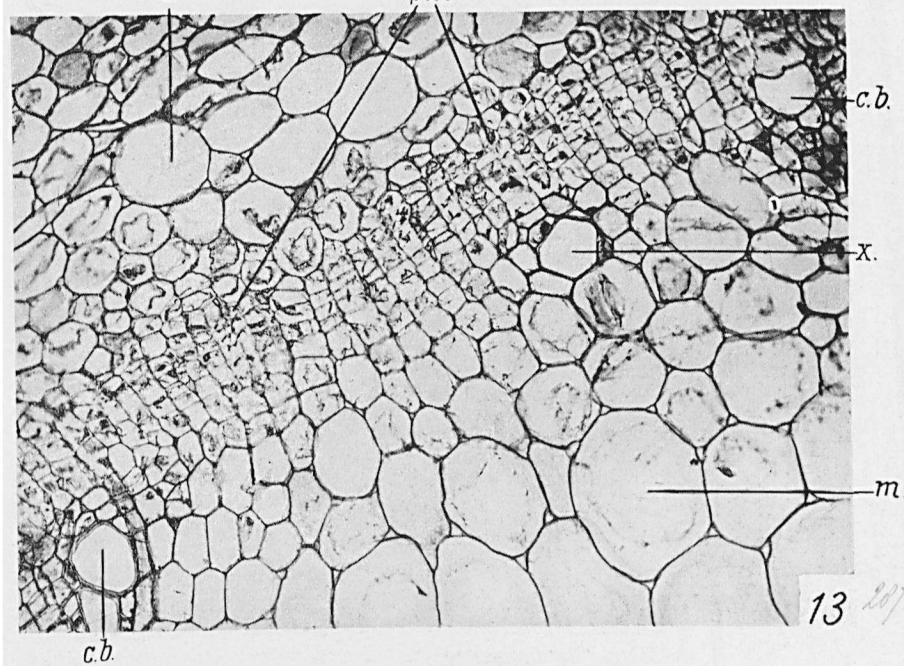


PHOTO 13. *Ricinus communis*. Hypokotyl. Vergr. 163  $\times$ . cb = Kotyledonenbündel; m = Mark; s = Rinde; phl = sekundäres Phloëm und x = sekundäres Xylem, vom Interfaszikularkambium gebildet.

PHOTO 14. *Ricinus communis*. Hypokotyl. Vergr. 35  $\times$ . cb = Kotyledonenbündel; m = Mark; ix = vom Interfaszikularkambium gebildetes Xylem.

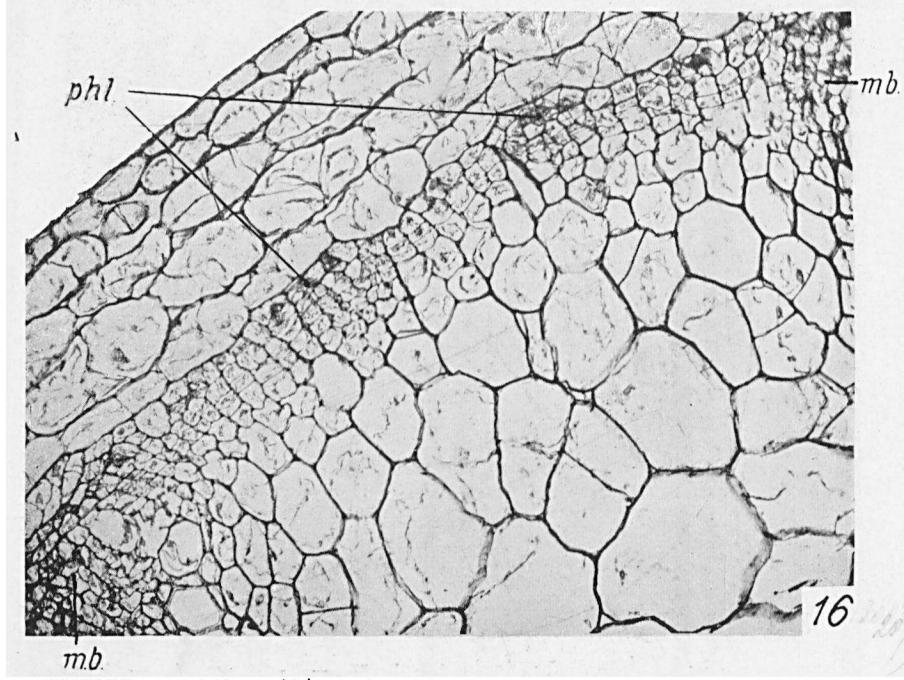
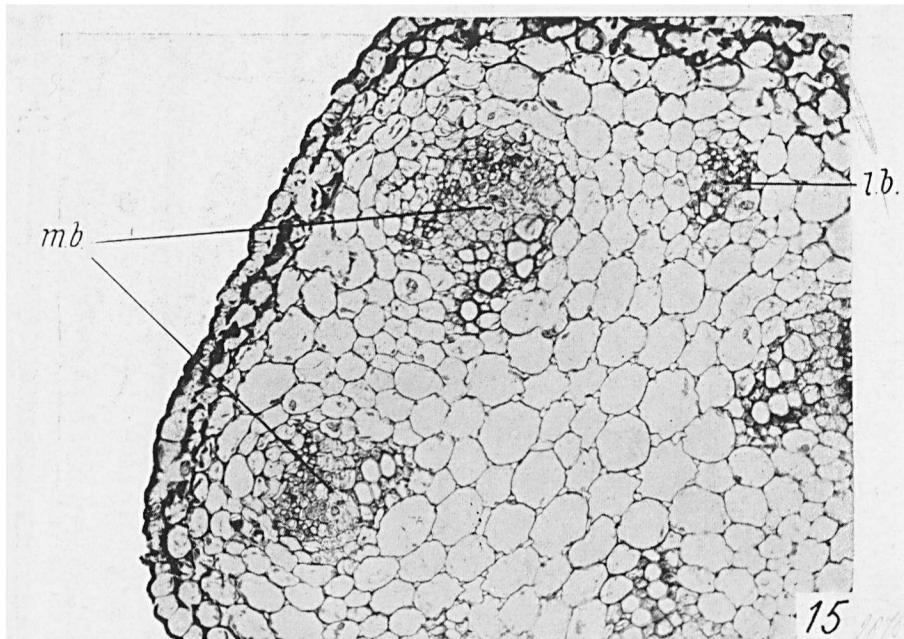


PHOTO 15. *Bidens chrysanthemoides*. Hypokotyl. Vergr. 160  $\times$ . mb = mediane Kotyledonenbündel; lb = laterale Kotyledonenbündel.  
 PHOTO 16. *Bidens chrysanthemoides*. Hypokotyl. Vergr. 163  $\times$ . mb = mediane Kotyledonenbündel; phl = vom Interfaszikulkambium gebildetes Phloëm.

Tab. XX

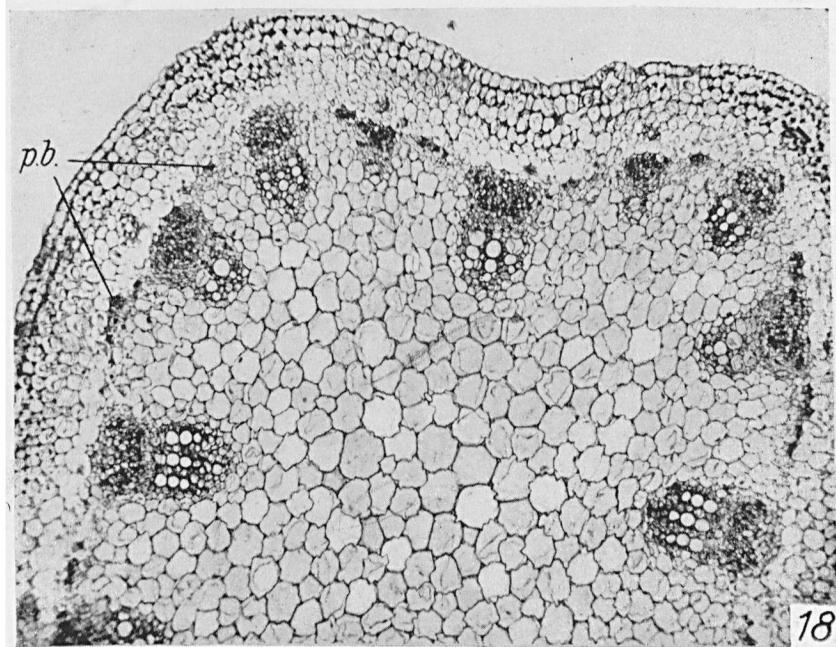
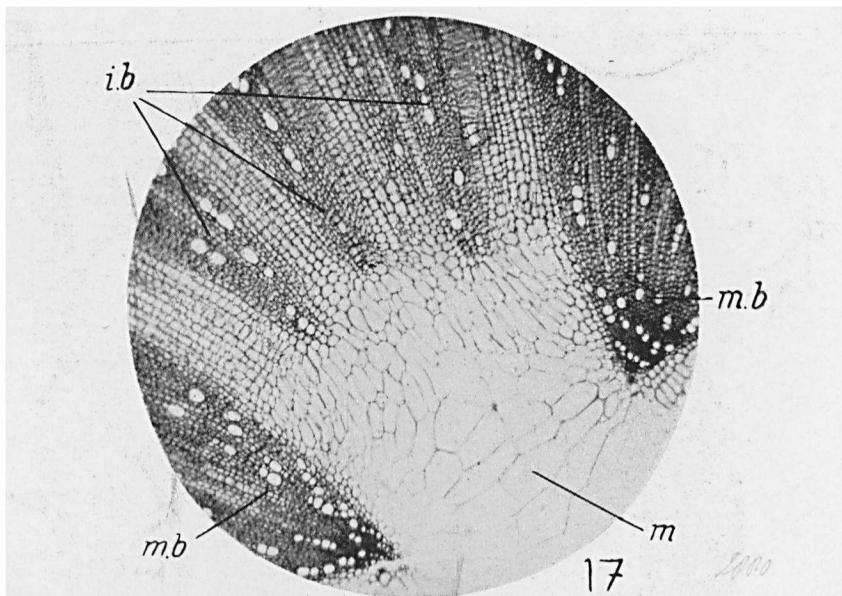


PHOTO 17. *Bidens chrysanthemoides*. Hypokotyl. Vergr. 30 X. mb = mediane Kotyledonenbündel; ib = vom Interfaszikularkambium gebildete Bündel; m = Mark.

PHOTO 18. *Bidens chrysanthemoides*. Erstes Internodium. Vergr. 70 X. pb = prokambiale Bündel.

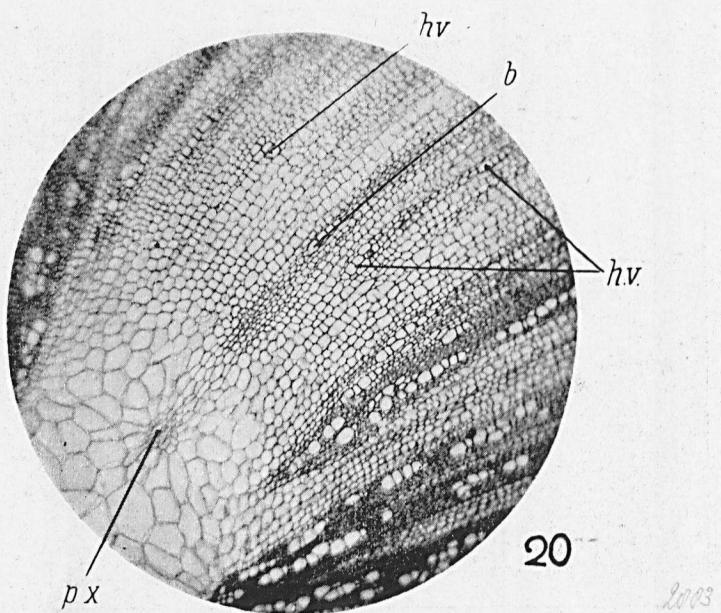
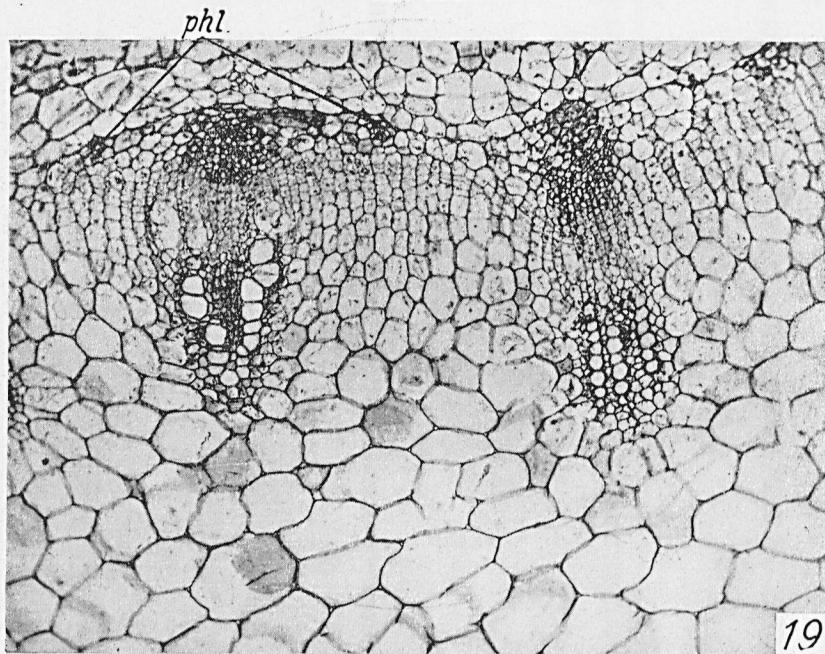
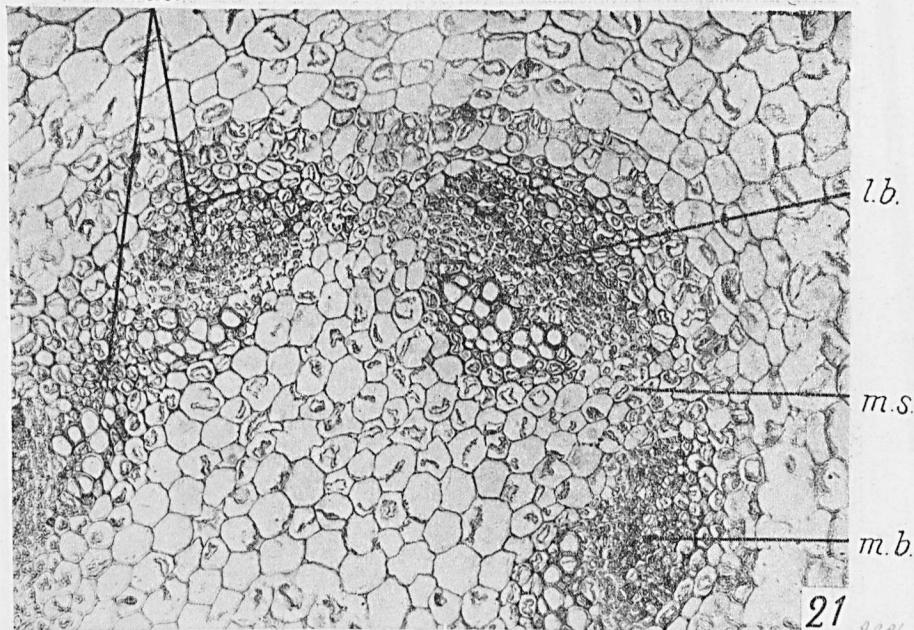


PHOTO 19. *Bidens chrysanthemoides*. Erstes Internodium. Vergr. 70 X  
phl = Phloëmbündel.

PHOTO 20. *Bidens chrysanthemoides*. Erstes Internodium. Vergr. 30 X  
b = Blattspur des ersten Blattes; px = primäres Xylem dieses Bündels  
hv = vom Interfaszikulkambium gebildete Gefäsze.

m.b.

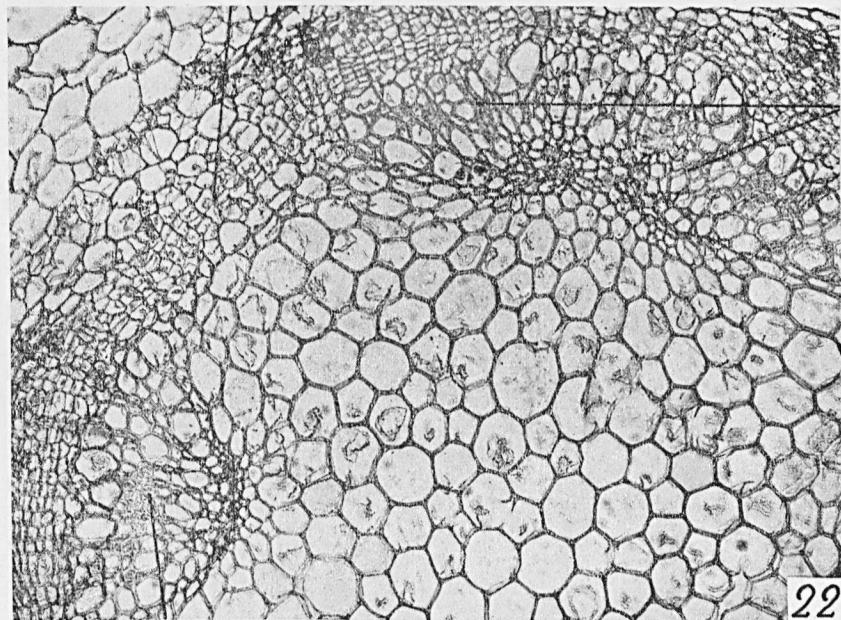


21

2004

i.c.

m.b.



22

2005

l.b.

PHOTO 21. *Carthamus tinctorius*. Hypokotyl. Vergr. 200  $\times$ . mb = mediane Kotyledonenbündel; lb = laterale Kotyledonenbündel; ms = parenchymatischer Markstrahl.

PHOTO 22. *Carthamus tinctorius*. Hypokotyl. Vergr. 170  $\times$ . mb = mediane Kotyledonenbündel; lb = laterale Kotyledonenbündel; ic = Interfaszikularkambium.

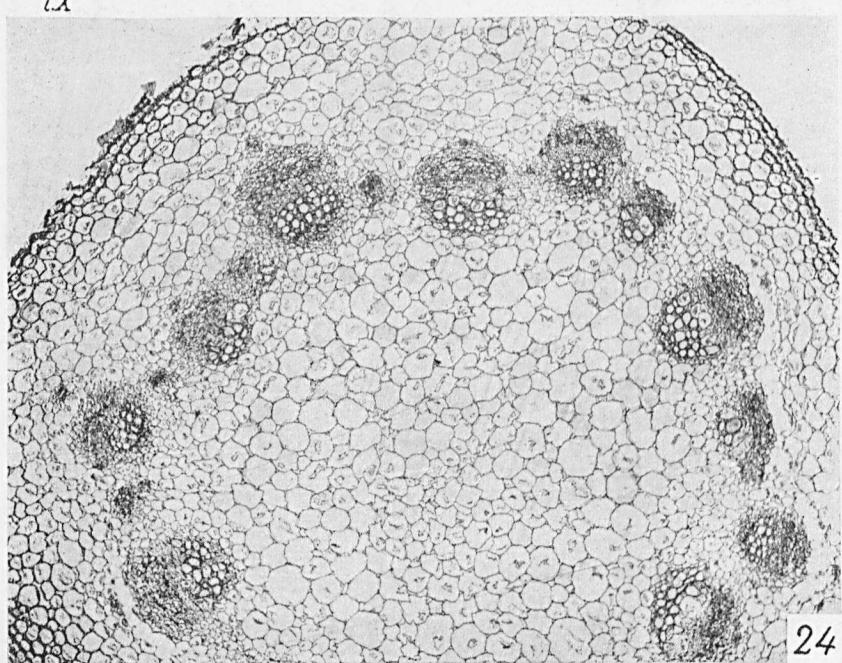
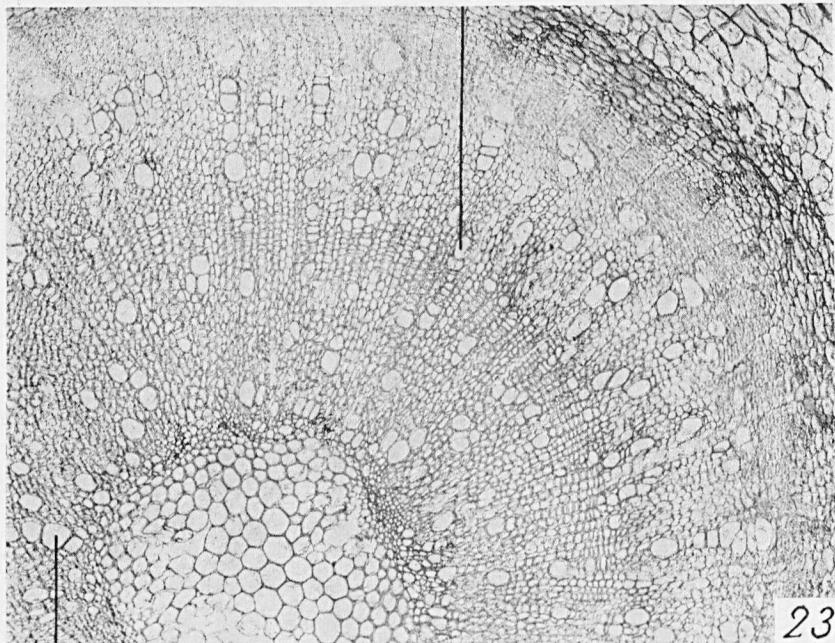


PHOTO 23. *Carthamus tinctorius*. Hypokotyl. Vergr. 73 X. ix = vom  
Interfaszikularkambium gebildetes Holz.

PHOTO 24. *Carthamus tinctorius*. Erstes Internodium. Vergr. 70 X.

Tab. XXIV

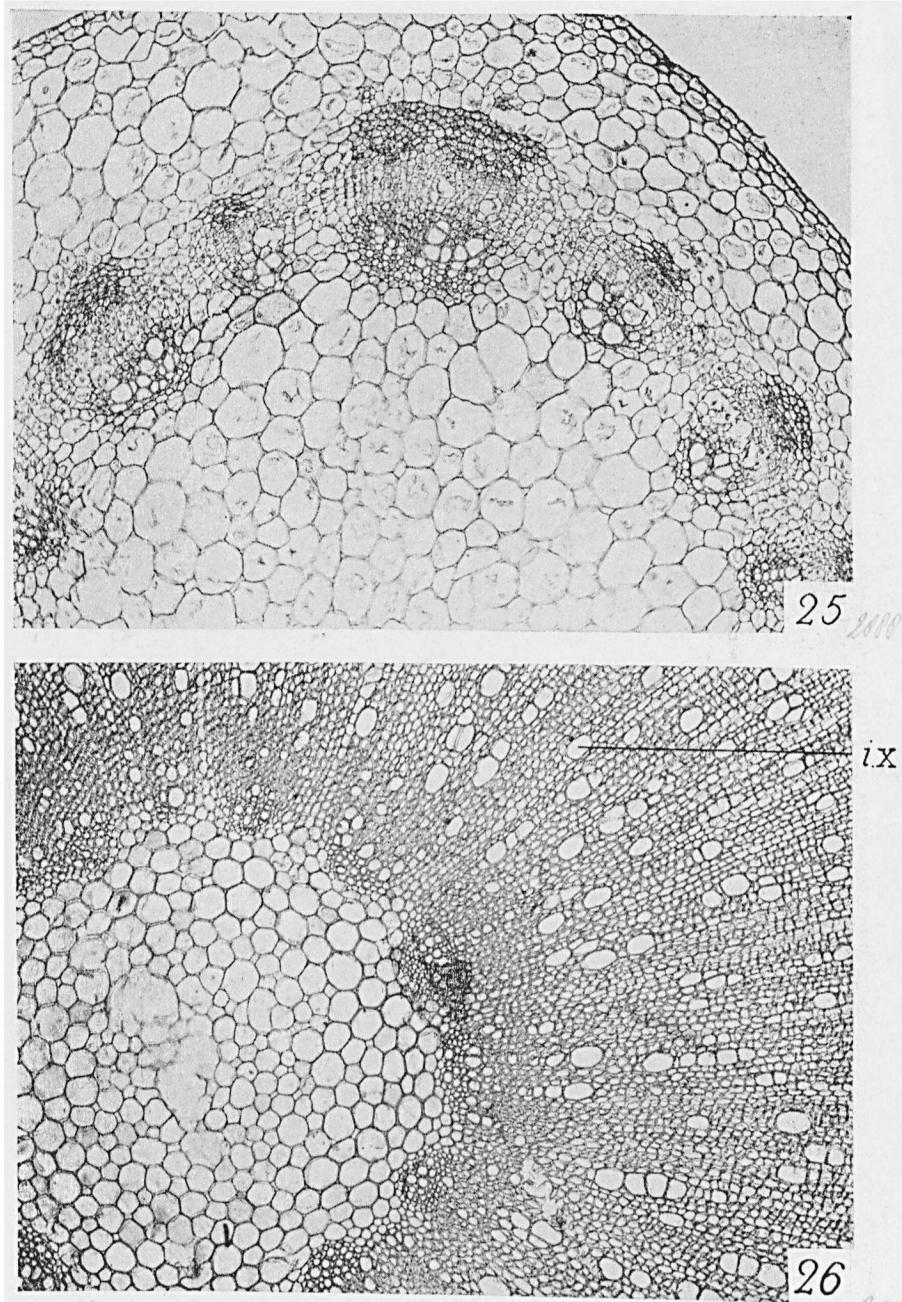


PHOTO 25. *Carthamus tinctorius*. Erstes Internodium. Vergr. 70 X.

PHOTO 26. *Carthamus tinctorius*. Erstes Internodium. Vergr. 67 X

ix = vom Interfaszikularkambium gebildete Gefäsze.

Sehr gute Resultate wurden auch erzielt, indem die jungen Zellwände mit Tannin und Eisenchlorid gefärbt wurden und das Präparat nachgefärbt mit Eosin. Durch die Tannin- und Eisenchloridfärbung treten die Zellwände besonders deutlich hervor und es ist denn auch ganz unnötig, den protoplasmatischen Inhalt der Zellen zu entfernen, wie Kostytischew es für notwendig hielt, um den Verlauf der Zellwände im Vegetationspunkte deutlich sehen zu können.

Wo Verholzung festgestellt werden musste, wurde mit Saffranin gefärbt.

Die Mikrophotographien sind mit den Apparaten des Laboratoriums für Technische Botanik in Delft hergestellt.

Die Nummerierung der Internodien ist immer von unten nach oben geschehen. Das epikotile Internodium ist also genannt erstes Internodium, das darauf folgende: zweites Internodium usw.

### KAPITEL III.

Der Bau und das sekundäre Dickenwachstum von *Helianthus annuus* L.

#### I. Der Bau der Keimpflanze.

Der Hauptzweck dieser Untersuchung ist, nachzuforschen, wie durch sekundäre Abänderungen von Hypokotyl und unteren Internodien von *Helianthus annuus* aus der krautartigen Keimpflanze die holzartige Konsistenz des erwachsenen Stengels entsteht.

Es ist also an erster Stelle notwendig, eine genaue Vorstellung von dem primären Bau des unteren Stengelteils dieser Pflanze zu haben.

Chauvaud (1911) und Lenoir (1920) haben auch das Hypokotyl von *Helianthus*-keimpflanzen untersucht, aber sie achteten dabei mehr auf den Verlauf der Gefäße in den Bündeln und die Änderungen, welche beim Uebergang von Wurzel nach Hypokotyl stattfinden.

Ich habe nun eine lückenlose Serie Querschnitte einer Keimpflanze angefertigt, von welcher nur das Hypokotyl gut entwickelt war. Die Länge des Hypokotyls war 3 cm, während die Dicke etwa 2 mm betrug. Die Kotyledonen berührten einander noch mit ihren oberen Seiten.

Aus den Querschnitten zeigt sich, dasz — ausser den gut entwickelten Kotyledonen — bereits zwei Blattpaare in embryonalem Zustand vorhanden sind.

Der Vegetationspunkt und das zweite (oberste) Blattpaar sind von den aneinander gewachsenen Bases der ersten Blätter umgeben, während dieses Ganze wieder von einer Hülse, gebildet durch die basalen Teile der Kotyledonen, geschützt wird.

Das zweite Blattpaar besteht groszenteils noch aus meristematischem Gewebe, das sich stark gefärbt hat. Da das Parenchym bereits anfängt sich zu differenzieren, sind die drei Zellengruppen, welche die Blattbündel bilden werden, bereits zu unterscheiden.

Beim ersten Blattpaar ist das Parenchym schon gut entwickelt und hat das Xylem der medianen Blattbündel bereits einige Gefäsze.

Der Bau des Vegetationspunktes stimmt ungefähr mit der Beschreibung Helm's überein, der *Helianthuspflanzen* untersuchte, von welchen ausser dem Hypokotyl, bereits wenigstens vier Internodien gut entwickelt waren.

Unter dem flachen Vegetationspunkte ist ein Ring zu sehen, der sich durch eine etwas dunklere Farbe von Mark und Rinde unterscheidet: der primäre Meristemring. Jedoch ist diese Zone bei meinen Präparaten nicht so scharf vom umliegenden Gewebe zu unterscheiden, wie die Zeichnung Helm's vermuten liesze.

Um den primären Meristemring herum liegen die sechs ebenfalls dunkel gefärbten Blattspurbündel des zweiten Blattpaares.

In den folgenden Schnitten werden die Umrisse dieser Blattspuren weniger scharf und treten diese in den Ring.

Unggefähr  $60 \mu$  unter dem Vegetationspunkt werden auch die sechs Bündel des ersten Blattpaares im Ringe aufgenommen (Photo 1). (Tab. XII).

Photo 2 (Tab. XII) gibt einen Schnitt durch das erste Internodium,  $80 \mu$  unter dem Querschnitt, welche Photo 1 darstellt. Die Bündel des ersten Blattpaares sind nun ganz in den Ring getreten und in diesem deutlich als Prokambiumbündel zu unterscheiden, in welchen das primäre Xylem sich bereits zu entwickeln anfängt (Photo 2 px).

Mehr nach unten schreitet die Differenzierung des Ringes immer weiter. Einige Teile werden parenchymatisch, so dasz in der untern Hälfte des ersten Internodiums der Ring verteilt wird in einzelne Bündel, welche durch parenchymatische Markstrahlen getrennt sind.

Inzwischen ist das Ende des  $0,3$  mm langen ersten Internodiums erreicht. Im unstersten Knoten näheren sich sechs Kotyledonenbündel dem Ringe von Prokambiumbündel und wir kommen an das Hypokotyl.

Alexandrov und Alexanova (1929b) beschreiben den Bündelverlauf im Hypokotyl einer *Helianthus*-Keimpflanze folgenderweise (S. 96): „Sechs zu drei symmetrisch gelegene Bündel sind in das Achsenorgan sichbettende Stränge zweier Keimblättchen. Die

Hauptstrangspuren mit abgerundeten Massiven des Bündelholzteils sind einander zugekehrt. „Die Seitenstrangspuren wenden sich mit ausgedehnten Xylemteilen den Seitenstrangspuren eines andern Keimblättchens zu.“ In ihren Figuren 5, 6 und 7, die schematische Querschnitte durch das Hypokotyl darstellen, sind die Bündel mit Ziffern, welche die gegebene Beschreibung verdeutlichen, bezeichnet.

Diese Darstellung des Sachverhaltes ist aber nicht richtig. Dies ergibt sich schon aus der Tatsache, dasz etwas über dem ersten Knoten die Bündel, welche von *Alexandrov* und *Alexandrov* als „Hauptstrangspuren“ bezeichnet werden, gerade vor den Hauptbündeln des ersten Blattpaars eintreten, was nicht in Uebereinstimmung wäre mit der dekussierten Stellung der Kotyledonen und des ersten Blattpaars.

Verfolgen wir aber den Verlauf der Bündel in den Kotyledonen, dann sehen wir, dasz in dem Mediannerv zwei grosze parallele Bündel laufen, während mehr nach dem Rande hin sich kleinere Gefäsbündel vorfinden. Mehr nach unten verschmelzen diese kleineren Bündel mit einander zu einigen groszen lateralen Bündeln. Gerade unter der Stelle, wo die Bases der Kotyledonen mit einander verwachsen sind, vereinigen sich die lateralen Bündel beider Kotyledonen auf beiden Seiten zu einem groszen Gefäsbündel (sieh Fig. I.).

Es zeigt sich also, dat die sechs Bündel, welche wir auf dem Querschnitt des Hypokotyls sehen, aus den vier gepaarten Medianbündeln der Hauptnerven der Kotyledonen (welche also von *Alexandrov* und *Alexandrov* mit Unrecht „Seitenstrangspuren“ genannt werden) bestehen, und aus zwei groszen Bündeln, welche jedes für sich entstanden sind durch Verschmelzung der Seitensträngen der aneinander grenzenden Hälften der zwei Kotyledonen (die „Hauptstrangspuren“ *Alexandrov*s und *Alexandrov*s). Fig. I. VI zeigt deutlich die gegenseitige Stellung dieser sechs Bündel.

Die zwei groszen lateralen Bündel stehen nun unter den Medianbündeln des ersten Blattpaars. Letztere spalten sich denn auch im untersten Knoten in zwei Teile um den lateralen Kotyledonenbündeln Raum zu schaffen.

Von diesen groszen Seitenbündeln der Kotyledonen haben sich schon vor Eintritt in den Ring zwei Prokambiumbündel abgezweigt, die schräg nach unten laufen und ein wenig weiter mit den Zweigen der gespaltenen Medianbündel des ersten Blattspaares verschmelzen.

Im obersten Teile des Hypokotyls, hart unter dem ersten Knoten, zeigt sich nun ein Kreis von sechs groszen Bündeln, die von den beiden Kotyledonen herstammen. In den Zwischenräumen der medianen und lateralen Kotyledonenbündel liegen eine Anzahl von

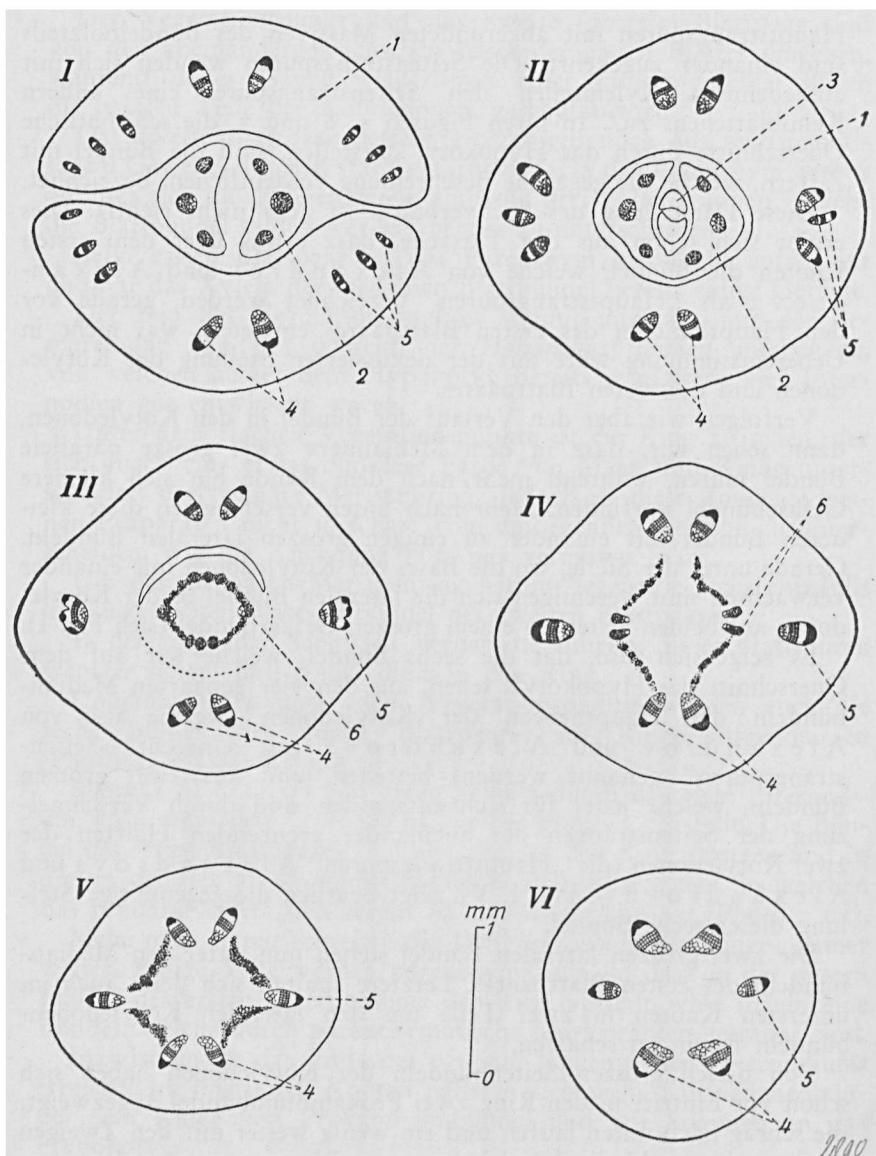


FIG. 1. Querschnitte durch eine *Helianthus*-Keimpflanze die auf verschiedener Höhe angefertigt sind. 1. Kotyledonen; 2. erstes Blattpaar; 3. zweites Blattpaar; 4. mediane Kotyledonenbündel; 5. laterale Kotyledonenbündel; 6. Mittenbündel des ersten Blattpaars (die sich bei IV gespalten haben).

kleinern Bündeln, die von den Blättern herstammen. Sämtliche Bündel sind durch parenchymatische Markstrahlen von einander getrennt.

Die kleinen Bündel laufen seitwärts schräg nach unten und nähern sich so den Medianbündeln der Kotyledonen. Die Markstrahlen an beiden Seiten der lateralen Kotyledonenbündel werden in dieser Weise also immer breiter.

Etwa ein Zentimeter unter dem ersten Knoten haben die kleinen Bündel sich mit den medianen Kotyledonenbündeln vereinigt, so dasz auf den folgenden niedriger Querschnitten sich sechs grosze Bündeln zeigen, die durch sehr breite Markstrahlen getrennt sind. Die primären Xyleme der medianen Kotyledonenbündel liegen nicht radial, sondern biegen sich nach einander hin, also in tangentialer Richtung von den lateralen Bündeln ab.

Aus dem Vorgehenden zeigt sich, dasz auch die von ALEXANDROV und ALEXANDROVA in der betreffenden Veröffentlichung gegebene Interpretation der Figur 4, nicht richtig ist, nicht nur was die Hauptbündel, sondern auch was die vier kleinen Bündel betrifft. Diese werden nämlich von ihnen beschrieben als zwei Haupt- und zwei Nebenbündel des ersten Blattpaars. In Wirklichkeit sind es vier gleichwertige Bündel, die durch Spaltung der Mittenbündel des ersten Blattpaars entstanden sind und die zuletzt von den in dem obersten Teil des Hypokotyls sich befindenden Bündelchen mit den medianen Kotyledonenbündeln verschmelzen.

## II. Das Auftreten des Interfaszikularkambiums im Hypokotyl.

Nachdem sich aus der Untersuchungen älterer Pflanzen gezeigt hatte, dasz in den parenchymatischen Markstrahlen zwischen den Bündeln des Hypokotyls sich das Interfaszikularkambium entwickelt, erhob sich die Frage: fangen die Zellteilungen, die zur Entstehung des Interfaszikularkambiums führen, zu gleicher Zeit über die ganze Länge des Hypokotyls an, oder treten sie an irgendeiner Stelle früher auf als an irgendeiner andern?

Um dies zu untersuchen wurde ein Pflänzchen gewählt, das ziemlich klein war, aber einen verhältnismäsig dicken Stengel hatte. Die Länge des Hypokotyls betrug  $5\frac{1}{2}$  cm, die Dicke gut 3 mm.

Das erste Internodium war etwa 12 mm lang; das erste Blattpaar schon gut entwickelt und  $5\frac{1}{2}$  cm lang, während das zweite Blattpaar eine Länge von  $1\frac{1}{4}$  cm hatte.

In bestimmten Entfernnungen wurden nun durch den Stengel Querschnitte angefertigt und diese wurden nebeneinander aufgeklebt. Die in dieser Weise bekommenen 66 Schnitte wurden mit einander verglichen.

Während am obersten Teile von Zellteilungen in den Markstrah-

len noch nichts zu bemerken ist, sehen wir die ersten tangentialen Wände auf etwa  $2\frac{1}{4}$  cm unter dem ersten Knoten auftreten (Fig. 2).

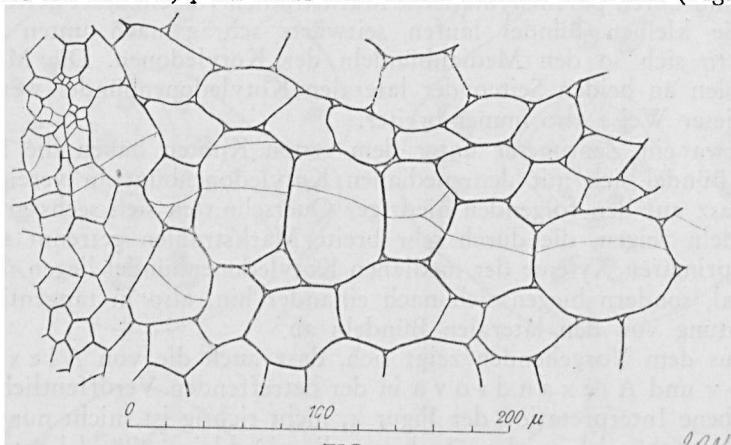


FIG. 2

Je mehr man nach unten geht, je mehr die Zahl der Teilungen zunimmt, so dasz etwa 2 cm tiefer schon eine grosze Anzahl neue Zellen entstanden ist.

Die neuen Zellwände sind im Anfang noch sehr dünn und dadurch scharf von den Wänden der ursprünglichen Parenchymzellen zu unterscheiden.

Merkwürdig ist die Tatsache, dasz die neuen Zellen nicht sofort in regelmäszigen radialen Reihen gebildet werden, sondern verhältnismäzig ordnungslos durcheinander liegen. Die groszen Parenchymzellen, in denen das Interfazikularkambium entsteht, teilen sich in eine grosze Anzahl kleinere Zellen (Fig. 3).

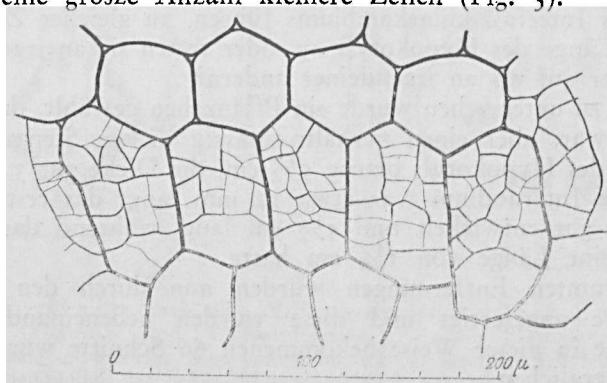


FIG. 3

Aus dem Vorgehenden ergibt sich also, dasz die Bildung des Interfaszikularkambiums im Hypokotyl von unten nach oben fortschreitet. Ganz bestimmt hängt dies mit der Tatsache zusammen, dasz das Längenwachstum des basalen Teiles des Hypokotyls früher aufhört als das der höher liegenden Teile.

Um dies festzustellen, wurden im Sommer eine weitere Anzahl Pflanzen ausgesät. Durch das warme Wetter wuchsen die Keimpflänzchen besonders schnell. Nun wurden auf das Hypokotyl einiger sehr jungen Pflänzchen in einer Entfernung von 3 mm von einander dünne Farbstriche gemacht. Jede zwei Tage wurde die Entfernung jedes Striches vom Boden festgestellt.

Das Ergebnis war:

Pflanze 1 (geteilt in 7 Teile)

Abstand der Striche bis zum Boden nach

- Tagen: 3 mm 6 mm 9 mm 12 mm 15 mm 18 mm 21 mm
- 2 Tagen: 6 mm 11 mm 17 mm 25 mm 32 mm 40 mm 47 mm
- 4 Tagen: 7 mm 13 mm 19 mm 30 mm 42 mm 59 mm 72 mm
- 6 Tagen: 7 mm 13 mm 20 mm 31 mm 45 mm 69 mm 84 mm

Pflanze 2 (geteilt in 6 Teile)

Abstand der Striche bis zum Boden nach

- Tagen: 3 mm 6 mm 9 mm 12 mm 15 mm 18 mm
- 2 Tagen: 6 mm 12 mm 18 mm 26 mm 37 mm 46 mm
- 4 Tagen: 7 mm 15 mm 26 mm 42 mm 63 mm 82 mm
- 6 Tagen: 8 mm 16 mm 28 mm 46 mm 73 mm 104 mm

### III. Sekundäres Dickenwachstum.

Ueber die Anatomie des *Helianthus*stengels ist schon viel veröffentlicht worden. Verhältnismässig wenige aber gehen ein auf die Frage des sekundären Dickenwachstums dieser Pflanze. Der Grund dazu liegt wohl in der Tatsache, dasz im allgemeinen das Schema von Sachs nicht angezweifelt wurde, was die Gewebe betrifft, die durch die Tätigkeit des Interfaszikularkambiums bei diesem Pflanzentypus entstehen.

Wiel er (1887), der die verschiedenen Ursachen der Bildung von Früh- und Spätholz nachforschte, sagt von *Helianthus*: die Gefäsbündel vereinigen sich, wie bei den Holzpflanzen, zu einem geschlossenen Holzring.

Frank und Tschirch geben in ihren „Wandtafeln für den Unterricht in der Pflanzenphysiologie“ (1890) Abbildungen von Querschnitten durch einen jungen und einen erwachsenen Stengel von *Helianthus annus*. Sie weisen in ihrer Beschreibung darauf

hin, dasz in dem jungen Stengel, der noch ganz aus primärem Gewebe besteht, noch kein geschlossener Gefäsbündelzylinder vorhanden sei, sondern ein „lockerer Kreis von primären Bündeln“. Zwischen den groszen, die zunächst gebildet worden seien, lägen kleine, später entstandene Bündel.

In dem erwachsenen Stengel folgte auf die primären Gefäße, welche ich schon im jungen Stadium vorfanden, das sekundäre Holz. Dieser Holzring sollte aus getrennten Fibrovasalbündeln entstanden sein, die nebeneinander lägen und von ungleicher Grösze wären. Aus dem Kambium der getrennten Fibrovasalbündel habe sich ein geschlossener Kambiumring gebildet, der das Dickenwachstum des Stengels ermögliche. Das Zusammenschlieszen sollte dadurch zustande kommen, dasz das zwischen den Fibrovasalbündeln liegende Parenchym sich gleichfalls zu Kambium verwandle und das sogenannte Interfaszikulkarkambium bilde.

Gänzlich unberührt bleibt die Frage, ob dieses Interfaszikulkarkambium auch Gefäße bildet oder nur Parenchym. Auch aus den einigermaßen schematischen Zeichnungen lässt sich darauf nicht mit Bestimmtheit schlieszen.

K r a u s (1881) verglich den Stengelbau einer normalen Sonnenblumenpflanze mit dem einer Pflanze, deren Blütenköpfchen weggeschnitten war. Die Folge dieser Dekapitation war, dasz besonders im oberen Teil des Stengels Gefäsbündel und Grundgewebe sehr verdickt sind. Das normale sekundäre Holz fehlt hier aber; an dessen Stelle ist Parenchym gebildet worden, das sehr viel Flüssigkeit enthält.

Auch V ö c h t i n g (1908) verglich den anatomischen Bau eines normalen mit dem eines hypertrofischen *Helianthus*-stengels. Gleichfalls handelte S c h r ö d e r (1912) bei Keimpflanzen der Sonnenblume, nachdem die *Plumula* weggeschnitten war.

P e t e r s (1897), der die Wundheilung studierte, schreibt über den Bau des normalen Stengels: „Zwischen den Bündeln liegt das Interfascicularholz. Die Anordnung der Gewebe ist bei *Helianthus* also die des normalen Dikotylenstammes.... Das Interfascicularholz ist neben diesem Bündel an der einen Seite  $400\ \mu$  dick. Es ist, wie die gleich dicke jüngste Schicht des Bündelquerschnittes gebaut. Weite Gefäße sind nicht selten, sie finden sich in der Nähe des Markes, oft auch direkt am Mark als erste Produkte des Interfasculkarkambiums“.

B e r t h o l d (1898) gibt auch eine Beschreibung der Stengelanatomie von *Helianthus*, allein er berührt das sekundäre Dickenwachstum nicht. Wohl bemerkt er über den Bündelverlauf: „Zwischen den Spurbündeln treten dann noch stammeigene Bündel

auf von einfacherem Bau, ohne Primärholz".

Boodle (1902 und 1906) untersucht die Phloëmverholzung in alten *Helianthus*-stengeln im Spätjahr. Auch Alexandrov (1929) findet, dasz bei der Samenreife Phloëm und Xylem in den getrennt verlaufenden Gefäsbündeln eine Reihe von Aenderungen erführen. Das Phloëm verholze, während gerade das Xylem entholze.

Jeffrey (1917) beschreibt in seinem Buche: „The Anatomy of Woody Plants“ *Helianthus* als eine Pflanze, die uns in ihrem anatomischen Bau zeigt, wie wir uns die Struktur des Krautstengels aus dem Holzstengel entstanden denken könnten.

Rübel (1920) untersucht bei *Helianthus* den Zusammenhang zwischen dem anatomischen Bau des Holzes und der Wasserleitung und Transpiration.

Im Jahre 1922 erschien eine sehr interessante Untersuchung von Thoday. Dieser hatte bemerkt, dasz die Sekundärholzzone der alten Stengel von *Helianthus annuus* unregelmäzig sei und in dieser Hinsicht einen scharfen Gegensatz zu den Stengeln der meisten Holzpflanzen bilde.

Der Stengel einer jungen Sonnenblumenpflanze habe den gewöhnlichen Gefäsbündelkreis. Die Markstrahlen seien nicht sehr weit, so dasz die Ordnung der verschiedenen Gewebe nicht von der in jungen Zweigen einer Holzpflanze des multifaszikularen Strukturtypus abweicht.

Der Kontrast mit letzterm trete während des Dickenwachstums auf.

Um nun die Aenderungen, die beim Dickenwachstum von *Helianthus* auftreten, zu untersuchen, vergleicht er entsprechende Internodien von Pflanzen verschiedenen Alters mit einander (Fig. 4).

Beim Dickenwachstum der meisten Holzpflanzen werde das sekundäre Gewebe mehr oder weniger regelmäzig und gleichförmig abgelagert, dadurch dasz das Kambium seine Produkte in radialer Richtung ablagere. Das primäre Xylem und das Mark hätten keine Verwandlungen durch die mechanischen Störungen, die in den äuszersten Geweben starke Spannungen hervorriefen, erfahren.

Im Sonnenblumenstengel hingegen nehme das Mark an Diameter zu und die Bündel würden weit auseinander geschoben. Fig. 4 gebe die Schnitte durch das dritte Internodium von Pflanzen verschiedenen Alters. Die Bündel der zwei Blattpaare hart über diesem Internodium seien auf dem Schnitt des alten Stengels noch deutlich zu erkennen. Der Abstand dazwischen habe aber ungeheuer zuge-

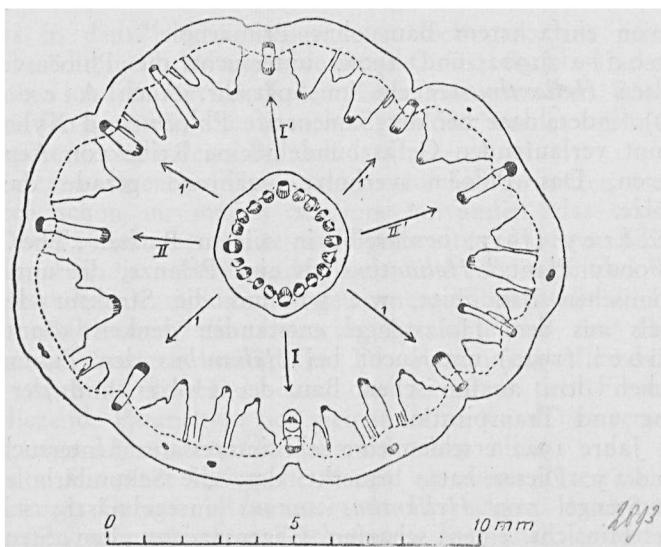


FIG. 4. Zwei Querschnitte durch das dritte Internodium verschiedenaltriger *Helianthus*-pflanzen aufeinander gelegt. (nach Thoday).

nommen und in diesen Zwischenräumen hätten sich breite Keile sekundären Holzes gebildet.

Die Markzellen und auch die an das Mark grenzenden Teile der primären Markstrahlen seien stark gedehnt und aus ihrer Ordnung, ihrer Form und ihren Dimensionen ergebe sich, dasz das Mark nicht die aktive Ursache der Expansion sei, sondern dasz es mehr oder weniger passiv gedehnt worden sei. Die Folge sei denn auch, dasz in noch ältern Stengeln das Mark oft hohl werde.

Das aktive Wachstum sei in der kambialen Zone der Markstrahlen, die sich in tangentialer Richtung ausgedehnt habe, lokalisiert. An diesem tangentialen Wachstum habe das Kambium der Hauptbündel sich wenig oder nicht beteiligt, daher hätten sie denn auch nicht viel an Breite zugenommen. In den Markstrahlen hätten sich aber mächtige Holzsektoren gebildet.

Die Bündel aus dem oberen Stengelteile könnten durch etwa fünf Internodien verfolgt werden, manchmal sogar noch weiter. Bisweilen spalteten sie sich um einem eintretenden Bündel auszuweichen, während sie in Umfang abnahmen und sich mit den benachbarten Bündeln vereinigten.

Die Blattbündel der höherstehenden Blätter würden also in enge Räume zusammengedrängt und verschmolzen mit einander. Die zusammengesetzten Bündel würzen in tangentialer Richtung und bildeten die massiven Holzsektoren, die so deutlich im untersten Stengelteil zu sehen seien. Sie ständen immer in direkter Verbindung mit dem obersten noch wachsenden Stengelteile. Ausserdem bestehe ein korrelativer Zusammenhang zwischen ihrem Wachstum und dem des Sprosses, dies in scharfem Gegensatz zu den einzelnen Blattbündeln aus den untersten Blättern.

Im ältern Stadium, abgebildet auf Fig. 4, lägen an beiden Seiten der Hauptbündel noch breite Streifen Parenchym, überbrückt durch das Kambium, das aber kein sekundäres Holz gebildet habe.

Woraus die massiven Holzsektoren im untersten Teile des Stengels entstehen, beschreibt Thoday nicht recht deutlich. Die Schwierigkeit liegt in der Tatsache, dasz er mehrere Begriffe unter dem Namen „Kambium“ zusammenfaszt.

Er sagt hierüber: „The radial lines in the wood mark the direction of rows of elements formed by individual cambium cells: their divergence in parts of sectors between the principal bundles is clear evidence of tangential growth at these points. It is also evident, however, that the sectors have been augmented by the extension of cambial activity into the adjoining medullary rays, which have widened considerably to accomodate it“.

Als letztes Stadium des Dickenwachstums der untersten Internodien setze sich nun das ganze Kambium in volle sekundäre Tätigkeit und es bilde nun über seine ganze Innenfläche typisches sekundäres Holz mit Gefässen, Fasern und Markstrahlen.

Nun habe das tangentiale Wachstum aufgehört und ein einheitlicher Holzring werde durch die radiale Tätigkeit eines geschlossenen Kambiums gebildet in derselben Weise wie bei einer typischen Holzpflanze.

In den Jahren 1922 und 1924 erschienen dann die bekannten Veröffentlichungen Kostytschew's. Bei der Gruppe: Pflanzen mit getrennten Blattspuren und Interfaszikularkambium nennt er auch *Helianthus annuus*. Er ist anlässlich seiner Untersuchungen dieser Pflanzengruppe das Kostytschew schreibt: „Wenn also auf Grund der Auseinandersetzungen von Nägele angenommen wurde, dasz die Anlage des interfaszikularen Cambiums eine Vorstufe der Bildung von geschlossenem Bast- und Holzringe bei den Dikotylen vorstellt, so ist es ein so schwerer Fehler, wie er in der Pflanzenanatomie kaum noch sonst jemals begangen worden ist“.

Wahrscheinlich hat er den Artikel *Thoday*s über *Helianthus annuus* nicht gelesen, denn er wird nicht erwähnt.

Von *Helianthus annuus* schreibt Kostytschew: von dem primären Kambiumring sei nach kurzer Zeit nichts mehr zu sehen. Die Blattspuren seien durch parenchymatisches Gewebe getrennt und glichen also echten Gefäsbündeln. Weil der Kambiumring lange weiter tätig sei, erreichten die Blattspuren eine ungeheure Grösze. Durch später auftretende sekundäre Markstrahlen würden die Blattspuren in mehrere getrennte Stränge geteilt. Das durch das Interfaszikularkambium gebildete Gewebe bestehe nur aus Parenchym, das an der Innenseite der Kambiumzone verholzt sei. Bei einem Längsschnitt sehe man deutlich, dasz von einem Holzgewebe, das ein Ganzes bildet, nicht die Rede sein könne.

Alexandrov und Alexandrova veröffentlichten einen Artikel (1929a), in dem sie mitteilen, dasz sie mittels Querschnitte den Verlauf und die Form der Blattspuren von *Helianthus annuus* mm nach mm untersucht haben.

Auch sie erwähnen die Untersuchungen *Thoday*s nicht und kommen, was den Bündelverlauf betrifft, zu Ergebnissen, die in einigen Punkten mit denen *Thoday*s übereinstimmen.

Sie untersuchten erwachsene Pflanzen, deren Samen schon reif war.

Bei Pflanzen im Freien gewachsen sollen die Bündel in der obersten Hälfte des Stengels als reine Blattspurbündel getrennt laufen. Jede Blattspur lege, bevor sie sich spalte und mit andern Bündeln verschmelze, einen Weg durch die vier bis fünf Internodien zurück.

Mehr nach unten im Stengel sollen zwischen den Bündeln Anastomosen entstehen. Zunächst fänden sie dieselben stellenweise, aber tiefer im Stengel würden immer mehr Bündel dadurch verbunden. Im untersten Teile seien sie stark entwickelt. Dennoch fänden sie bis ins erste Internodium noch Blattspurbündel, die nicht durch Anastomosen mit den andern verbunden seien, also ganz isolirt lägen.

Bei erwachsenen Pflanzen sollen diese Anastomosen aus meristemähnlichen Zellen bestehen und an der Innenseite aus verholztem, radial geordnetem Parenchym.

In der Regel seien solche Anastomosen, wenn vorhanden, in den Knoten am schwächsten entwickelt; oft kämen sie da sogar überhaupt nicht vor.

Bei Pflanzen, die unter ungünstigen Verhältnissen herangewachsen wären (dicht ausgesät in einem Fasz), fanden sie, dass die Endodermis des Stengels besonders scharf zu sehen sei. Dies ist

der Grund, dassz die Verfasser glaubten feststellen zu können, woraus die meristemartigen Zellen entstanden. Diese Zellen grenzten nämlich unmittelbar an die Endodermis, also gehörten sie zum Perizykel. Dieser sei nun zweifellos entstanden aus dem faszikularen Meristem. Er wäre also richtig, die meristemartigen Zellen als Reste des faszikularen Meristems zu betrachten.

Weiter untersuchten sie die Blattspurbündel des Stengels einer *Helianthus*-pflanze, die schon Frucht getragen hatte, und würden überrascht durch das völlige Fehlen des Kambiums durch den ganzen Stengel von oben bis unten. Das Kambium fehlte sowohl in den einzelnen Bündeln als in den massiven Geweben des Leitungssystems, die sich nach Vereinigung von Bündeln gebildet hätten. Oft grenzten die Siebröhren unmittelbar an die Holzgefäße. Das Kambium werde in der Zeit der Samenreife ganz verwandelt zu Elementen des Phloëms und Xylems und neue Kambiumzellen entstanden nicht mehr.

Sogar während seiner Tätigkeit bilde das Kambium in den getrennt laufenden Blattspurbündeln keine Gefäsze, sondern Holzparenchym und erst nach Vereinigung der Blattspurbündel in Komplexe, die die umfangreichen Gewebemassen des Leitungssystems bildete, lagere das Kambium sowohl Parenchym wie Gefäsze ab.

Die Verfasser kommen also zu dem Schluss: Im Stengel von *Helianthus* — wenigstens bis an das Hypokotyl — sei kein Kambium. Wie Kostytschew richtig bemerkt hat (wobei er für die Anastomosen in jungem Zustand den Namen Interfaszikularkambium beibehielt), entstünden in den Anastomosen nie neue Bündel.

Alexandrov und Alexandrova fahren dann fort: Das verholzte Parenchym, das sich zwischen den getrennt laufenden Bündeln im Stengel der Sonnenblume befindet, sei, trotzdem es in radialen Reihen vorkomme, nicht dem Holzparenchym gleich, das durch das Kambium im Bündelxylem gebildet werde. Für die meristemartigen Zellen sei es besser, den Namen Interfaszikularkambium nicht zu verwenden, sondern mit Baily von „Strahleninitialen“ zu reden. Dies um so mehr, weil sie sich auch durch ihre Form von echten kambialen Zellen unterscheiden und sehr jungen Parenchymzellen gleichen.

Die Blattspurbündel verschmölzen, wenn neue Bündel einträten. Die kleinen Bündel, die man auf den Querschnitten sehe, seien nicht im Interfaszikularkambium entstanden, sondern seien im Gegenteil Reste von Bündeln, die ihren selbständigen Weg beendeten, bevor sie mit den benachbarten Bündeln verschmölzen.

Imselben Jahre (1929b) veröffentlichen Alexandrov und Alexandrova noch einen Artikel über *Helianthus annuus*, nämlich im „Botanischen Archiv“. Bei der Behandlung des anatomischen Baus des ersten Internodiums sagen sie: „Da das Kambium in den Krauptplanzenbündeln vorzugsweise Gefäsze, Tracheiden und Libriform ablagert, das Zwischenbündelkambium aber nur Holzparenchym, sondern sich die Bündel auf dem Grunde des Zwischenbündelraumes, der aus ganz andern, wenn auch ebenso verholzten Elementen besteht, recht deutlich ab“. Einige Seiten weiter heiszt es: „In der unteren Stengelhälfte ist das Bündelkambium (vorzugsweise das Bündelbasalteil) wie auch das Zwischenbündelkambium lange tätig, in der unteren Stengelhälfte nicht selten bis zum Ende der Samenreife. Das Resultat der Tätigkeit beider Kambien erzeugt einen ununterbrochenen Ring eines sekundären Meristemgewebes, das sich besonders gut bestimmt in den Basalenden der unteren Zwischenknotenabschnitte ausprägt und als Kambiumring bezeichnet wird. Die Basalbündel (bei jedem Querschnitt anzutreffen), die dieser oder jener Stengelhöhe entsprechen, bestehen aus einer groszen Gefässanzahl und aus Libriform, und die Zwischenräume der Bündel sind mit Holzparenchym (Markstrahlen) ausgefüllt.“.

Hier nehmen Alexandrov und Alexandrova also wohl ein Interfaszikularkambium an, das mit dem Faszikularkambium einen geschlossenen Ring bilde!

Für uns aber ist am wichtigsten, dasz Alexandrov und Alexandrova sich in beiden Artikeln ganz auf die Seite Kostytschews stellen, wenn sie behaupten: das Interfaszikularkambium bilde kein Leitungsgewebe, sondern nur verholztes Parenchym.

Aus den Untersuchungen Thodays ergibt sich, dasz schon beim primären Wachstum von *Helianthus* neue Bündel zwischen den schon vorhandenen groszen Bündeln gebildet werden.

Heim (1932) sagt hierüber, dasz er nicht daran zweifle, dasz diese Bündel schon im ursprünglichen Meristemgewebe angelegt würden.

Obenstehendes zusammenfassend dürfen wir also folgern, dasz — in Anbetracht der Behauptungen Kostytschews und Alexandrovs und Alexandrovás — der alte Streit über die Frage, ob dasz Interfaszikularkambium Leitungsgewebe bilden könne oder nicht, noch immer nicht entschieden ist.

Um zu entscheiden, wer in dieser Frage recht hat, erschien mir die Methode Thodays weitaus die beste, nämlich das: Vergleichen von Schnitten durch Hypokotyle, erstes Internodium,

zweites Internodium usw. von Stengeln verschiedenen Alters also auch verschiedener Dicke.

Hierzu wurden einige Hunderte Sonnenblumen zu gleicher Zeit ausgesät und unter den möglichst gleichen Verhältnissen aufgezogen. Die Pflanzen wurden in verschiedenen Alterstadien fixiert. Ich bekam also 29 Pflanzen verschiedener Grösze, so dasz es möglich war, um, wenn nötig, alle verschiedenen Stadia des Dickenwachstums des Hypokotyls oder eines bestimmten Internodiums zu untersuchen.

Auch Alexandrov und Alexandrova (1929b) verglichen Schnitte verschiedenaltriger Pflanzen mit einander. Ihre Pflänzchen waren respektive 1, 2, 3, 4, und 5 Wochen alt. Da aber das Wachstum der Pflanzen von allerhand äusserlichen Umständen abhängig ist, ist es schwer festzustellen, wie grosz ihre Pflanzen waren, wie lang Hypokotyl und Internodien waren und wieviel Internodien und Blätter sich schon entwickelt hatten.

Ich habe denn auch bei meinen Pflanzen nicht das Alter verzeichnet, da dieses aus obenerwähnten Gründen nicht viel besagt, aber wohl die Grösze der Pflanze, Länge des Hypokotyls und der Internodien und Anzahl und Grösze der Blätter.

Da sich bald ergab, dasz der primäre Bau der verschiedenen Internodien ungefähr gleich ist, habe ich mich besonders mit Hypokotyl und erstem Internodium beschäftigt, weil hier das sekundäre Dickenwachstum am stärksten ist.

#### A. Hypokotyl von *Helianthus annuus*.

Ein Querschnitt durch das Hypokotyl einer Keimpflanze, deren Hypokotyl 6 cm lang ist und etwa 2 mm dick und deren Internodien noch nicht entwickelt sind, zeigt etwas über der Mitte genommen, den primären Bau, wie dieser schon oben beschrieben worden ist: die sechs Bündel der Kotyledonen, nämlich die vier gepaarten medianen Bündel (Fig. 5 bei 1 und 2) und die zwei lateralen (Fig. 5 bei 3 und 3').

An den Medianbündeln liegen die Blattspuren der sich entwickelnden Laubblätter (Fig. 5 bei 4). An der Auszenseite eines jeden der sechs Bündel liegt eine Gruppe Sklerenchymfasern. Die Bündel sind durch breite parenchymatische Markstrahlen getrennt.

Photo 3 (Tab. XIII) gibt einen Teil desselben Schnittes wie in Fig. 5 abgebildet ist. Wir sehen hier zwei mediane Kotyledonenbündel mit dem dazwischenliegenden Markstrahl. An der Untenseite liegt das Mark und oben die Rinde. Das Gewebe zwischen den Bündeln besteht aus Parenchymzellen, die etwas kleiner sind als die des Markes und der Rinde und keine Interzellulare haben. In den

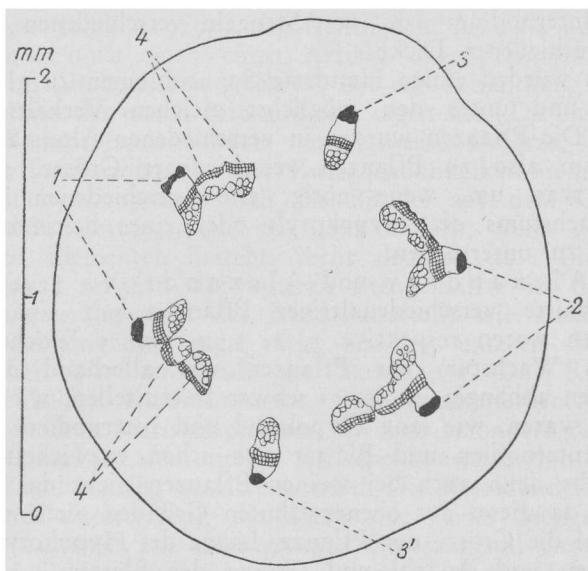


FIG. 5. Querschnitt durch das Hypokotyl einer *Helianthus*keimpflanze. 1 und 2. mediane Kotyledonenbündel; 3 und 3', laterale Kotyledonenbündel; 4. aus dem ersten Internodium stammende Bündelchen, die sich mit den medianen Kotyledonenbündeln vereinigen.

grossen Bündeln ist das Phloëm sehr gut entwickelt, während schon viele Holzgefässe gebildet sind. Die primären Xyleme der Bündel liegen nicht radial, sondern biegen sich nach einander hin. Dies weist nicht auf einen Uebergang des Hypokotyls zur Wurzel hin, wie leicht angenommen werden könnte, denn durch das ganze Hypokotyl hindurch und sogar in den Kotyledonen haben die Bündel ungefähr dieselbe Stellung einander gegenüber. Rechts unten sieht man ein Bündelchen, das von den Blättern herstammt, das sich an das Kotyledonenbündel gelegt hat und dessen Phloëm und zwei Holzgefässe gleichfalls deutlich zu erkennen sind.

Photo 4 (Tab. XIII) stellt dieselbe Stelle dar, aber nun von einer etwas älteren Pflanze. Das Hypokotyl ist hier 8 cm lang und  $2\frac{1}{2}$  mm dick. Das erste Internodium ist etwa 1 cm lang und die Länge der ersten Blätter beträgt etwa 3 cm. Das zweite Internodium hat sich noch nicht entwickelt und das zweite Blattpaar ist noch äusserst klein.

Wenn man Photo 3 mit 4 vergleicht, fällt es auf, dasz die Zahl der Gefässe in den Kotyledonenbündeln stark zugenommen hat.

Das Faszikularkambium hat schon viele radiale Zellenreihen gebildet und in den Parenchymzellen der Markstrahlen treten tangentiale Zellenwände auf: die Anlage des Interfaszikularkambiums. Dieses überbrückt alle Markstrahlen und bildet also mit dem Faszikularkambium einen geschlossenen Ring. Die Breite der Markstrahlen hat zugenommen, dadurch dasz sich die Parenchymzellen vergrößert haben.

Auf Photo 5 (Tab. XIV) ist wieder das Gewebe zwischen der zwei medianen Kotyledonenbündeln abgebildet. Dieser Querschnitt ist durch ein Pflänzchen genommen, dessen Hypokotyl 8 cm lang und 3 mm dick ist. Das erste Internodium ist  $2\frac{1}{2}$  cm lang, das erste Blattpaar ist gut entwickelt und auch das zweite Blattpaar ist schon 3 cm lang.

Wir sehen auf unserer Abbildung, die ebenso stark vergrößert ist wie die Photos 3 und 4, noch gerade rechts und links einen Teil der medianen Kotyledonenbündel. Der Abstand zwischen denselben ist also wieder beträchtlich gröszer geworden. Besonders die Markzellen haben einen viel gröszeren Durchmesser.

Das Interfaszikularkambium hat seine Tätigkeit angefangen und wir sehen, dasz dadurch schon zwei verhältnismässig grosze Bündel gebildet worden sind. Das Phloëm beider Bündel ist schon gut entwickelt und im linken Bündel ist gerade das erste Holzgefäß gebildet worden (bei h.v.)

Durch Vergleichung dieser beiden Bündel sehen wir, dasz die Anlage des ersten sekundären Phloëms früher stattfindet als die des Xylems.

Auch in den andern Markstrahlen sind durch das Interfaszikularkambium neue Bündel gebildet worden.

In Querschnitten durch das Hypokotyl älterer Pflanzen sehen wir, dasz die Anzahl sekundäre Bündel stets zunimmt. Die neu gebildeten Bündel wachsen schnell und ihre kambiale Zone breitet sich in tangentialer Richtung stark aus, wodurch die Bündel keilförmig werden.

Photo 6 (Tab. XIV) gibt eine Abbildung des mittelsten Teiles des Markstrahls, der auf den Photos 3, 4 und 5 steht, bei einer Pflanze, die schon eine Stengelhöhe von 55 cm erreicht hat. Der Abstand zwischen den zwei medianen Kotyledonenbündeln ist hier 7 mm. Alle Bündel, die auf diesem Photo zu sehen sind, sind von dem Interfaszikularkambium gebildet worden. Die zwei grössten, die den Seiten zunächst liegen, sind schon zu gewaltigen Bündeln, deren kambiale Zone 2 mm ist, herangewachsen. Zwischen denselben liegen noch fünf andere Bündel, die auch schon eine beträchtliche Grösze erreicht haben und nach der Reihenfolge ihres

Entstehens ungleich weit ins Mark hereinragen.

Die zwischenliegenden Parenchymzellen haben sich durch eine grosse Anzahl Teilungen stark vermehrt, nicht nur durch tangentiale, sondern auch durch radiale Zellenwände, wie auf der linken Seite des Photos deutlich zu sehen ist. Diese Teilungen sind durch die gewaltige Ausdehnung der ursprünglichen Markstrahlen notwendig geworden.

Als Schlussstadium des Dickenwachstums des Hypokotyls von *Helianthus* ist ein Querschnitt einer erwachsenen Pflanze, deren Samen schon reif war, untersucht worden. Das Hypokotyl dieser fast zwei Meter hohen Pflanze hat eine Dicke von 4 cm. Der Holzkörper ist so stark entwickelt, dasz eine Scheibe ausgesägt werden muszte.

Photo 7 (Tab. XV) gibt einen Teil des Schnittes durch das Hypokotyl dieser Pflanze. Hier ist durch die radiale Tätigkeit des Kambiums ein geschlossener Holzring von grosser Dicke gebildet worden.

Grosse, weite Gefäsze sind über den ganzen Holzkörper ziemlich gleichmässig verteilt und kommen auch da vor, wo im primären Stadium die breiten parenchymatischen Markstrahlen zwischen den Bündeln waren.

Ein Längsschnitt in tangentialer Richtung durch das Hypokotyl dieser erwachsenen Pflanze zeigt, dasz das sekundäre Holz wirklich ein Ganzes bildet. Zwar sind viele Markstrahlen sehr hoch, höher als die bei vielen Holzpflanzen, aber dennoch reichen sie nicht von oben bis unten und sind sie auf tangentialem Schnitt an beiden Seiten zugespitzt.

#### B. Internodien von *Helianthus annuus*.

Wie beim primären Bau gesagt worden ist, entwickeln sich die Gefäsbündel im primären Meristemring des Vegetationspunktes.

Die Photos 1 und 2 (Tab. XII) geben ein Bild von der ersten Entwicklung der Bündel bei einer Keimpflanze von 3 cm hoch.

Wenn das erste Internodium sich zu strecken anfängt, und etwa eine Länge von 1 cm und eine Dicke von 1,75 mm erreicht hat, zeigt der Querschnitt durch dieses Internodium acht grosse Bündel, nämlich die sechs Blattspuren des ersten und die medianen Bündel des zweiten Blattpaars.

Zwischen diesen acht grossen Bündeln befindet sich eine Anzahl kleinere, in allen Entwicklungsstadien. Bei einigen ist das Phloëm schon gut entwickelt und haben sich bereits einige Holzgefäße gebildet, andere hingegen bestehen noch ganz aus meristematischem Prokambium. Diese prokambialen Gruppen bilden mit dem Phloëm der schon weiter entwickelten Bündel einen

Ring, der durch verhältnismäsig schmale Markstrahlen, deren Zellen schon parenchymatisch werden, durchbrochen ist. Besonders an beiden Seiten der groszen Bündel sind die Markstrahlen deutlich zu sehen.

In den groszen Bündeln hat das Faszikulkambium sich schon gut entwickelt und bildet das Xylem, dessen Gefäsze in radialen Reihen geordnet sind.

Photo 8 (Tab. XV) gibt einen Teil des Querschnittes des ersten Internodiums eines etwas ältern Pflänzchens. Das erste Internodium hat hier eine Länge von 2,5 cm und eine Dicke von 3 mm. Das erste Blattpaar ist gut entwickelt, während das zweite Blattpaar gut 1 cm lang ist. Das grosse Bündel, rechts auf dem Photo ist das mediane Bündel und das linke ist eines der lateralen Bündel des ersten Blattes. Das mittelste Bündelchen hat schon eine Anzahl Holzgefäsze gebildet, während die andern mehr oder weniger prokambial sind. Besonders längs des medianen Blattbündels ist der parenchymatische Markstrahl gut zu erkennen.

Vergleichen wir mit diesem Schnitt einen Querschnitt durch das erste Internodium einer wieder etwas ältern Pflanze (wovon schon drei Blattpaare gut entwickelt sind, das erste Internodium eine Länge von 7 cm erreicht hat und das zweite Internodium 1 cm lang ist), dann sehen wir, dasz die Bündel an Grösze zugenommen haben. Nicht nur hat bei den groszen Bündeln die Anzahl Gefäsze in radialer Richtung zugenommen, sondern die Bündel haben sich auch in tangentialer Richtung ausgedehnt und die Zahl der Reihen von Holzgefäszen hat sich vergröszert. Die Bündel, die aus dem höher gelegenen Teil der Sprosse herstammen, übertreffen die sechs Bündel des ersten Blattpaars bedeutend an Breite.

Aus einigen Gruppen prokambialer Zellen haben sich kleine Bündel entwickelt, während andere sich nur zu Phloëmgruppen, die in den Markstrahlen zwischen den gröszen Bündeln liegen, umgebildet haben.

Je weiter die Entwicklung der kleinen Bündel fortschreitet, desto gröszer werden die Abstände zwischen den ursprünglichen Bündeln.

In den parenchymatischen Zellen, die an die Innenseite der kleinen Phloëmbündel stossen, treten tangentiale Querwände auf. Diese Teilungen setzen sich durch die Markstrahlen fort und schlieszen sich denen im Kambium der gröszen Bündel, die aus dem zweiten Internodium kommen, an. Nur in den breiten Markstrahlen längs der Bündel des ersten Blattpaars ist noch kein Kambium zu entdecken.

Bei einer Pflanze, deren erstes Internodium eine Länge von

12 cm und eine Breite von etwa 1,5 cm hat, während das zweite Internodium 3,5 cm lang ist, überbrückt das Kambium im ersten Internodium auch die breiten Parenchymstreifen an beiden Seiten der Gefäsbündel des ersten Blattpaars. Hier ist also im ersten Internodium ein geschlossener Kambiumring gebildet worden.

An der Auszenseite des Kambiumringes liegen noch in der Nähe der Bündel, die aus dem zweiten Internodium herstammen, kleine Phloëmbündel. Es ist bei der von mir verwendeten Methode sehr schwer zu entscheiden, ob diese Bündelchen durch das Interfaszikularkambium gebildet worden sind, oder ob sie direkt von dem primären Meristemring herstammen.

Bei einer noch ältern Pflanze, bei der sich schon vier Internodien gut entwickelt haben, hat das Kambium, das an den Phloëmbündeln liegt, auch Xylem gebildet. Der Schnitt durch das erste Internodium, das eine Dicke von 1 cm erreicht hat, zeigt jetzt einen Kreis gutentwickelter Gefäsbündel; die parenchymatischen Markstrahlen sind alle durch Interfaszikularkambium überbrückt. Dassz die Markstrahlen an beiden Seiten der sechs groszen Bündel des ersten Blattpaars sehr breit sind, ist deutlich auf Photo 9 (Tab. XVI) zu sehen. Links sehen wir hier das Blattbündel. An das Phloëm grenzt ein Bündel dicker Sklerenchymfasern. Auf diesem Bild geht das Interfaszikularkambium durch den breiten parenchymatischen Markstrahl nach rechts.

Merkwürdig ist die Tatsache, die auch von Jeffrey und seinen Schülern, von Thoday und Alexandrov und Alexandrova konstatiert wurde, dasz das Faszikularkambium der Blattspuren des ersten Blattpaars kein sekundäres Holz gebildet hat, sondern nur Parenchym, das meistens verholzt, sodasz das primäre Xylem dieser Bündel durch einen breiten Streifen Parenchymzellen von der Kambialzone getrennt ist.

Das Interfaszikularkambium an beiden Seiten dieser Bündel geht auch vorläufig damit weiter Parenchym zu bilden, während die Bündel, die aus dem oberen Teil der Sprosse herstammen, sich zu massiven Holzkeilen entwickeln, deren Kambialzone sich stets in tangentialer Richtung ausdehnt.

Vergleichen wir aber hiermit einen Schnitt durch das 2,75 cm dicke erste Internodium einer Pflanze, die eine Höhe von 140 cm erreicht hat, und deren Blütenstand schon als Knospe vorhanden ist, so sehen wir, das jetzt das Interfaszikularkambium angefangen hat, in den weiten parenchymatischen Markstrahlen Bündelchen zu bilden, die ausser Holzparenchym und Fasern auch weite Gefäze enthalten.

Inzwischen hat das Faszikularkambium der Bündel des ersten

Blattpaars angefangen auch sekundäres Holz zu bilden. Nun bildet also das Kambium über die ganze Innenseite Holz, wodurch verhältnismäsig schmale Markstrahlen gehen, wie dies bei Holzpflanzen der Fall ist.

Durch die Tätigkeit des Kambiums hat die zwei Meter hohe erwachsene Pflanze eine Stengelbasis von 4 cm Durchmesser.

Photo 10 ist eine Abbildung eines Querschnittes durch das erste Internodium dieser erwachsenen Pflanze. Das Photo stellt den Teil des Holzringes dar, der an das Mark grenzt. In der Mitte sehen wir eines der sechs Bündel des ersten Blattpaars. Das primäre Xylem und das darauffolgende Parenchym ist hier nicht zu sehen, denn das Bündel ragt sehr weit ins Mark. Wohl sind die Markstrahlen an beiden Seiten dieses Bündels deutlich zu sehen. Zuerst ist durch das Interfaszikularkambium Parenchym gebildet worden, das in deutlichen radialen Reihen liegt. Viel später hat das Interfaszikularkambium mit der Bildung von Gefäsbündeln in den anfänglich sehr breiten Markstrahlen begonnen. In diesen Bündeln sind die Gefäße gut zu erkennen.

Das Studium von Schnitten durch höher gelegene Internodien verschiedenartiger Pflanzen zeigt ungefähr denselben Entwicklungsgang, wie derselbe für das erste Internodium beschrieben worden ist. Nur wird, wie auch zu erwarten war, der Holzring dünner, je höher man in den Stengel kommt. In der oberen Hälfte des Stengels wird sogar kein geschlossener Holzkörper mehr gebildet.

### C. Zusammenfassung.

Aus Obenstehendem ergibt sich, dasz meine Untersuchungen über das Dickenwachstum von *Helianthus annuus* zeigen, dasz bei dieser Pflanze nicht nur im Hypokotyl, sondern auch in den Internodien ein Interfaszikularkambium gebildet wird, obwohl ein ganz geschlossener Kambiumring in den Internodien verhältnismäsig spät auftritt. Wir dürfen hieraus schließen, dasz die Behauptung *Alexanderovs* und *Alexanderovas*: „Im Stengel der Sonnenblume, wenigstens bis zum Hypokotyl gibt es kein Interfaszikularkambium“, nicht richtig ist.

Was die „Anastomosen“ zwischen den Bündeln betrifft, die nach *Alexanderov* und *Alexanderova* im Stengel von *Helianthus* vielfach auftreten und deren Auszenseite aus meristemartigen Zellen und deren Innenseite aus radial geordnetem Parenchym bestünde, müssen wir wohl annehmen, dasz mit den meristemartigen Zellen die Phloembündel gemeint sind, während das radial geordnete Parenchym, dessen Zellen denen des Grundgewebes

ahnlich sähen, Parenchym ist, das durch kambiale Tätigkeit entstanden ist. Gewissheit hierüber habe ich aber nicht, weil *Alexandrov* und *Alexandrová* nur äusserst schematische Zeichnungen geben, woraus sich weiter nichts schlieszen lässt.

Aber auch die Behauptungen *Kostytschew* und *Alexandrov* und *Alexandrová*, was die Bildung neuen Leitungsgewebes im Stengel von *Helianthus annuus* betrifft, sind unrichtig. Das Interfaszikularkambium bildet hier ja nicht nur Parenchym, das an der Xylemseite oft verholzt, sondern auch sekundäre Gefässbündel, sowohl im Hypokotyl, wie in den untersten Internodien.

Die Frage erhebt sich nun: wie ist es möglich, dasz *Kostytschew* und *Alexandrov* und *Alexandrová* sich dermassen geirrt haben, umso mehr, weil letzgenannte Forscher — in Anbetracht ihrer vielen Veröffentlichungen — den Sonnenblumenstengel so genau untersucht haben? Wahrscheinlich musz die Ursache in ihrer Untersuchungsmethode gesucht werden.

Genannte Autoren haben offenbar aus einer zu geringen Zahl Schnitten und aus Schnitten mehr oder weniger erwachsener Pflanzen Folgerungen über die Verwandlungen im Stengel, die während des sekundären Dickenwachstums stattgefunden haben, gezogen. Dies kann namentlich beim merkwürdigen Dickenwachstum von *Helianthus* zu fehlerhaften Folgerungen veranlassen.

Nur der Vergleich von Schnitten durch Hypokotyl und Internodien vieler verschiedenaltrigen Pflanzen kann uns ein richtiges Bild von den Verwandlungen geben, die während des Wachstums der Pflanze im Stengel stattfinden.

## KAPITEL IV.

### BAU UND SEKUNDÄRES DICKENWACHSTUM VON RICINUS COMMUNIS. L. \*)

#### I. Bau der Keimpflanze.

Untersucht wurde ein Keimpflänzchen, wovon nur die Kotyledonen gut entwickelt waren. Die Länge des Hypokotyls betrug

\*) Diese Untersuchung war gerade beendet, als eine im Ungarischen verfaszte Veröffentlichung A. Sárkány erschien, in der er, was *Ricinus communis* betrifft, zu denselben Ergebnissen und Schluszausschliessungen gekommen ist wie ich (wie sich aus der deutschen Zusammenfassung ergibt). Neuerdings (1936) erschien darüber eine ausführlichere Mitteilung; in Anbetracht des Widerspruches, die in diesem Punkte bestand, habe ich jedoch gemeint, dasz eine vollständige Veröffentlichung meiner Beschreibung und Abbildungen einer einfachen Bezugnahme auf Sárkány's Arbeit vorzuziehen war.

4 cm, die Dicke 0,5 bis 2 mm.

Am Vegetationspunkte hatten sich schon vier Blätter gebildet. Jedes Blatt von *Ricinus* hat einen „Gegenstiel“, wie Helm (1932) auch erwähnt unter Bezugnahme auf Goebels „Organographie der Pflanzen“ (1923).

Die zwei untersten Blätter stehen auf derselbe Höhe am Stengel, deshalb stehen hier die Stipulae zwischen den Bases der Blätter (Fig. 6 resp. I und I).

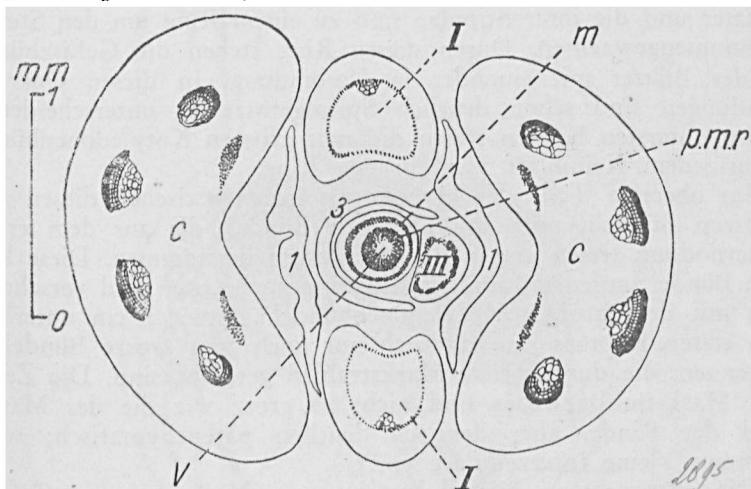


FIG. 6. Querschnitt durch die Spitze einer *Ricinus*-keimpflanze. c = Kotyledonen; I = erstes Blattpaar mit zugehörigen Stipulae I; III = drittes Blatt mit „Gegenstiel“ 3; v = Vegetationspunkt; pmr = primärer Meristemring; m = meristematischer Ring, in dem sich die Bündel des vierten Blattes entwickeln werden.

Der Vegetationspunkt besteht ganz aus meristematischem Gewebe; 20  $\mu$  unterhalb der Spitze fängt das Mark sich zu differenzieren an, so dass der primäre Meristemring hervortritt. Wieder 20  $\mu$  tiefer befindet sich der oberste Knoten. Hier ist der primäre Meristemring deutlich zu sehen. Dieser ist wieder von einem zweiten Ring, in dem sich die Blattspuren des obersten Blattes entwickeln werden, umgeben, aber der auf dieser Höhe noch ganz meristematisch ist. Fig. 6 gibt einen Schnitt durch den Vegetationspunkt auf dieser Höhe.

Wieder 40 bis 50  $\mu$  tiefer fängt dieser zweite Ring sich in etwa 12 getrennte Zellengruppen zu teilen an: der Anfang der Prokambiumbündel des ersten Blattes. Diese nähern sich dem

primären Meristemring und werden bald in denselben aufgenommen.

Bald ist nun der erste Knoten erreicht. Der Zustand ist hier dem des obersten Knotens gleich; nur ist die Differenzierung der verschiedenen Gewebe schon weiter fortgeschritten.

In den Achseln der zwei untersten Blätter finden wir schon meristematische Achselknospen. Bei diesen Blättern ist das Gefäszbündelsystem schon viel besser entwickelt. Die Bases dieser Blätter und die ihrer Stipulae sind zu einem Ring um den Stengel zusammengewachsen. Durch diesen Ring stehen die Gefäszbündel beider Blätter mit einander in Verbindung. In diesen Querverbindungen sind schon deutlich Spiralgefässe zu unterscheiden.

Im untersten Knoten treten die acht groszen Kotyledonenbündel (von jedem Keimblatt vier) in den Ring.

Im obersten Teile des Hypokotyls liegen zwischen diesen acht groszen Bündeln noch die kleineren Bündel, die aus dem ersten Internodium treten und von den Blättern herstammen. Diese kleinen Bündel laufen in schräger Richtung nach unten und verschmelzen mit dem groszen Kotyledonenbündeln. Etwa 1 cm unterhalb des ersten Knotens sind dadurch nur noch acht grosse Bündel zu erkennen, die durch breite Markstrahlen getrennt sind. Die Zellen des Markstrahlsgewebes sind nicht so gross wie die des Markes und der Rinde, aber dennoch deutlich parenchymatisch; sogar kommen kleine Interzellulare vor.

Die acht grossen Bündel bestehen aus Xylem, dessen Gefässe in drei oder vier radialen Reihen liegen. Die Gefässe weisen schon eine beträchtliche Wandverdickung auf. Nach der Auszenseite hin folgt hierauf ein kleinzelliges Gewebe, in dem schon einige tangentiale Zellwände auf den Anfang der Kambiumentwicklung hinweisen. Daran grenzt das Phloëm und an dessen Auszenseite liegen einige Zellengruppen die später die Sklerenchymbündel bilden werden.

## II. Sekundäres Dickenwachstum.

Sachs (1874) gibt in seinem Lehrbuch drei schematische Zeichnungen zur Verdeutlichung der sekundären Änderungen, die beim Dickenwachstum des Dikotylenstengels stattfinden. Als Beispiel wählte er das Hypokotyl von *Ricinus communis* (Fig. 7).

Moeller (1876) gibt eine kurze Beschreibung des anatomischen Holzbaues des *Ricinusstengels*. Er weist auf die weiten Gefässe und die grosse Menge Parenchymzellen hin, die ohne bestimmte Regelmässigkeit vorkämen. Die Markstrahlen beständen aus einer bis drei Zellenreihen.

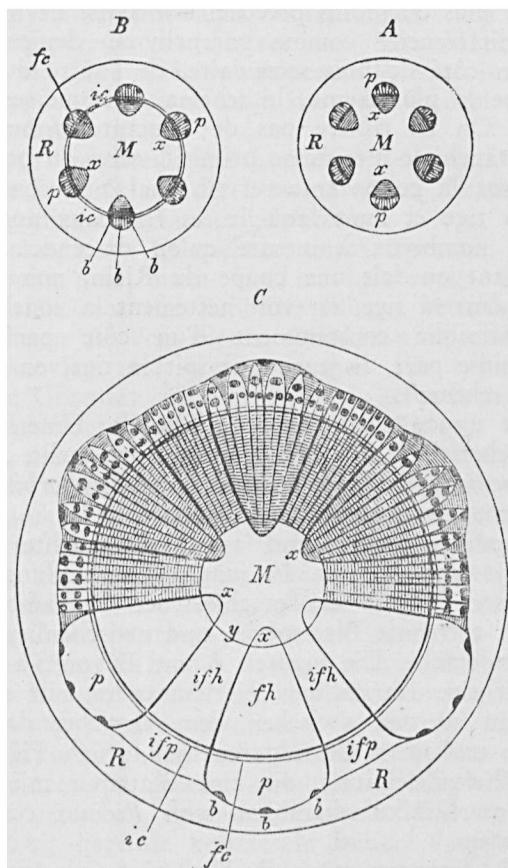


FIG. 7. Schema des sekundären Dickenwachstums des Dikotylenstengels. (nach S a c h s).

Auch Wieler (1887) untersuchte *Ricinus communis*. Er sagte, dasz sich hier die Gefäsbündel, wie bei den Holzpflanzen, zu einem geschlossenen Holzring vereinigten. Nach ihm könne auch das Interfaszikularkambium Leitungsgewebe bilden, denn er weist darauf hin, dasz bei einem Zwergexemplar das interfaszikulär gebildete Holz aus stark tangential abgeplatteten Zellen bestehe und dasz wenig Gefäze gebildet würden.

Flot (1890) schreibt: „Il est aujourd’hui communément admis que dans le cylindre central apparaissent d’abord des faisceaux primaires, en nombre variable suivant les espèces considérées. Puis,

à une époque plus ou moins précoce, une assise de méristème primitif, déjà différenciée comme parenchyme, devient génératrice et donne d'un côté du bois secondaire, de l'autre du liber secondaire. Le type le plus connu, le schema classique, est fourni par le Ricin.... On ne trouve pas de structure primaire. Aussitôt après avoir franchi le méristème primitif, celui du point végétatif, on aperçoit sur la coupe transversale une zone continue, faisant le tour de la tige et dans laquelle les faisceaux apparaissent de plus en plus nombreux à mesure qu'on descend....

Si maintenant on fait une coupe du Ricin, non plus dans la tigelle, mais dans la tige, on voit nettement la zone que je viens d'indiquer, affaiblie constamment d'un côté par les départs foliaires, et nulle part, si jeune que soit la tige, on ne trouve la structure du schéma".

G a u c h e r (1902) hat eine umfassende Untersuchung über den anatomischen Bau der *Euphorbiaceae* angestellt. Auch *Ricinus* hat er mit untersucht. Ueber das Holz der *Euphorbiaceae* sagt er: „Le bois forme toujours un anneau complet".

K o s t y t s c h e w (1922 und 1924) untersuchte wie S a c h s das Hypokotyl von *Ricinus*. In jungen Entwicklungsstadien entstehe bei dieser Pflanze ein geschlossener Prokambiumring, der später aber in getrennte Blattspuren und zwischenliegendes Parenchym auseinanderfällt. Die Figuren A und B von S a c h s' Schema gäben eine richtige Darstellung des Zustandes, nur müsse Unterschied gemacht werden zwischen dem Gewebe, das die Blattspuren trenne und dem Grundparenchym. (Sieh Fig. 7).

Auch S a c h s' Zeichnung, die eine Blattspur mit dem daran-grenzenden Interfaszikularkambium von *Ricinus communis* darstellt sei richtig.

Ganz falsch hingegen sei nach K o s t y t s c h e w Fig. C. des obengenannten Schemas, das den Stengelbau nach Beendung der Tätigkeit des Interfaszikularkambiums darstellt und die Bildung eines gleichmäzigen Holzgewebes erklären will.

In Wirklichkeit zeige also nach K o s t y t s c h e w der Querschnitt sogar sehr alter Stengel nichts als getrennte Blattspuren, die durch radial geordnete Schichten ziemlich dünnwändiger Parenchymzellen von einander getrennt seien.

Die durch Parenchym angefüllten Räume seien hier noch bedeutend gröszer als bei *Helianthus*.

A l e x a n d r o v und A l e x a n d r o v a (1929) sagen: „Das Zwischenbündelkambium, ähnlich dem der Sonnenblume, lagert auch bei *Ricinus* nur Holzparenchym ab. Daher bildet sich schon bei der einen Monat alten Pflanze im Hypokotylbasaltheil ein

dichter Holzzyylinder mit acht Vorsprüngen (den Spitzen der Keimblattstrangspuren) des Holzes um eine Markröhre". Und weiter heiszt es: „Bei einer erwachsenen Pflanze ist das Xylemmassiv im Hypokotyl derart solid, dasz der Stengel den Eindruck eines Holzgewächses macht".

Helm (1932) beschreibt das Entstehen des primären Meristemringes und die Entwicklung der Blattspuren bei *Ricinus*. In groszen Zügen stimme dies überein mit *Helianthus*.

Betrachtet man einen Querschnitt durch irgendein älteres Internodium, so sehe man, nach Helm, keineswegs das Bild, das Sachs (obgleich, was die Zahl der Bündel betrifft vereinfacht) in seinem Schema A. von diesem Objekte gibt, und was er für sämtliche Dikotylen und Gymnospermen für typisch hält. Im Stengel sei, im Gegensatz zum Hypokotyl, keine bestimmte Anzahl gleichmässig gebildete, isolierte Bündel, die durch breite Markstrahlen von einander getrennt seien. Hier aber träten ungleich tief ins Mark eindringende Bündel auf, die nahe bei einander liegen und durch sehr schmale Markstrahlen getrennt seien. Der auf den ersten Blick erhaltene Eindruck gebe vielmehr die Vorstellung eines geschlossenen Ganzen, da die parenchymatischen Markstrahlen durch ihre geringe Breite und die kleinen Querschnitte ihrer Zellen anfangs nicht auffielen.

Scott und Sharsmith (1933) haben sich auch mit der Anatomie von *Ricinus* beschäftigt, aber sie richteten ihre Aufmerksamkeit mehr auf die Verwandlungen in der Übergangszone der Wurzel zum Hypokotyl bei Keimpflänzchen verschiedener Grösze.

Da das grösste von ihnen untersuchte Keimpflänzchen 3 cm war, ist es zu verstehen, dasz sie im oberen Teil des Hypokotyls acht symmetrisch liegende kollaterale Bündel fanden. Sie gingen denn auch nicht weiter auf das Dickenwachstum des Hypokotyls ein.

#### A. Hypokotyl von *Ricinus communis*.

Hier wurde, in derselben Weise wie bei *Helianthus annuus*, eine grosze Anzahl Exemplare zugleich ausgesät. Die Pflanzen wurden in verschiedenen Alterstadien fixiert.

Photo 11 (Tab. XVII) zeigt einen Querschnitt durch die Mitte des Hypokotyls einer Keimpflanze, von der nur die Kotyledonen gut entwickelt waren. Die Länge des Hypokotyls betrug 8 cm, die Dicke 2,5 bis 3 mm.

Auf dem Photo sind zwei von den acht Kotyledonenbündeln abgebildet. Die verschiedenen Teile dieser Bündel sind deutlich zu unterscheiden, das Xylem, die Anlage des Kambiums, das

Phloëm und die Sklerenchymbündel. Das Mark und die Rinde bestehen aus sehr groszen Parenchymzellen. Zwischen den Bündeln geht quer durch die Markstrahlen ein Streifen kleinerer Zellen, die aber deutlich parenchymatisch sind.

Das hier abgebildete Stadium stimmt also mit Figur A, von *Sachs*' Schema überein.

Photo 12 (Tab. XVII) zeigt uns einen Querschnitt durch die Mitte des Hypokotyls einer etwas älteren Pflanze. Das Hypokotyl hat hier eine Länge von 14 cm und eine Dicke von gut 3 mm erreicht. Das erste Internodium ist ungefähr 0,5 cm lang und das erste Blatt fängt sich zu entwickeln an. Im Kotyledonenbündel hat das Kambium seine Tätigkeit schon begonnen. Die Abmessungen dieses Bündels haben denn auch sowohl in radialer wie in tangentiaier Richtung zugenommen. Das Sklerenchym an der Auszenseite des Phloëms bildet mächtige Bündel. In den Markstrahlen ist das Interfaszikularkambium angelegt. Dieses schlieszt sich dem Faszikularkambium an, so dasz ein geschlossener Kambiumring gebildet ist.

Hier haben wir also denselben Zustand, wie von *Sachs* dargestellt ist in Figur B. seines bekannten Schemas.

Ein noch älteres Stadium ist auf Photo 13 (Tab. XVIII) abgebildet. Das Hypokotyl dieser Pflanze hat eine Länge von 14 cm und ist 4 mm dick. Zwei Internodien fangen sich schon zu strecken an und haben respektive eine Länge von etwa 1,75 cm und 3 mm.

Links unten und rechts oben sehen wir noch gerade ein kleines Stückchen der Kotyledonenbündel. Das Interfaszikularkambium hat hier schon mehrere Zellenschichten gebildet. Bei phl. wird Phloëm gebildet während bei x. das erste Holzgefäß angelegt ist. Aus dieser Abbildung zeigt sich also deutlich, dasz das Interfaszikularkambium auch Leitungsgewebe bilden kann.

In ältern Stadien sehen wir nun, dasz die Zahl der Gefäsze, die vom Interfaszikularkambium gebildet werden, stets zunimmt, so dasz bald ein geschlossener Holzring entsteht, der sowohl durch die Tätigkeit des Faszikularkambiums wie durch die des Interfaszikularkambiums gebildet worden ist.

Photo 14 (Tab. XVIII) gibt einen Schnitt durch das Hypokotyl einer ungefähr 40 cm hohen Pflanze, deren Hypokotyl eine Dicke von 14 mm hat.

Auf diesem Photo sind links unten und rechts oben zwei Kotyledonenbündel zu sehen. Der untere zeigt einen deutlichen Unterschied zwischen primärem und sekundärem Xylem. Zwischen diesen zwei Kotyledonenbündeln ist schon durch das Interfaszikularkambium eine beträchtliche Menge Leitungsgewebe gebildet worden.

Aus Photo 14 ergibt sich also, dasz Figur C. von Sach's Schema, für was das sekundäre Dickenwachstum des Hypokotyls von *Ricinus* betrifft, auch richtig ist.

B. *Internodien von Ricinus communis.*

Ein Querschnitt durch ein junges Internodium zeigt das Bild, das Helm (1932) davon gibt. Es sind eine grosse Anzahl Bündel vorhanden, die verschieden weit in der Entwicklung fortgeschritten sind und dementsprechend verschieden tief in das Mark ragen. Sie liegen nahe bei einander und sind durch schmale Markstrahlen getrennt.

Da von jedem Blatt eine grosse Anzahl Bündel in den Kreis der Gefäsbündel tritt, ist die Zahl letzterer sehr gross und wird es sehr schwer, die entsprechenden Internodien verschiedenaltiger Pflanzen mit einander zu vergleichen. Dennoch sind mehrere Änderungen, die beim Dickenwachstum auftreten, gut zu erkennen.

So sehen wir auf dem Schnitt durch das 1 cm lange erste Internodium eines *Ricinus*keimpflänzchens, wovon außer dem Hypokotyl nur das erste Internodium entwickelt ist, einen Kreis von Gefäsbündeln in allen Entwicklungsstadien.

Zwischen den grossen Blattbündeln finden wir in den Markstrahlen noch embryonale Bündelchen, die aus Prokambium bestehen. In etwas ältern Stadien haben diese prokambiale Bündelchen sich zu Phloëmbündeln umgebildet, andere aber noch nicht.

Schon früh entsteht das Interfaszikularkambium, so dasz bald ein geschlossener Kambiumring vorhanden ist. Die Phloëmbündel, die aus den Prokambiumbündeln zwischen den grossen Gefäsbündeln entstanden sind, liegen an der Auszenseite des Kambiumringes und so sehen wir also Bündel, die ausschliesslich aus Phloëm bestehen, während das an der Innenseite liegende Kambium vorläufig noch kein Holz bildet.

Ein derartiges Bündel bildet Rother ab in Teil IV des „Handwörterbuchs der Naturwissenschaften“ für *Boehmeria argentea*, welche Figur er von Dippel (1898) übernommen hat. Rother schreibt hierüber: „Wenn bei Dikotylen die Leitstränge ungleich stark sind, so kommt es nicht selten vor, dasz die stärkeren typisch kollateral sind, die schwächsten aber nur aus Phloëm bestehen“.

Auf Fig. 8 ist ein derartiges Phloëmbündel bei *Ricinus* abgebildet. Ganz rechts ist noch gerade das Xylem eines grossen, gutentwickelten Blattbündels zu sehen. Die in jüngeren Stadien so schmalen Markstrahlen haben sich bedeutend verbreitert. Links

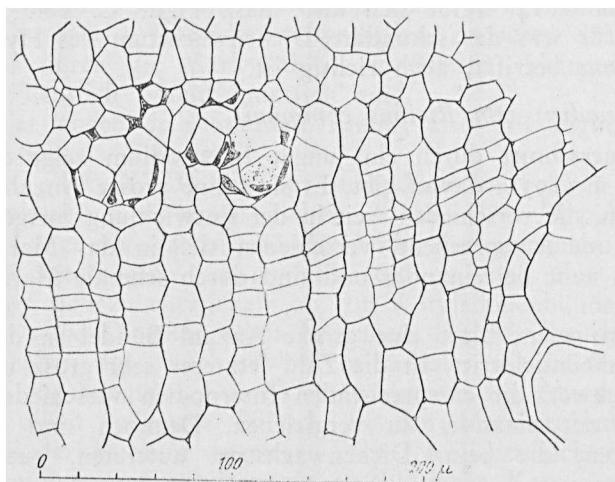


FIG. 8. *Ricinus communis*. Erstes Internodium. Phloëmbündel; das Xylem hat sich noch nicht entwickelt.

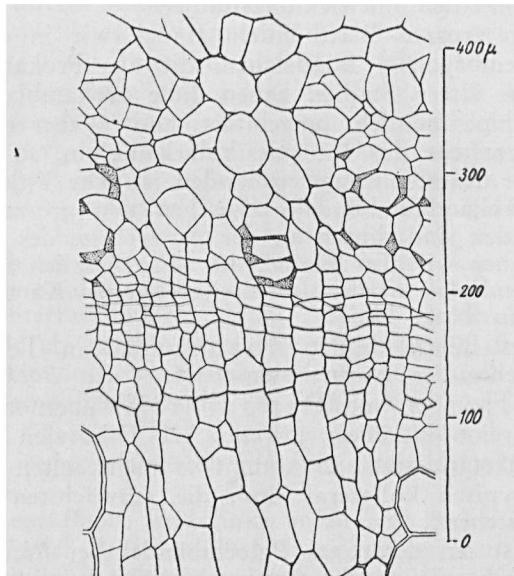


FIG. 9. *Ricinus communis*. Erstes Internodium. In der Mitte Anlage eines vom Interfaszikularkambium gebildeten sekundären Gefäßbündels. Rechts und links zwei primäre Blattspuren.

liegt das Phloëmbündel, dessen Siebgefäsze und begleitende Zellen deutlich zu erkennen sind. Darunter befindet sich das Kambium, das aber noch kein Xylem gebildet hat.

Später fängt das Kambium diesen Phloëmbündeln gegenüber an Xylem zu bilden, so dasz hierdurch ein vollständiges Gefäßbündel entsteht. Aber auch das Kambium in den Markstrahlen fängt an neues Leitungsgewebe zu bilden. Zuerst entsteht das Phloëm, später wird an der Innenseite des Ringes Xylem abgelagert.

Fig. 9 zeigt uns die Bildung eines sekundären Phloëmbündels durch das Interfaszikularkambium. Aus der mehr oder weniger radialen Lage der Elemente ist deutlich zu sehen, dasz es sich hier nicht handelt um ein Phloëmbündel, das durch Umbildung eines vom primären Meristemringe herstammenden Prokambiumbündels entstanden ist.

Durch die Tätigkeit des Interfaszikularkambiums werden die primären Markstrahlen mit sekundärem Xylem angefüllt, so dasz auch im untersten Teil des *Ricinus*stengels ein geschlossener Holzring entsteht, der eine ansehnliche Dicke erreichen kann.

### C. Zusammenfassung.

Aus dem Vorgehenden ergibt sich, dasz auch bei *Ricinus communis* durch das Interfaszikularkambium Leitungsgewebe gebildet wird.

Sehr leicht ist es, dies zu beweisen im Hypokotyl, wie sich aus dem Vergleich der Photos 11, 12, 13 und 14 ergibt; etwas schwieriger ist es dies nachzuweisen für die Internodien wegen der sehr groszen Zahl von Bündeln, die hier in allen Entwicklungsstadien vorhanden sind und wobei für die Phloëmbündel also entschieden werden musz, ob sie als Prokambiumbündel schon im primären Meristemring angelegt sind, oder ob sie durch das Interfaszikularkambium gebildet worden sind.

Das ganze Schema von S a c h s ist also ganz bestimmt richtig, insoweit es *Ricinus communis* betrifft und deshalb sind die Behauptungen K o s t y t s c h e w s und A l e x a n d r o v s und A l e x a n d r o v a s: das Interfaszikularkambium bilde bei *Ricinus communis* kein Leitungsgewebe, sondern nur ausschlieszlich Parenchym, nicht mit den Tatsachen in Übereinstimmung.

Die von mir erzielten Ergebnisse sind mit denen A. S á r k á n y s im Einklang; vergleiche Fusznote auf Seite 622.

## KAPITEL V.

DER BAU UND DAS SEKUNDÄRE DICKENWACHSTUM  
VON BIDENS CHRYSANTHEMOIDES. MICHZ.I. *Bau der Keimpflanze.*

Für diese Untersuchung wurde eine Keimpflanze genommen, deren Kotyledonen sich gut entwickelt hatten. Das erste Blattpaar war etwa 0,5 cm lang. Die Länge des Hypokotyls betrug fast 2 cm, die Dicke 0,75 mm.

Am Vegetationspunkte haben sich drei Blattpaare gebildet. Das dritte (oberste) Blattpaar besteht noch ganz aus meristematischem Gewebe. Das zweite Blattpaar hat in seiner Basis drei Paare Prokambiumbündel. In dem Mittelbündel jedes Blattes sind bereits einige primäre Holzgefässe entstanden.

Der Meristemring differenziert sich über dem dritten Knoten in getrennte Prokambiumbündel und bald darauf treten die sechs Bündel des zweiten Blattpaares in den Ring.

In dem zweiten Knoten folgen auch die sechs schon viel weiter in der Entwicklung fortgeschrittenen Blattspuren des ersten Blattpaares. Ein wenig oberhalb der Stelle, wo die Blattspuren den Ring erreichen, liegt zwischen den Hauptbündeln jedes Blattes und dem Ring eine Gruppe meristematischer Zellen: die erste Anlage der Achselknospen.

In dem ersten Internodium sehen wir deutlich einen Kreis isolierter Bürdel, die durch mehr oder weniger parenchymatische Markstrahlen getrennt sind.

In den Achseln der Kotyledonen befinden sich ebenso Achselknospen, die sich — im Zusammenhang mit der frühzeitigen Verzweigung bei dieser Pflanze — schon ziemlich weit differenziert haben.

Jede Knospe hat bereits zwei kleine, noch ganz aus meristematischem Gewebe bestehende Blättchen.

Auch in diesen Achselknospen ist der primäre Meristemring sehr schön zu sehen.

In der Basis eines jeden der Keimblätter befinden sich, ebenso wie bei *Helianthus*, vier Bündel, nämlich zwei gepaarte mediane Bündel, die mit dem Xyleme schräg einander zugewendet sind, und zwei laterale Bündel (sieh Fig. 10).

Als die Kotyledonenbündel sich dem Gefäßbündelkreis nähern, spalten sich die Hauptbündel des zweiten Blattpaares. Auch die Meristemringe der Achselknospen spalten sich in zwei Hälften, die jede für sich zwischen einem medianen Kotyledonenbündel und

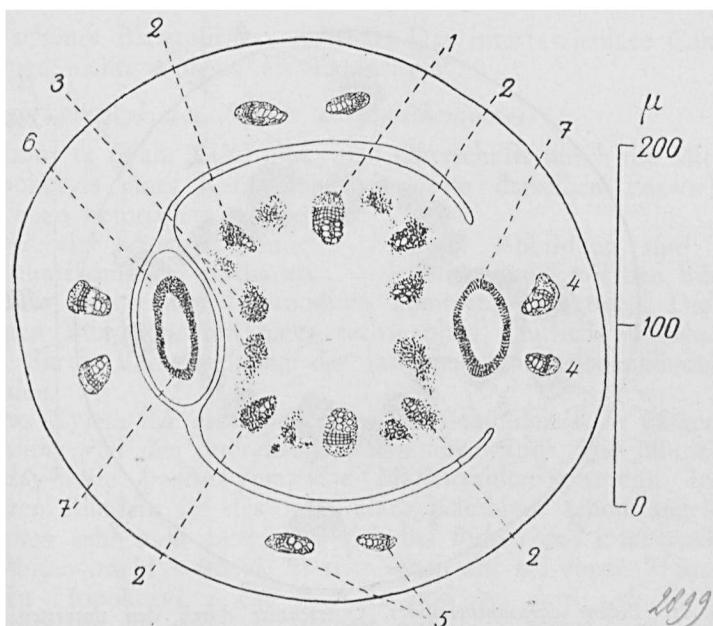


FIG. 10. *Bidens chrysanthemoides*. Querschnitt gerade über dem untersten Knoten (ein wenig schräg geschnitten). 1. Hauptbündel des ersten Blattpaars; 2. Seitenbündel des ersten Blattpaars; 3. gespaltenes Hauptbündel des zweiten Blattpaars; 4. mediane Kotyledonenbündel; 5. laterale Kotyledonenbündel; 6. Achselknospe; 7. primärer Meristemring der Achselknospen.

einem Ast der gespaltenen Mittenbündel des zweiten Blattpaars liegen (sieh Fig. 11).

Die lateralen Kotyledonenbündel vereinigen sich in derselben Weise wie bei *Helianthus*. Sie treten gerade unter den medianen Bündeln des ersten Blattpaars ein, denn die Blattstellung ist dekussat. Diese Medianbündel spalten sich auch in zwei Äste, die auseinander weichen, um den lateralen Kotyledonenbündeln Raum zu schaffen.

Im obersten Teil des Hypokotyls finden wir also sechs grosse Bündel und in den vier Räumen zwischen den lateralen und medianen Kotyledonenbündeln liegen die kleinern Bündel, die aus dem ersten Internodium herstammen. Diese kleinern Bündel verschmelzen in jedem Zwischenraum bald mit einander. Die in dieser Weise gebildeten vier Bündel laufen in schräger Richtung nach unten und vereinigen sich mit den medianen Kotyledonenbündeln.

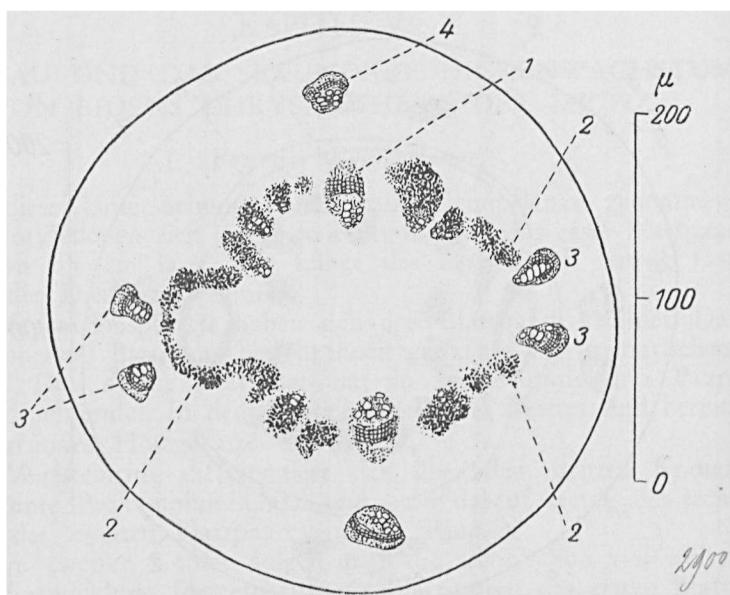


FIG. 11. *Bidens chrysanthemoides*. Querschnitt durch den untersten Knoten (ein wenig schräg geschnitten). 1. Hauptbündel des ersten Blattpaars; 2. Leitungsgewebe der in der Entwicklung begriffenen Achselknospen.

So finden wir also schon bald unter dem untersten Knoten auf dem Querschnitt sechs Bündel, die durch breite parenchymatische Markstrahlen getrennt sind.

Unten im Hypokotyl spalten sich die lateralen Kotyledonenbündel jedes in zwei Äste und diese verschmelzen auch mit den medianen Kotyledonenbündeln, so dass hier auf dem Querschnitt vier Bündel zu sehen sind.

## II. Sekundäres Dickenwachstum.

Kostytschew (1924) schreibt: *Bidens tripartitus* habe dieselbe Struktur wie *Cirsium arvense*. „Der primäre Procambiumring wird jedoch nicht vollkommen verwischt, es verbleibt ein paar von procambialen Zelllagen, die zwischen den Cambiumstreifen der Blattspuren liegen; dies ist also eine Art von Übergangs-typus zwischen *Cirsium arvense* und Pflanzen vom Labiatentypus. Da aber die Bildung des interfazicularen Cambiums sehr spät erfolgt, so ist die Struktur der erwachsenen Teile mit derjenigen von *Cirsium arvense* identisch. Auf dem Längsschnitt ist auch hier

ein schönes Blattspurnetz sichtbar. Das interfasziculare Cambium erzeugt nichts anderes als Parenchym".

A. *Hypocotyl der Bidens chrysanthemoides.*

Photo 15 (Tab. XIX) gibt einen Querschnitt durch die Mitte des Hypokotyls eines Keimpflänzchens, von derselben Entwicklung, wie oben besprochen worden ist.

Die vier groszen Bündel<sup>1</sup> dieser Abbildung sind durch Verschmelzung der medianen Kotyledonenbündel mit den Bündeln, die aus dem ersten Internodium kommen, entstanden. Die zwei kleinen Bündel, deren eines rechts oben deutlich zu sehen ist, sind durch Verschmelzung der lateralen Kotyledonenbündel entstanden.

Das Xylem der medianen Kotyledonenbündel ist in tangentialer Richtung von den lateralen Bündeln abgewandt. Die Bündel sind durch breite parenchymatische Markstrahlen getrennt. In den groszen Bündeln ist das faszikulare Kambium schon angelegt.

Schon sehr bald entwickelt sich bei *Bidens* das interfaszikulare Kambium im Hypokotyl. Es tritt schon auf bei einem Pflänzchen, dessen Hopokotyl 2 cm lang ist und bei dem sich das erste Internodium zu strecken anfängt und eine Länge von  $1\frac{1}{2}$  mm erreicht hat.

Photo 16 (Tab. XIX) ist eine Abbildung eines Querschnittes durch die Mitte des Hypokotyls einer Pflanze, deren Hypokotyl gut  $1\frac{1}{2}$  cm lang und 1,5 mm dick ist, während das erste und zweite Internodium jedes etwa 1,5 cm lang sind.

Links unten und rechts oben sehen wir gerade noch die zwei medianen Bündel eines Keimblättchens. Das Interfaszikularkambium überbrückt den Markstrahl, der etwa viermal so breit ist wie auf Photo 15. Mark- und Rindezellen haben sich geteilt, ihre Anzahl hat also zugenommen, aber auch ihr Durchmesser ist viel grösser geworden. Die Rindezellen sind in tangentialer Richtung stark ausgedehnt.

Das Interfaszikularkambium hat schon mehrere Zellenreihen gebildet und an einigen Stellen wird das Phloëm neuer Bündel angelegt (bei phl.).

In ältern Stadien folgen bald hierauf die Holzgefässze und es dauert nicht lange, so ist ein geschlossener Holzring gebildet.

Photo 17 (Tab. XX) zeigt einen Schnitt durch das Hypokotyl einer blühenden Pflanze. Die Höhe des Stengels ist 28 cm. Ausser dem Hypokotyl sind fünf Internodien gut entwickelt.

Die Dicke des Hypokotyls ist beinahe 1,5 cm, während der Holzring 4 mm dick ist. Zwischen den zwei groszen Kotyledonen-

bündeln, die auf dem Photo abgebildet sind, hat das Interfaszikulkarkambium sehr viel sekundäres Xylem gebildet.

Hieraus ergibt sich also, dasz im Hypokotyl von *Bidens* das Interfaszikulkarkambium nicht nur Parenchym bildet, sondern das hier auch neues Leitungsgewebe entsteht.

### B. Internodien von *Bidens chrysanthemooides*.

Wie sich schon aus der Beschreibung der Keimpflanze zeigt, finden wir im ersten Internodium einzelne, durch parenchymatische Markstrahlen getrennte Gefäsbündel.

Photo 18 (Tab. XX) gibt einen Schnitt durch das erste Internodium einer Pflanze, deren Hypokotyl 1,5 cm lang ist, das erste Internodium 0,75 cm.

Die Dicke des ersten Internodiums ist beinahe 2 mm. Der ganze Schnitt weist sechzehn gut entwickelte Bündel auf, wovon 10 auf dem Photo sichtbar sind, und in den breiten Markstrahlen derselben befinden sich prokambiale Bündel, die bald das Phloem kleinerer Bündel bilden werden.

Bei einer Pflanze, deren Stengel 10 cm hoch ist, und wovon ausser dem Hypokotyl drei Internodien sich gestreckt haben, hat das Interfaszikulkarkambium sich im ersten Internodium schon entwickelt und wir finden hier also einen geschlossenen Kambiumring, wie Photo 19 (Tab. XXI) zeigt.

Der gegenseitige Abstand zwischen den Bündeln hat hier bedeutend zugenommen. Die Prokambiumbündel in den Markstrahlen haben sich zu Phloëm umgebildet; an mehreren Stellen ist gegenüber demselben auch Holz gebildet worden, so dasz auch die Anzahl vollständige Bündel ausgedehnt worden ist. Zwischen Phloëmbündeln und groszen Gefäsbündeln befinden sich aber immer noch breite parenchymatische Markstrahlen. Das Interfaszikulkarkambium bildet hier einstweilen Parenchym. Aber auch das Kambium der Bündel des ersten Blattpaars bildet während einiger Zeit sonst nichts als Parenchym, so dasz in ältern Stadien das primäre Xylem sehr weit von dem sekundären Xylem entfernt ist.

Betrachten wir einen Schnitt durch das erste Internodium einer schon blühenden Pflanze, so sehen wir, dasz das Interfaszikulkarkambium nicht nur verholztes Parenchym, sondern auch Gefäse gebildet hat. Neue Bündel liegen in den ursprünglich parenchymatischen Markstrahlen.

Photo 20 (Tab. XXI) gibt einen Querschnitt durch die Mitte des ersten Internodiums der betreffenden Pflanze. Die Dicke des Stengels ist hier 1,25 cm.

In der Mitte des Photos sehen wir ein Bündel, das vom ersten Blatt herstammt. Sehr deutlich ist in dieser Blattspur das primäre Xylem vom sekundären Holz durch das vom Faszikularkambium gebildete Parenchym getrennt. In den ursprünglichen breiten Markstrahlen an beiden Seiten dieses Bündels hat das Interfaszikularkambium zuerst Parenchym gebildet, aber später auch sekundäre Bündel, in denen die Holzgefässe leicht zu unterscheiden sind.

### C. Zusammenfassung.

Bei *Bidens* sind in jungem Zustand sowohl vom Hypokotyl als von den Internodien isolierte Gefäßbündel vorhanden, die durch parenchymatische Markstrahlen getrennt sind. In den Markstrahlen entsteht später das Interfaszikularkambium, das ausser Parenchym auch Leitungsgewebe bildet.

Die Behauptung Kostytschew's: das Interfaszikularkambium bilde bei *Bidens* sonst nichts als Parenchym, ist also auch unrichtig.

## KAPITEL VI.

### BAU UND SEKUNDÄRES DICKENWACHSTUM VON CARTHAMUS TINCTORIUS L.

#### I. Bau der Keimpflanze.

Auch Gérard (1881) und Chauvaud (1911) haben das Hypokotyl junger *Carthamus*-pflanzen untersucht. Sie achteten hierbei besonders auf den Bündelverlauf und auf die Entwicklung der Gefässe.

Bei der von mir untersuchten Keimpflanze ist nur das Hypokotyl gestreckt. Es ist 1 cm lang und gut 2 mm dick.

Am Vegetationspunkte befinden sich schon 4 Blättchen. Die zwei untersten Blätter stehen nahezu auf derselben Höhe des Stengels, während das dritte Blatt etwas tiefer steht als das vierte.

Die Internodien sind noch sehr kurz. Aus jedem Blatt treten drei Prokambiumbündel in den Stengel. Nur die medianen Bündel des ersten Blattpaars haben einige Holzgefässe gebildet.

Die Bündel differenzieren sich in üblicher Weise nach unten im primären Meristemring.

Unten im ersten Internodium fangen die Markstrahlen parenchymatisch zu werden an, so dasz der Ring sich in getrennte Bündel auflöst.

Aus jedem Keimblatt treten auch drei Bündel, nämlich ein medianes und zwei laterale Bündel. Das mediane Bündel besteht in der Basis des Keimblattes aus einem Xylemteil, woran an der Auszenseite zwei Phloëmbündel liegen (Fig. 12, I).

Je mehr die mediane Blattspur des Keimblattes sich dem Bündelkreis im untersten Knoten nähert, je mehr auch das Xylem sich zu spalten anfängt. Die beiden Hälften des Bündels drehen sich

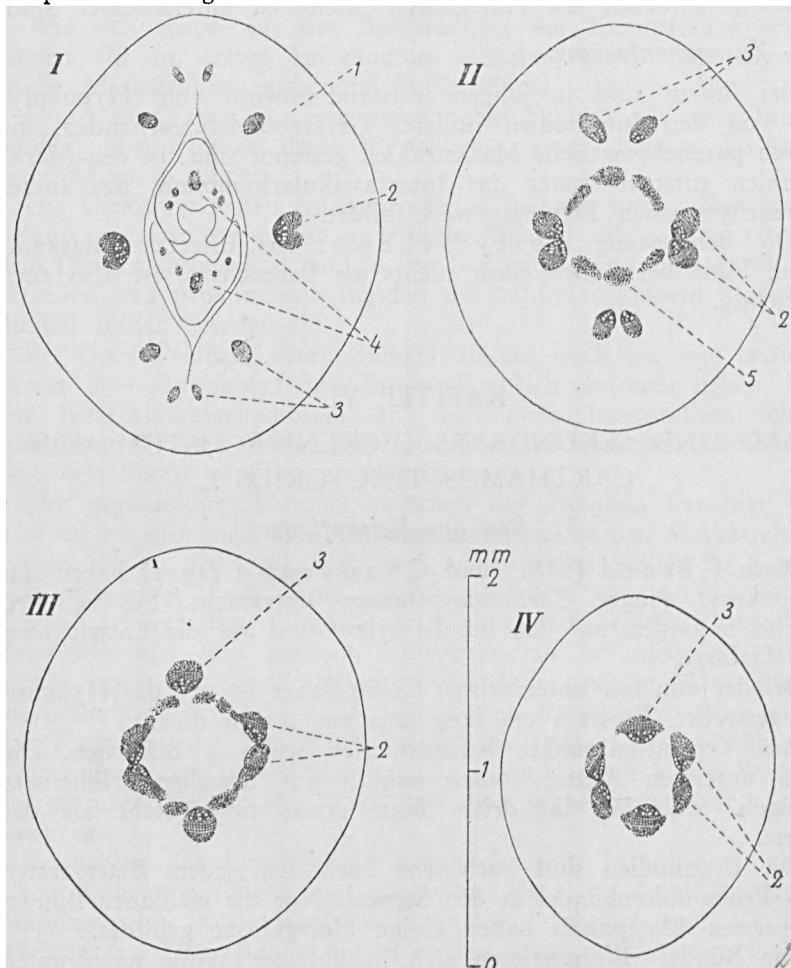


FIG. 12. Querschnitte durch eine *Carthamus*-Keimpflanze, die auf verschiedener Höhe angefertigt sind. 1. Aneinander gewachsene Bases der Kotyledonen; 2. mediane Kotyledonenbündel; 3. laterale Kotyledonenbündel; 4. erstes Blattpaar; 5. Mittenbündel des ersten Blattes.

nun in der Weise um das primäre Xylem, dasz die beiden Phloëmbündel sich immer weiter von einander entfernen (Fig. 12, II).

Inzwischen vereinigen sich die aneinanderliegenden Seitenbündel der beiden Kotyledonen paarweise zu einem lateralen Bündel und so treten aus den Kotyledonen vier Blattspuren in den Stengel, nämlich zwei Doppelbündel aus den Mittenerven und zwei laterale Bündel (Fig. 12, II und III).

Weil die Stellung der Kotyledonen und des ersten Blattpaars dekussiert ist, teilen sich die medianen Bündel dieser Blätter jedes im untersten Knoten in zwei Äste, die auseinanderweichen um den lateralen Kotyledonenbündeln Raum zu schaffen (Fig. 12, II und III).

Die Bündel, die vom ersten Internodium herstammen, gehen in schräger Richtung nach unten und verschmelzen verhältnismässig bald mit den Kotyledonenbündeln, so dasz wir auf niedrigeren Querschnitten durch das Hypokotyl vier grosze, durch parenchymatische Markstrahlen getrennte Bündel sehen (Fig. 12, IV).

## II. Sekundäres Dickenwachstum.

### A. Hypokotyl von *Carthamus tinctorius*.

Ein Querschnitt durch das Hypokotyl eines Pflänzchens, wovon nur die Kotyledonen gut entwickelt sind und dessen Hypokotyl eine Länge von etwa 1,5 cm hat, weist, wie oben gesagt worden ist, vier Bündel auf.

Photo 21 (Tab. XXII) gibt einen Teil dieses Schnittes.

Bei mb links kann man sehen, wie das mediane Kotyledonenbündel sich geteilt hat und wie die beiden Hälften um das primäre Xylem gedreht sind. Rechts oben bei l.b. befindet sich eines der lateralen Kotyledonenbündel.

An beiden Seiten dieses Bündels befinden sich breite parenchymatische Markstrahlen. Bei *Carthamus* ist die Grenzlinie zwischen dem zentralen Zylinder und der Rinde sehr scharf.

Bei einem Pflänzchen, dessen Hypokotyl 2,5 cm lang ist und das erste und zweite Internodium respektive 3 und 2 cm, ist schon im Hypokotyl ein geschlossener Kambiumring vorhanden.

Auf Photo 22 (Tab. XXII) ist zu sehen, wie der breite parenchymatische Markstrahl zwischen dem lateralen und medianen Kotyledonenbündel durch das Interfaszikularkambium überbrückt ist. Vergleichen wir nun hiermit einen Schnitt durch das 4 mm dicke Hypokotyl einer Pflanze, deren Stengellänge 24 cm beträgt (Photo 23), so sehen wir, dasz das Interfaszikularkambium auch

Leitungsgewebe gebildet hat, so dasz ein geschlossener Holzring vorhanden ist.

### B. Internodien von *Carthamus tinctorius*.

Photo 24 (Tab. XXIII) ist ein Querschnitt durch die Mitte des ersten Internodiums derselben Pflanze, deren Schnitt durch das Hypokotyl auf Photo 22 abgebildet ist.

Während also im Hypokotyl schon ein geschlossener Kambiumring vorhanden ist, finden wir im ersten Internodium noch isolierte, durch parenchymatische Markstrahlen getrennte Gefäszbündel.

Bei einer ältern Pflanze, wovon die Länge des Hypokotyls und der Internodien respektive 2, 3, 5 und 2 cm beträgt, sehen wir auf dem Querschnitt des ersten Internodiums, dasz jetzt auch hier in den Markstrahlen das Interfaszikulkambium gebildet worden ist und bereits seine Tätigkeit angefangen hat. (Photo 25 (Tab. XXIV).

Das Schlussstadium des sekundären Dickenwachstums des ersten Internodiums ist auf Photo 26 abgebildet. Auch hier kann leicht gezeigt werden, dasz das Interfaszikulkambium sekundäres Xylem gebildet hat, in welchem sich grosze und weite Gefäze befinden, so dasz hier ein massives Holzgewebe gebildet worden ist.

### C. Zusammenfassung.

*Carthamus tinctorius* ist eine Pflanze, die, was ihren primären Bau anbelangt, zum Typus A. 2 K o s t y t s c h e w s gehört. Auch hier finden wir anfangs isolierte, durch parenchymatische Markstrahlen getrennte Gefäszbündel. Später entsteht in diesen Markstrahlen das Interfaszikulkambium, das sowohl im Hypokotyl, wie in den Internodien auch Leitungsgewebe bildet.

## ALLGEMEINE ZUSAMMENFASSUNG.

Bei allen untersuchten Pflanzen (*Helianthus annuus* L., *Ricinus communis* L., *Bidens chrysanthemoides* Michx. und *Carthamus tinctorius* L.) entstehen aus dem primären Meristemring des Stengelvegetationspunktes getrennte Gefäszbündel, während das dazwischenliegende Gewebe parenchymatische Markstrahlen bildet.

Wir finden hier also sowohl im Hypokotyl als in den Internodien in jungem Zustand auf Querschnitt einen Kreis isolierter, durch parenchymatische Markstrahlen getrennter Gefäszbündel. In diesen

Markstrahlen entwickelt sich später das Interfaszikularkambium, das nicht nur Parenchym, sondern auch Leitungsgewebe bildet.

Die Behauptung Kostytschews betreffs des sekundären Dickenwachstums von Krautpflanzen mit Interfaszikularkambium, die von ALEXANDROV und ALEXANDROVA für *Helianthus annuus* und *Ricinus communis* bestätigt wurde, hat sich also als unrichtig herausgestellt.

So gilt also das Schema von SACHS für diese Gruppe von Pflanzen noch immer.

Dasz einige Botaniker (FLOT 1890 und HELM 1932) sagen, dasz genanntes Schema, was die Internodien der *Ricinus* betreffe, nicht richtig sei, weil in der Stengel spitze kein Kreis gleicher Bündel vorhanden sei, hat wahrscheinlich seinen Grund in der Tatsache, dasz sie übersehen, dasz SACHS für sein Schema selbstverständlich ein sehr einfaches Beispiel gesucht hat. Er fand dieses mit Recht im Hypokotyl von *Ricinus*. Der Bau der Internodien ist in der Tat viel verwickelter, obgleich das sekundäre Dickenwachstum hier, wie sich aus dem Vorgehenden zeigt, grundsätzlich dem des Hypokotyls gleich ist.

Dasz das Interfaszikularkambium Leitungsgewebe bilden kann, braucht kein Befremden zu erregen. Da sogar aus den Markzellen bei *Ricinus* (MÖBIUS 1887, ALEXANDROV und ALEXANDROVA 1926) und weiter in sehr vielen andern Fällen (sieh SOLEREDER 1899 und 1908) neue Gefäsze entstehen können, ist es durchaus verständlich, dasz das Markstrahlgewebe, das aus dem primären Meristemring entsteht, die Potenz Leitungsgewebe zu bilden doch gewis an erster Stelle behält.

Ob in den Markstrahlen einiger Kletter- oder Winde pflanzen neues Leitungsgewebe entsteht, habe ich nicht untersucht. Allbekannt ist jedoch, dasz bei Pflanzen des *Aristolochia*-typus kein geschlossener Holzring im Stengel gebildet wird.

Diese Arbeit erschien in holländischer Sprache als Doktordissertation (Universität Utrecht) im Juli 1935 mit dem Titel: *Bouw en secundaire diktegroeij van kruidachtige planten met interfasciculair cambium*.

## LITERATUR.

- Alexandrov, W. G. und O. G. Alexandrova. 1926. Ueber Konzentrische Gefäsbündel im Stengel von *Ricinus communis*. *Botan. Archiv* 14.
- Alexandrov, W. G. 1929. Beiträge zur Kenntnis des Gefäsbündels der dikotylen Krautpflanze. *Berichte d. deutsche Bot. Ges.* 47.
- Alexandrov, W. G. und O. G. Alexandrova. 1929a. Ueber die Struktur verschiedener Abschnitte ein und desselben Bündels und den Bau von Bündeln verschiedener Internodien des Sonnenblumenstengels. *Planta* 8.
- Alexandrov, W. G. und O. G. Alexandrova. 1929b. Gefässtengelbündel der Sonnenblumen als Object der Experimentalanatomie. *Botan. Archiv* 25.
- Barthelmesz, A. 1925. Ueber den Zusammenhang zwischen Blattstellung und Stelenbau unter besonderer Berücksichtigung der Koniferen. *Botan. Archiv* 37.
- Bary, A. d. e. 1877. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne.
- Berthold, G. 1898. Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. Teil 1.
- Boodle, L. A. 1902. On Lignification in the Phloem of *Helianthus annuus*. *Annals of botany* 16.
- Boodle, L. A. 1906. Lignification of phloem in *Helianthus*. *Annals of botany* 20.
- Carstens, C. 1931. Das Dickenwachstum der Gymnospermen und holzigen Dikotyledonen. *Beih. z. Bot. Centralbl.* 48.
- Chauveau d., G. 1911. L'appareil conducteur der plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. *Annales d. Sc. Nat. sér. 9, 13.*
- Eames, A. J. 1911. On the origin of the herbaceous type in the Angiosperms *Annals of bot.* 25.
- Fitting, 1921. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 15. Aufl.
- Flot, L. 1890. Recherches sur la structure comparée de la tige des Arbres. *Revue gén. de bot.* 2.
- Frank, B. und A. Tschirch. 1890. Wandtafeln für den Unterricht in der Pflanzenphysiologie.
- Gaucher, L. 1902. Recherches anatomiques sur les Euphorbiacées. *Ann. d. Sc. Nat. sér. 8, T. 15.*
- Gérard, R. 1881. Recherches sur le passage de la racine à la tige. *Ann. d. Sc. Nat. Sér. 6, T. 11.*
- Goebbel, K. 1923. Organographie der Pflanzen.
- Haberlandt, G. 1918. Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl.
- Hallier, H. 1905. Ein zweiter Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. *Ber. d. d. bot. Ges.* 23.
- Hanstein, J. 1858. Ueber den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dikotylen Holzringes. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1.
- Helm, J. 1932. Untersuchungen über die Differenzierung der Sprossscheitelmeristeme von Dikotylen unter besonderer Berücksichtigung des Procambarums. *Planta* 15.
- Jeffrey, E. 1917. The Anatomy of Woody Plants.
- Karsten, H. 1847 (1849). Die Vegetationsorgane der Palmen. *Abh. d. Kön. Ak. d. Wiss. Berlin.*
- Kostytschew, S. 1922. Der Bau und das Dickenwachstum der Dikotylenstämme. *Beih. z. Bot. Centralbl.* 50.

- Kraus, C. 1881. Untersuchungen über innere Wachstumsursachen und deren künstliche Beeinflussung. *Forsch. a. d. Geb. der Agrikultur-Physik* 4.
- Lenoir, M. 1920. Evolution du tissu vasculaire chez quelques plantues de Dicotylédones. *Ann. d. Sc. Nat. sér. 10, T. 2.*
- Möbius, M. 1887. Ueber das Vorkommen concentrischer Gefäßbündel mit centralem Phloem und peripherischen Xylem. *Ber. d. d. bot. Bes.* 5.
- Moeller 1876. Beiträge zur vergleichenden Anatomic des Holzes. *Denkschr. d. Wiener Ak.* 36.
- Möhl, H. von. 1858. Ueber die Cambiumschicht des Stammes der Phanerogamen und ihr Verhältnis zum Dickenwachstum desselben. *Botan. Zeit.* 16.
- Nägeli, C. v. 1858. Das Wachsthum des Stammes und der Wurzel bei den Gefässpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel. *Beitr. z. wiss. Bot.*
- Nägeli, C. v. 1868. Das Dickenwachsthum des Stengels und die Anordnung der Gefäßstränge bei den Sapindaceen. *Beitr. z. wiss. Bot.*
- Peters, L. 1897. Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei *Helianthus annuus* und *Polygonum cuspidatum* Sieb. et Zuccar. *Diss. Göttingen.*
- Rothert, W. 1885. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Differenzen im primären Bau der Stengel und Rhizome krautiger Phanerogamen, nebst einigen allgemeinen Betrachtungen histologischen Inhalts. *Diss. Dorpat.*
- Rothert, W. 1913. Gewebe der Pflanzen. *Handwörterb. der Naturwiss.* 4
- Rübel, E. 1920. Experimentelle und Transpirationsverhältnisse bei *Helianthus annuus* L. *Beih. z. bot. Centralbl.* 37.
- Sachs, J. 1874. Lehrbuch der Botanik. 4 Aufl.
- Sachs, J. 1882. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.
- Sanio, C. 1863. Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. *Botan. Zeit.* 21.
- Sanio, C. 1864. Ueber endogene Gefäßbündelbildung. *Botan. Zeit.* 22.
- Sanio, C. 1865. Einige Bemerkungen in Betreff meiner über Gefäßbündel-differenzierung geäusserten Ansichten. *Botan. Zeit.* 23.
- Sárkány, A. 1934. Die Entwicklung des Leitungssystems bei *Ricinus communis*. *Botanikai Közlemenyc*. 31.
- Sárkány, A. 1936. Ueber Entwicklung und Funktion des intrafascicularen Kambiums bei *Ricinus communis*. *Jahrb. f. wiss. Botanik*. 82.
- Schacht, H. 1856. Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Erster Theil.
- Schoutte, J. 1902. Die Stelär-Theorie. *Diss. Groningen.*
- Schröder, W. 1912. Zur experimentellen Anatomie von *Helianthus annuus* L. *Diss. Göttingen.*
- Scott, F. M. and H. M. Shar Smith. 1933. The Transition region in the seedling of *Ricinus communis*: A physiological interpretation. *Amer. Journ. of Bot.* 20.
- Sinnott, E. W. and I. W. Bailey. 1914. Investigations on the phylogenie of the Angiosperms: No. 4. The origin and dispersal of herbaceous Angiosperms. *Annals of Bot.* 28.
- Sinnott, E. W. and I. W. Bailey. 1922. The significance of the „Foliar Ray“ in the evolution of herbaceous Angiosperms. *Annals of bot.* 36.
- Solereder, H. 1899 und 1908. Systematische Anatomie der Dicotyledonen.
- Thoday, D. 1922. On the Organization of growth and differentiation in the stem of the sunflower. *Annals of bot.* 36.
- Vöchting, H. 1873/1874. Beiträge zur Morphologie und Anatomic der Rhipsalideen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 9.

Vöchting, H. 1908. Untersuchungen zur experimentellen Anatomic und Phatalogie des Pflanzenkörpers.

Wieles, A. 1887. Beiträge zur Kenntnis der Jahresringbildung und des Dickenwachstums. Jahrb. f. wiss. Botanik 18.