

Mehrfache darauf zielende Untersuchungen sind daher angestellt, die umfassendsten von Lestiboudois*), welcher besonders in einer Anzahl von Pflanzen, die decussirte oder rein alterne Blätter tragen, eine diesen Stellungen völlig entsprechende Symmetrie des Holzringes nachgewiesen hat.

Weniger erschöpfend sind jedoch dieses und anderer Forscher Untersuchungen an Stengeln mit spiralständigen Blättern. Man begnügt sich im Allgemeinen zu schnell mit dem Ausspruch, daß die Gefäßstränge der Blätter Verzweigungen derjenigen des Stengels seien, und selbst Lestiboudois, der der Gesetzmäßigkeit dieser Verzweigung nachspürt, verläßt bald den sichern Boden der Beobachtung, und giebt sich mit einer allgemein schematisirenden Darstellung zufrieden. Weder er noch Andere haben die Untersuchung erschöpfend genug bis zu den mikroskopischen Elementartheilen fortgeführt, und so die Entscheidung der Frage vor die letzte Instanz gebracht.

Da es mir nun schien, daß, mochte die Antwort ausfallen, wie sie wollte, doch immer dabei ein gewisser Gewinn für die vergleichende Phytotomie zu erlangen sein müsse, so habe ich noch einmal versucht, die Fragen:

- 1) in wie weit einerseits die Blattstellungs-gesetze in der Elementar-Anatomie des Stengels wieder zu erkennen seien, und
 - 2) welchen Einfluß andererseits der Bau und die Entwicklung des Sprosses selbst etwa auf die Anordnung der Blätter und ihrer Theile ausüben möchte,
- ihrer Beantwortung durch vergleichende Betrachtung der Stengel-anatomie näher zu führen.

Die Vorführung einiger Beispiele mag am einfachsten dienen, die bisher gewonnenen Ergebnisse darzulegen, und ich beginne mit einer Pflanze, welche, von besonders einfachem Bau des Holzringes, geeignet ist, die zu besprechenden Verhältnisse vorzugsweise übersichtlich zu zeigen.

Die ausdauernden Sprosse von *Arabis albida*, welche zahlreiche Laubblätter an ziemlich kurzen Stengelgliedern tragen, gewähren ein gutes Beispiel einer normalen, d. h. der „Hauptkette“ angehörigen Blattstellung, wiewohl sich keins der einfacheren Stellungsverhältnisse, $\frac{2}{2}$, $\frac{3}{3}$, $\frac{4}{4}$, $\frac{5}{5}$, wie die Betrachtung der Blattrosette zeigt, ganz genau ausdrückt, und höhere sich nicht mehr abschätzen lassen. Dem Augenmaße nach hält die Anordnung zwischen den genannten Divergenzen etwa das Mittel, sich bald dieser bald jener scheinbar mehr zuneigend.

Auf dem entwindeten Zweig kommen einem bei Beurtheilung der gegenseitigen Ueberordnung der Blätter die Streifen der Bast-schicht zu Hülfe, welche, unter sich und der Stengel-laxe annähernd parallel, die Fehler vermeiden lassen, die etwa aus secundärer Drehung und Biegung des Stengels entspringen möchten. Indem sich durch diese die Ansätze von einer Zahl über einander folgender Blätter auf eine gegen die Stengel-laxe senkrechte Kreis-Ebene projiciren,

*) Lestiboudois, Phyllotaxie anatomique, Ann. d. sc. nat. III. X. Bot.

sieht man leicht, daß jedes 6. Blatt neben dem entsprechenden ersten nach der Seite des dritten hin steht, und daß mithin die 6 ersten Blätter in der Peripherie derselben in der Ordnung 1, 4, 2, 5, 3, 6, 1 auf einander folgen.

Bei mikroskopischer Betrachtung eines Querschnitts (Fig. 1.), der mitten aus dem Stengel, wo derselbe mit entwickelten Blättern besetzt ist, entnommen ist, findet man unterhalb des Rindenparenchyms zunächst diese Bastfaser wieder (Fig. 1, b.), bestehend aus wenigen Reihen jener weiten, verhältnismäßig kurzen, prismatischen Bastzellen, welche oft den Erstlings-Bast selbst bei Holzgewächsen ausmachen. Dieselbe ist nicht ringsum gleichmäßig, sondern vielmehr stellenweis dünner oder auch wohl unterbrochen, und aus streckenweis bald weiteren bald weniger weiten Zellen gebildet, so daß sie aus einzelnen Bogenstücken zusammengesetzt erscheint. Diese Ungleichheit veranlaßt eben jene oberflächliche Streifung des entriindeteten Stengels. Auf diese Bastfaser folgt ein in der Entstehung begriffenes Periderma (p), dann eine Lage feinzelligen Rindenparenchyms (r), dann die Cambialschicht (c), die nach innen in den eigentlichen Holzring (t) übergeht, der seinerseits in ziemlich geschlossener aber im Allgemeinen dünner Lage das Mark (m) umgiebt.

Aber auch dieser ist nicht gleichmäßig. Vielmehr zeigen sich zweierlei Gefäße; dem Cambium näher sieht man die Oeffnungen prismatisch 4—6kantiger, kurzgliedriger, getüpfelter Gefäße, die oft vergleichsweise weit erscheinen, und ringsum in großer Zahl verbreitet sind; mehr nach innen finden sich ziemlich kreisrunde engere Lumina echter Spiralgefäße (s) in einzelnen meist gegen das Mark vorspringenden Gruppen. Jene weiten getüpfelten, wie diese engen abrollbaren Gefäße sind mit feinen, größtentheils kaum verdickten Holzzellen (h) untermischt, und besonders nach innen von ihnen umgeben. Ueberdies ist ihre Kreisstellung rings um das Mark her von einzelnen kleinen Bündeln anderer stark verdickter, getüpfelter Holzzellen (S. 1, 8, h') unterbrochen, wodurch sie selbst in eine Anzahl größerer Gruppen mehr oder weniger deutlich getrennt werden, welche eben die einzelnen sogenannten Gefäßbündel vorstellen. Je näher der Gipfelknospe, desto deutlicher wird diese Sonderung. Dagegen findet im entwickelten Sproß eine Trennung der Gruppen durch breitere Markstrahlen nicht statt.

Man sieht diese Gefäßbündel nun unter sich verschieden gestaltet und ungleich aus ihren Elementen zusammengesetzt. Nicht schwer findet man aus allen dasjenige heraus, das in den zunächst oberhalb des Schnittes entspringenden Blattstiel laufen soll, da es, zumal dicht unter dem Blatt, vor allen andern durch Größe und Gestalt ausgezeichnet ist. (S. 1. 1). Es beginnt an seiner der Stengelare zugekehrten Seite mit einer Gruppe feiner, langgestreckter Zellen (h). Um diese stellen sich halbmondförmig die Spiralgefäße (s), erst sehr fein, dann nach und nach etwas weiter, in mehreren Reihen. Nun folgen meist eine oder ein Paar Reihen getüpfelter, kantiger Gefäße (t). Die beiden Gefäßarten lassen sich unter dem Mikroskop durch mancherlei optische Verhältnisse viel leichter unterscheiden, als es sich in einer zumal so kleinen Zeichnung des Querschnitts wiedergeben läßt, obwohl es auf einem solchen sich freilich auch am Object selbst nicht immer erkennen läßt, zu welcher Form jedes

einzelne Gefäß gehört. Das ganze Bündel ist nach außen gegen das Cambium zu gewölbt, nach innen flach oder etwas keilförmig vorspringend.

Beachtet man nun die Drehung der Blattspirale außen am Stengel und die Bastfreisung, so wird man diesem Gefäßstrange des nächstniedersten Blattes schräg gegenüber leicht einen andern wahrnehmen (2), der durch seine Ähnlichkeit mit jenem leicht verräth, daß er für das nächst höhere Blatt bestimmt ist. Er gleicht in den allgemeinen Verhältnissen dem ersten, erscheint nur etwas weniger halbmondartig gekrümmt, und ist gewöhnlich etwas reicher an weiteren prismatischen Tüpfelgefäßen (t), etwas ärmer an engen abrollbaren Spiralgefäßen (s).

Eine vergleichende Prüfung der übrigen Gefäßgruppen des Kreises läßt in einem Abstand vom 2. Bündel, welcher gleich dem zwischen diesem und dem ersten ist, eine dritte Zellgruppe als Bündel des dritten Blattes erkennen, welche, an Gestalt und Bestandtheilen sich etwa zum Strang 2 verhaltend, wie dieser zu 1, noch mehr Tüpfel- und noch weniger Spiralgefäße besitzt, und im Ganzen weit schmaler und schwächer ist. Er steht dem ersten Strange näher als dem zweiten, und alle drei geben die Abstände der ersten 3 Blätter in horizontaler Projection.

Dieses Abstandsverhältniß dreier Blätter muß sich in stetiger Folge den Stengel hinauf wiederholen. Wie vom ersten das zweite und dritte, ebenso weicht von diesem das vierte und fünfte ab. Jede Dreizahl auf einander folgender Blätter theilt den Stengelumfang in proportionale Abschnitte, ebenso also müssen die zugehörigen Gefäßstränge den Holzring theilen. Dadurch läßt sich der Ort ermitteln, wo das 4. Blattgefäßbündel zwischen dem ersten und zweiten zu suchen ist. Prüft man nun den Querschnitt an dieser Stelle, so fällt einem freilich keine Zellgruppe als so deutlich gesondert und so abgeschlossen in ihrer Gestalt auf, als jene ersten drei. Man bemerkt vielmehr einen oft ganz zusammenhängenden Bogen prismatischer Tüpfelgefäße, der fast den ganzen Abstand der Gefäßstränge 1 und 2 erfüllt. Doch zeigt sich, an seiner centralen Seite, etwas näher an Bündel 1 als an 2, eine nach innen vorspringende Gruppe feiner Spiralgefäße (4). Dieselben sind zwar weit weniger zahlreich, als sie es in den 3 ersten gesonderten Strängen sind, und nach außen von einer viel stärkeren Lage von Tüpfelgefäßen begleitet; doch lassen ihre Stellung im Kreise und der Vergleich mit jenen dreien keinen Zweifel, daß sie zu dem Gefäßbündel gehören, welches aufwärts in das von der Schnittstelle aus vierte Blatt geht.

Wie diese Gefäßgruppe zwischen Strang 1 und 2 im Holzringe genau an der Stelle des 4. Blatts steht, so findet sich eine ähnliche zwischen 2 und 3 genau dort, wo oberhalb der fünften Blattstrang abgeht, gebildet durch eine starke Bogenlage weiter Tüpfelgefäße, an deren innerer Seite sich eine noch kleinere Gruppe von Spiralgefäßen findet (5), und ebenso ein 6. Bündel am Orte des 6. Blattes dicht neben dem ersten, dessen Spiralgefäße meist nur noch sehr wenige sind, begleitet von sehr zahlreichen und weiten Tüpfelgefäßen (6).

Die Gleichheit der Abstände dieser 6 Zellgruppen in ihrer Aufeinanderfolge bei zweimaliger Umkreisung des Holzringes, der allmähliche Uebergang ihrer Gestalten vom ersten bis

zum sechsten und die Uebereinstimmung ihrer Stellung im Innern mit der Anordnung der Blattanfänge draussen auf der Stengelfläche lassen keinen Zweifel, daß sie den sechs Gefäßsträngen entsprechen, die oberhalb des gegebenen Schnitts in die sechs ersten Blätter laufen. Solche 6 Gefäßbündel finden sich leicht in jeglichem Querschnitt jedes Arabis-Stengels.

Aber es ist in der vorliegenden Abbildung noch mehr zu finden. Wie der 6. Blattstrang zwischen dem 3. und 1. erscheint, so läßt sich in kräftigen Sprossen auch noch die Spur eines siebenten zwischen dem vierten und zweiten finden. Denn die Bogenreihe der Tüpfelgefäße, welche vom 4. Strange an gegen den 2. hin fortläuft, zeigt zwischen beiden noch eine abgeforderte sehr kleine Gruppe von Spiralgefäßen (7) auf ihrer centralen Seite. Und ebenso ist auch endlich noch eine 8. Gruppe zwischen dem 5. und 3. Strange unverkennbar, obgleich bei ihr nur äußerst wenig abrollbare Gefäße mit Mühe zu finden sind und sie fast nur aus Tüpfelgefäßen (8) besteht.

Es lassen sich so auf irgend einem gegebenen Querschnitt eines Arabis-Sprosses stets 6, häufig 8 Gefäßbündel bemerken, die schon bei Betrachtung eines einzelnen Querschnitts mit großer Wahrscheinlichkeit als den ersten 6 bis 8 auf einander folgenden Blättern zugehörig zu deuten wären; und was bei Betrachtung eines Schnittes wahrscheinlich wird, erhebt sich zur thatsächlichen Gewißheit, wenn man Schnitte aus aufeinanderfolgenden Internodien mit einander vergleicht, und Strang für Strang durch sie hindurch verfolgt. Jeder einzelne nimmt, während er durch den Stengel aufwärts zieht, nach und nach alle die Gestalten an, die wir auf einem gegebenen Querschnitt zugleich im Kreise erblicken, als 8 verschiedene Zustände von 8 verschiedenen Bündeln. Alle mit einander stehen in ungefährer Folge einer $\frac{1}{2}$ -Stellung, d. h. sie bilden die Horizontalprojection der dreimal um den Sproß gewundenen Blattspirale mit nahezu $\frac{1}{2}$ -Divergenz.

Wo man den Stengel auch durchschneidet, findet man ein ähnliches Bild, das sich stets auf das beschriebene zurückführen läßt, wenn man den Gefäßstrang des nächst austretenden Blattes zum Ausgangspunkt nimmt. Nur daß, je tiefer in den Stengel hinab, die Zahl der getüpfelten weiten Gefäße, die zur Verstärkung des Holzringes dienen, desto größer wird, und daß das siebente und achte Bündel nicht überall deutlich, oft gar nicht erkennbar sind. (Fig. 7, 8.)

Daß aber die Gefäßbündel normal gestellter spiralständiger Blätter im Holzring herabziehend überall in ihrer ursprünglichen Ordnung wiederzufinden sind, ist im Grunde nur die factische Bestätigung dessen, was man sich schon lediglich aus der Betrachtung der Stengeloberfläche, ohne erst zu zergliedern, hätte denken können. Es ist daher weiter zu fragen, wo endlich die Stränge aufhören, einzeln unterscheidbar zu sein, wo sie ihren Ursprung nehmen, und mithin, in welchem letzten Zusammenhange sie schließlich unter einander stehen, und was sich dabei für den Bau des gesammten Holzringes ergebe.

Fasse man noch einmal irgend einen einzelnen Blattgefäßstrang ins Auge, und folge ihm in seinem Lauf durch den Stengel, von seinem Austritt in das Blatt an abwärts.

Man könnte dazu am sichersten den ganzen Spross Schnitt für Schnitt abtragen, oder ihn wenigstens auf mehreren Schnitten in jedem Interfolium betrachten. Doch wird man sich, nachdem man eine Anzahl derselben untersucht hat, bald überzeugen, daß man durch Vergleichung der auf einem und demselben Schnitte vereinigten Gefäßstränge schneller und ebenso gut zum Ziele kommt, nachdem man nur wenige Schnitte aus verschiedenen Höhen des Stengels entnommen hat. Dabei ist eins beim Vergleich der Gefäßbündel verschiedener Blätter nicht zu vergessen, daß natürlich, wie diese, so auch jene nicht alle unter einander von absolut gleicher Stärke sein können.

In der Basis des Stiels von einem ausgewachsenen Blatt selbst zeigt der Querschnitt des Gefäßstranges eine starke Halbmond-² Stellung abrollbarer Spiralgefäße. Ihre der obern Stielfläche („Markseite“) zugekehrte Höhlung ist mit sehr langen feinen schwach verdickten Holzzellen erfüllt. Nach außen folgt eine Bogenschicht Cambialgewebe, dann eine ähnliche Lage von Bast. Das Ganze bildet ziemlich einen Halbkreis.

In dieser Gestalt findet man das Bündel im Stengel wieder, wo es eben den Holzkreis verläßt. Abwärts durch den Stengel verfolgt, zeigt es nun die Veränderungen, welche in den acht neben einander stehenden Strängen des Querschnitts sich folgendermaßen darstellen.

Zunächst streckt sich die Halbmondgestalt, so daß sie in die Kreisperipherie des Holzkreises paßt. Dabei werden die feinen Holzzellen arenwärts zu einer stumpfen Leiste hervorgedrängt. Zugleich legen sich auf die äußere Seite des Spiralgefäßbogens einzelne noch ziemlich enge Tüpfelgefäße, die aufwärts kaum bis in den untersten Theil des Blattstiels zu gelangen scheinen.

Allmählich verstärkt sich nun die Lage der Tüpfelgefäße auswärts durch immer weitere und zahlreichere, wodurch die Spiralgefäße selbst mit den feinen Holzzellen arenwärts vorgeschoben werden. Zugleich nimmt die Zahl dieser beiden Formen fortwährend schnell ab.

Etwa im 4., 5. oder 6. Interfolium abwärts hat die Lage der Tüpfelgefäße ihr Maximum erreicht, und nimmt später wieder ab. Der Spiralgefäße und innern Holzzellen werden so wenig, daß die durch sie gebildete vorspringende Kante bis zum 8. Stengelglied schon fast ganz abgelaßt ist.

Haben wir es nun mit einer reinen $\frac{1}{2}$ -Stellung zu thun, so muß jeder Blattstrang, nachdem er durch 8 Interfolien hinabgezogen ist, nun genau auf einen abwärtsneunten Strang treffen. Der Verlauf der Baststreifen auf dem entrindeten Stengel läßt es fast so scheinen. Die Betrachtung der Gipfelrosette aber, wie schon oben bemerkt, zeugt dagegen.

Geht das Stellungsverhältniß über $\frac{1}{2}$ hinaus, so hat das 9. Blatt zwischen 1 und 4 zu stehen. Das 4. Bündel unsers Schnitts steht mit seiner innern Leiste dem 7. näher, als dem 1., d. h. der Raum zwischen 1 und 4 ist vergleichsweise größer. Die Tüpfelgefäße, die ihn erfüllen, lassen Zweifel, ob sie zu 4 gehören. Da bemerkt man denn bei genauer Prüfung an ihrer Arenseite noch ein Paar feine Spiralgefäße (Fig. 1. 9, s), von denen

des Stranges 4 getrennt. Sie lassen sich als letzte Ausläufer, oder, wenn man lieber will, als erste Anfänge des Spiralgefäßbündelchens eines neunten Stranges deuten.

Vergeblich dagegen sucht man im vorliegenden Querschnitt eines 10., 11. u. f. w. Stranges Spuren zwischen 2 und 5, 3 und 6, u. f. w. Statt ihrer findet man höchstens noch ein Paar vereinzelte Tüpfelgefäße, jedoch ist die meist deutliche Lücke durch ein Bündelchen jener oben erwähnten, stark verdickten Holzzellen ausgefüllt. (Fig. 1. (10), (11), h').

Die ähnliche Wiederholung dieser Erscheinung auf verschiedenen Querschnitten desselben Sprosses zeugt auch für ihre Gesetzmäßigkeit. Schwächere Sprosse lassen oft schon an Stelle des 7., 8., 9. Blattstranges höchstens dergleichen Holz Bündel finden, so daß dann nur 6 Bündel den Kreis erfüllen. (Fig. 7, 8: (7), (8), (9).)

Demnach beginnt der Gefäßstrang, welcher in einen gegebenen Blattstiel austritt, etwa im 6. bis 9. tieferen Intersolium mit einzelnen feinen Spiralgefäßen und Holzzellen, die an der inneren Fläche des Holzringes stehen, und deren Zahl allmählich zunimmt, so daß sie eine immer stärker vorspringende axile Leiste bilden, bis sie endlich als halbcylindrischer Strang seitwärts in das Blatt abgehen. Sie stehen nirgends mit dem Nachbarbündel in nachweisbar unmittelbarer Verbindung.

Dies Bündel ist in seinem ganzen Verlauf durch den Stengel von einer Lage stärkerer Tüpfelgefäße begleitet, die zugleich mit ihm oder etwas tiefer in geringer Zahl auftreten, sich aufwärts schnell vermehren, um wieder abzunehmen und beim Austritt in das Blatt zu verschwinden. Sie stehen an ihrem untern Ende mit den Nachbarbündeln in Berührung; denn die Betrachtung der Tüpfelgefäßlagen des 7., 8. und 9. Blattstranges unserer Figur zeigt, daß dieselben hier nicht streng von denen ihrer Nachbarbündel gesondert sind, und man kann zweifelhaft bleiben, ob nicht zwischen den unmittelbar an die Spiralgefäßbündel gelegten Tüpfelgefäßgruppen noch einzelne, gewissermaßen neutrale, zu keinem bestimmten Bündel gehörige vorhanden wären. Bei den Bündeln 1, 2, 3, 5, 6 zeigt sich dagegen die Abgrenzung deutlicher, und beweist, daß auch die Tüpfelgefäßlagen sich aufwärts von einander trennen, indem sie sich eng zu ihren Spiralgefäßbündeln halten.

Vor dem Ursprunge jedes Stranges ist im Holzring eine fast gefäßleere Stelle, die allein durch besonders stark verdickte Holzzellen erfüllt wird.

Soweit besteht der Holzring der *Arabis albida* aus 6—9 unterscheidbaren Gefäßbündeln, zwischen denen außer den Spuren beginnender fernerer Bündel andere selbstständige Gefäßbildungen bei Betrachtung eines entwickelten Stengelgliedes nicht deutlich werden. Jeder Strang besteht aus zwei Lagen, einer innern, die ganz und gar aus dem Stengel in das Blatt läuft, und einer äußern, die fast bloß den Stengel durchzieht. Jene, die nur aus allen echten Spiralgefäßen und aus feinen Holzzellen besteht, möchte ich ausschließlich als das Erstlingsbündel (Primordialstrang), diese aus Tüpfelgefäßen und Holzzellen gemischte Lage als Folge-Schicht (Succedan-Schicht) bezeichnen.

Wie zu jedem Primordialstrang eine Succedanschicht getüpfelter Gefäße gehört, so entspricht jeder solchen wiederum ein Bogenstück des Cambialringes und ein ähnliches aus

der Bastfaser, welche letzte, wenn auch nicht überall ebenso deutlich gegliedert, wie der Gefäß- und Holzring, dennoch, wo sie es ist, in ihrer Eintheilung mit den Holzbündeln übereinstimmt, ja deren Sonderung oft noch deutlicher bezeichnet. (Fig. 1, B. 2, 5, 8, 3.)

Insofern der Primordialstrang nebst Cambium- und Bastbündel unmittelbar und in ganzer Stärke in den Blattstiel übergeht, und mit ihm die succedane Tüpfelgefäß-Lage in innigstem Zusammenhange steht, und alle diese Theile als gemeinsames Bündel schon lange vor ihrem Austritt ins Blatt eine deutlich ausgesprochene Individualität behaupten, und so zu sagen den Antheil eines einzelnen Blattes an den Bestandtheilen des allen gemeinsamen Trägers darstellen, sei es gestattet, sie in ihrer Gesamtheit als die „Blattspur“ im Stengel zu bezeichnen.

Gelingt es nun aber auch überall in schon entwickelten Interfolien solche 6—9 Blattspuren als wesentliche Zusammensetzungsstücke des Gefäß-Cylinders herauszufinden, so muß doch außer dem Fertigen erst noch das Entstehende betrachtet werden, um das Verhältniß zwischen jenem und diesem ins richtige Licht zu stellen.

Je näher der Gipfelknospe, desto deutlicher zeigt sich der Holzring in einzelne Gefäßbündel aufgelöst, wie es die Querschnitte Fig. 2—7 von 6 auf einander folgenden Stengelgliedern, aus und unter der Gipfelknospe, und Fig. 8, der 3 Interfolien tiefer entnommen ist, darstellen. Denn je weniger die Blätter und Stengelglieder selbst, desto weniger sind auch in ihnen die Gefäßstränge entwickelt. Man sieht zuletzt keinen deutlichen Bast und keine Tüpfelgefäße mehr, und die Primordialstränge stehen somit als völlig vereinzelt Gefäßbündel im Kreise herum, nur durch einen geschlossenen Ring von Cambialgewebe (dem „Verdickungsring“, Schacht) verbunden. Daher fällt dann um so leichter auf, wie verschieden diese unter einander sind, und wie sie in der angegebenen Blattstellungsreihenfolge vom 1. bis zum 6.—9. hin stetig schwächer werden. Man kann leicht Querschnitte finden, auf denen das nächst austretende Blattbündel 60—80 abrollbare Gefäße zeigt (Fig. 4), während die Spuren der jüngsten Blätter kaum die allerersten finden lassen. Noch höher in der Knospe aufwärts bestehen die jüngsten Blattspuren nur noch aus Cambialgewebe, während in den älteren schon fertige Spiralgefäße deutlich sind. Noch höher hinauf bleibt nichts als ein Cambialring mit nach innen vorspringenden Cambialbündeln, bis endlich alles in dem völlig cambialen Vegetationspunkt selbst zusammenläuft. (Fig. 8—2.)

Fig. 9 ist ein Schnitt, sehr nah unter dem Vegetationspunkt entnommen. Der Stengel besteht noch aus fast gleichmäßigem rundzelligen Gewebe, das nur durch die schmale feinzellige Cambialzone (c) in Mark und Rinde gesondert wird. An 9 Stellen springt das Cambium deutlich gegen die Mitte in Gestalt von kleinen, etwa halbrunden Zellgruppen, vor. Innerhalb dieser entstehen nahe der vorspringenden Kante die ersten Spiralgefäße, deren Zahl vom 1. bis 4. Bündel schnell abnimmt, in den 5 übrigen durchgehends zwar sehr klein ist, die aber doch bis zum 9. schon erkennbar angelegt sind. Ja, die auffallende Spaltung des 5. Cambialstranges neben dem 8. läßt im Hinblick auf die Gruppierung der

Bündel 9, 4, 7 nicht unwahrscheinlich erscheinen, daß sein vereinzelttes Spiralgefäß (s [10]) schon einer 10. Blattspur angehört. Außerhalb des Cambialringes erkennt man an ihren weiten Öffnungen die im Entstehen begriffenen ersten Baststellen (b); auch Tüpfelgefäße (t) sind schon hier und da bemerkbar.

Diese Ansicht kann man in ähnlicher Weise auf allen gleichen Schnitten bestätigt finden, nur daß eben in anderen Fällen nur 6 Cambialstränge angelegt sind, die sich nur zu 6 Blattspuren entwickeln, wie es die Figuren 2—8 zeigen. Trägt man die Gipfelknospe vom Vegetationspunkt an durch aufeinanderfolgende Querschnitte gänzlich ab, so überzeugt man sich wiederum leicht, wie jede Blattspur aufwärts die verschiedenen Entwicklungsstufen schnell durchläuft, die wir hier in dem einen Bilde vereint sehen.

Jede beginnt im untersten Schnitt, wo sie sichtbar wird, mit einem einzelnen oder einer geringen Zahl von Gefäßen (Fig. 1—4, x, y, z), die nach oben stetig zunimmt. Wo das Bündel am stärksten und gefäßreichsten ist, tritt es seitwärts ins Blatt aus. Dazu gelangen alle, eins nach dem andern, in der durch die Blattordnung gegebenen Reihenfolge. So oft ein je ältestes aus dem Kreise geschieden ist, wird es durch ein neues, jüngstes ersetzt, das an der entsprechenden Stelle meist als neuntes, in den vorliegenden Figuren (2—8) als sechstes, zuerst sichtbar wird. Nicht selten sieht man, ist man nur nahe genug dem Vegetationspunkt, sehr junge Primordialstränge auf einem tiefern Schnitt lediglich aus Cambium bestehend, während sie auf einem höhern schon ein oder ein Paar deutliche Gefäße enthalten (Fig. 3, 4, z). Ueberall bemerkt man, wie die ersten einzelnen Spiralgefäßchen sowohl wie die schon verstärkten Gruppen einzeln für sich innerhalb ihres gesonderten Cambialbündels stehen, ohne andern Zusammenhang als den durch den gemeinsamen Cambialring vermittelten.

Indem man also erwägt, daß der Zustand, in welchem uns ein oben aus der Gipfelknospe entnommener Querschnitt den entstehenden Holzring (F. 9) zeigt, nach und nach in der Weise, wie es tiefer und tiefer geführte Schnitte lehren (F. 2—8), zu der Vollkommenheit übergehen muß, die oben geschildert ist (F. 1), und zugleich beachtet, wie jede jüngste Blattspur jeder Querschnittansicht aufwärts ihre Gestalt so lange vervollkommnet, bis sie das Ansehen der je ältesten erlangt hat, findet man das schon aus dem Bau des fertigen Stengels Erschlossene nicht allein bestätigt, sondern noch genauer festgestellt.

Der Holzring der gegebenen Pflanze verdankt seine erste Entstehung einer ziemlich bestimmten Anzahl einzelner, für ebenso viel Blätter bestimmter Gefäßstränge („Erstlingsbündel“) die gesondert in gesetzmäßiger Folge aus ebenso viel durch den gemeinsamen Cambialring verbundenen Cambialsträngen zunächst in Gestalt einzelner arenwärts vorgeschobener Spiralgefäße entstehen, sich durch neue, immer breiter werdende Reihen derselben vergrößern, und endlich äußerlich durch entsprechende Lagen succedaner Tüpfelgefäße und weiter Bastzellen verstärkt werden, welche sie nach und nach zum ziemlich geschlossenen Gefäßringe vereinigen.

So giebt sich für den Holzkörper der untersuchten Pflanze eine überall gleiche gesetzmäßige Gliederung zu erkennen, welche zugleich die Blattordnung unmittelbar widerspiegelt. Wie die Blätter auf der Spitze, so folgen diese Holzring-Glieder im Innern in ihrer Entstehung und Vervollkommnung dem Wege einer umlaufenden Spirale. Es bleibt noch übrig, den Zusammenhang der ersten Entwicklung der Blatthügel und der Blattspuren im Vegetationspunkt selbst aufzusuchen.

Auf einem Querschnitt durch die Gipfelknospe, der die Oberfläche des Wachstumspunktes frei legt, ohne sie zu verletzen, erblickt man in der Mitte, von der innersten deutlichen Blattreihzahl umschlossen, eine wenig gewölbte Fläche von cambialem gleichmäßig rundzelligem Gewebe, an deren Peripherie noch innerhalb der schon differenzirten Blatthügel fernere sich, dem Spiralumgange folgend, in leisen Anschwellungen erheben. Nach außen folgen die Durchschnitte immer älterer Blätter und zeigen aufs Deutlichste, daß die Blätter von der 3. Stellung bedeutend, und selbst von der 4. Stellung entschieden abweichen. In der Mitte, bis zum 2. oder 3. gesonderten Blatthügel, besteht alles aus fast völlig gleichmäßigem Cambium. Bei der Flachheit des Wachstumspunktes und der Gleichmäßigkeit seiner Zellen wollte es bisher nicht gelingen, etwa eine derselben als ausschließlich bevorzugte Gipfelzelle, von der die Vermehrung ausginge, zu erkennen. Und gelänge dies auch, so ist doch die Vermehrung der ganzen Zellmenge zu schnell und zu bunt, als daß sie irgend ein Gesetz in ihrer Aufeinanderfolge verriethe, das vielleicht auf eine spirallige Richtung deutete. Man sieht lediglich stets an der Stelle der Peripherie, wo die letzten 3 Blatthügel, den meisten Raum gelassen haben, einen neuen entstehen, und so folgt die Blattdivergenz aus dieser möglichst vollkommenen Raumbenutzung, als ob es nicht anders sein könnte.

Je höher der junge Blatthügel sich hebt, desto mehr differenzirt sich in seiner Axe eine Gruppe feinen cambialen Gewebes von dem übrigen, als der beginnende Primordialstrang des Blattes. Dicht unter dem Gipfel selbst beginnt ebenso die Differenzirung im Stengel. Eine Zone bleibt cambial, außen und innen nimmt das Gewebe parenchymatischen Character an. Die Cambialzone besteht aus den Primordialsträngen aller über ihr deutlich gesonderter Blattansätze, die ziemlich gedrängt im Kreise herumstehen, durch ihre verschiedene Stärke das verschiedene Alter ihrer Blätter darstellen, und von einem gleichmäßigen Ringe feinzelligen Fortbildungsgewebes umfaßt werden. Niemals erscheint, auch noch so dicht unter dem Gipfel, ein Cambialring ohne die Primordialstränge in ihrer gesetzmäßigen Anzahl. Vielmehr fallen diese, besonders die älteren unter ihnen, weit mehr in die Augen, als jener, und jeder von ihnen ist, wie später die fertigen Gefäßbündel, an der Stelle seines Austritts aus dem Kreise am stärksten und verjüngt sich von dort ebenso abwärts durch den Stengel, als aufwärts in den Blattstiel hinein. Ihr unterstes dünnstes Ende scheint öfter (oder immer?) mit einem Nachbarstrange zu verschmelzen. (S. 9, B. [10].)

Etwas tiefer trifft man dann die Primordialbündel schon älterer Blätter, in denen nun die Bildung der ersten Spiralgefäße und der feinen langen sie umgebenden Holzzellen begon-

nen hat, deren erstes Ausstreten stets nach der Altersfolge der Blätter, zu denen sie gehören, und also nicht in allen Primordialsträngen eines und desselben Querschnittes gleichzeitig stattfindet. Und zwar beginnt, wie es scheint, in jedem einzelnen Strang die Gefäßbildung zunächst an seiner stärksten Stelle, von dort nach außen und oben zugleich fortschreitend. Nicht lange darauf lassen sich auch schon außerhalb des Cambiums durch Erweiterung der Zell-Lumina die ersten Bastreihen erkennen. Tiefer erst, wo schon alle Erstlingsstränge angelegt sind, sieht man mit Deutlichkeit die ersten Tüpfelgefäße austreten, sich schnell vermehren, und sich jenen anschmiegen, während einzelne von ihnen auch wohl an solchen Stellen des Cambialrings entstehen, die unterhalb oder zwischen den Blattspuren von den Primordialsträngen nicht erreicht werden.

Blicken wir nun auf die gestellte Aufgabe zurück, so können wir die erste Frage, ob die Blattordnung in dem elementaren Bau des Stengels sich widerspiegeln, auf das Entschiedenste mit ja beantworten. Nicht die Blattstellung außen allein, sondern die sehr durchsichtige Gliederung des gesammten Gefäßkreises folgt dem Blattstellungsgefeß.

Es giebt keine Willkür und Regellosigkeit im Holzring, wie es keine in der Blattfolge giebt. Derselbe ist in keine zufällige, sondern in eine bestimmte Zahl von Gefäßsträngen getheilt, welche innerhalb jedes Querschnitts alle unter sich ungleichwerthig, in gesetzlicher Abstufung auf einander folgen. Es giebt von Anbeginn her kein dem Stengel allein angehöriges in ihm beginnendes und endendes Gefäßbündel; die Primordialstränge aller Bündel ziehen in die Blätter, und die Sucedanschichten sind nur unvollständige Bündel.

Aber als Verzweigungen älterer Bündel können die Blattgefäßstränge hier nur mit einem gewissen Zwang angesehen werden. Denn die Erstlingsstränge entstehen gesondert in ihren eigenen Cambiumstreifen, unten dünn, nach oben dicker werdend, oben sogar eher ein wenig früher als unten, und verschmelzen erst in ihren Folgeschichten, deren Entwicklung von unten nach oben fortschreitet.

Jeder Querschnitt gewährt das vollkommenste Bild von meist 3 Umgängen der Blattspirale in Horizontal-Projection. Ueberall, selbst wo die 7. und 8. Blattspur schon undeutlich oder gar nicht mehr nachweisbar sind, steht die 6. so weit von der ersten entfernt, daß dadurch die 2-Stellung ausgeschlossen wird. Und wo eine 9. sichtbar, steht sie andererseits auch neben der ersten, so daß auch keine genaue 3-Stellung vorhanden ist. Ja selbst noch weiter läßt sich mit Sicherheit schließen. Wäre die nächste Stellung der Hauptkette, 1/2, vorhanden, stände also Blatt 14 über 1, so müßte 6 ebensoweit auf der einen, als 9 auf der andern von 1 entfernt sein. Nun steht aber 9 stets viel näher an 1 als 6, und folglich ist auch keine genaue 1/2-Divergenz befolgt. Höhere Stellungen entziehen sich hier der Beobachtung. Bis hierher aber läßt sich aus der Anatomie mit viel größerer Sicherheit schließen, welche uns eben ohne Weiteres in Horizontalprojection zeigt, was äußerlich kaum ohne möglichen Irrthum abgeschätzt werden kann. Denn leicht dreht sich ein Stengel hin und her, aber die Gefäßstränge, die stets der Axe parallel, relativ grade Linien auf einer Cylind-

berfläche andeuten, halten sich schon gegenseitig in ihrer Stellung unverrückbar fest, und projectiren auf natürlichste Weise die Blattordnung weit abwärts, welche sich überdies durch die junge Blattrosette im Vegetationspunkt bestätigt findet.

Umgekehrt scheint die Stengelstruktur auf die Blattstellung von begrenzendem Einfluß zu sein.

Nehmen wir es für eine naturgegebene Eigenthümlichkeit des Arabis-Sprosses, daß der Holzring von je 6—9 Gefäßsträngen gebildet werde, die sich in ihn theilen, oder mit andern Worten, daß jede Blattspur 6—9 Interfolien des Stengels durchziehe, so wären eben damit die $\frac{2}{3}$ - und $\frac{1}{3}$ -Stellung anatomisch unvereinbar, da nach reinem Dicotylentypus die Primordialstänge in einem Kreise nur neben, nicht vor einander, und mithin das 6. und 9. Blatt auch nur neben dem ersten stehen können.

Immerhin ist aber diese spezifische Eigenthümlichkeit im Stengelbau, da für alle höhern Stellungen die Möglichkeit offen bleibt, nur von beschränkendem Einfluß, und enthält keinen letzten Grund für irgend eine bestimmte, sondern nur abweichende Gründe gegen einige Stellungenverhältnisse. Und da auch die Zellvermehrung im Vegetationspunkt selbst bei dieser Pflanze eine Anordnung, die auf eine bestimmte Spiralfolge deutete, und bestimmte Divergenzen verriethe, nicht zu erkennen giebt, so läßt sich aus der Anatomie dieser Pflanze weiter nichts folgern, als daß das allgemeine in seinem letzten Grunde noch nicht erklärte Grundgesetz spiraler Entwicklungsfolge hier für den einzelnen Fall durch gewisse spezifische Charaktere im Bau des Holzkörpers näher bestimmt und beschränkt werde.

Doch bleibt nun erforderlich, diese anatomischen Verhältnisse, die zufällig in der einen Pflanze so leicht zu durchblicken waren, auch in andern nachzuweisen, wenn man aus ihnen Gesetze von allgemeiner Gültigkeit folgern will. Ich habe daher besonders eine größere Zahl von Nadel- und Laubbäumen, in denen sich das Gepräge dicotyler Stammbildung in größter Vollkommenheit findet, der Untersuchung unterworfen. Doch ist hier nicht Raum, diese ausführlicher zu besprechen. Nur kurz noch sei das Gesamtergebniß angedeutet, welches das an der Arabis Beobachtete bestätigt hat.

Die Nadelhölzer, welche, zwar nicht Dicotylen, doch in den allgemeinen Verhältnissen des Stengelbaus denselben gleichen, sind mit ihren an kurzen Gliedern schnell auf einander folgenden Blättern, die ebenfalls nur je ein Gefäßbündel aus dem Holzring erhalten, besonders geeignet auf dem Stengelquerschnitt die Projection höherer Stellungenverhältnisse beobachten zu lassen. So finden wir z. B. in vielen Zweigen von *Taxus baccata* 13 Gefäßbündel zum Kreise vereinigt, nach dem Plan einer $\frac{2}{3}$ -Stellung, während erste Spuren eines 14. Bündels neben dem ersten noch sichtbar sind. Wenn schon nicht so deutlich, wie in der Arabis, so verrathen sich doch auch hier dem vergleichenden Blick die aus Spiralfäßen bestehenden Erstlingsbündel bald, und zwar in der Natur, wo optische Verhältnisse einem zu Hülfe kommen, leichter, als es sich durch die Zeichnung wiedergeben läßt. Hat man ein Bündel abwärts auf einer Zahl von Querschnitten verfolgt, und sich von der allmählichen

Gestaltveränderung, die es erleidet, überzeugt, und nimmt man überdies die Betrachtung der Stengeloberfläche zu Hilfe, so wird man unter den im Kreise neben einander stehenden Bündeln die richtige Folge herausfinden. Die Erstlingsstränge sieht man nach und nach von oben nach unten schwächer werden, bis sie im 10.—12. Stengelglied gänzlich verschwinden, dagegen die Zahl der Folgeschichten bis zu einem gewissen Grade wachsen, und sich dann ebenfalls zwischen ihren Nachbarn verlieren. Auch in peripherischer Richtung nehmen die Folge-Gefäßreihen allmählich an Zahl ab, und wo sie plötzlich wieder zunehmen scheinen, wie etwa im Bündel 4, 5, 6 eines gegebenen Querschnitts, geschieht dies durch Anschmiegen der Ueberreste eines 12., 13., 14. Bündels. Die äußeren Reihen verschmelzen rings herum mehr und mehr, aber dennoch läßt sich an der Vereinzelnung und allmählichen Gestaltveränderung der Erstlingsbündel, an der Art, wie die Folgereihen sich ihnen genau anschließen, und an der auf allen Schnitten wiederkehrenden ähnlichen Figur nachweisen, daß auch hier von keiner regellosen Schichtung der Holzgefäße, sondern nur von einer gesetzmäßigen Anordnung einer zwischen bestimmbarren Grenzen liegenden Zahl von Erstlings-Gefäßbündeln und den genau zu ihnen gehörigen Folgeschichten, die den ganzen Holzring ausmachen, die Rede sein kann. Doch hat es nur in schwächeren Zweigen mit den 13 Blattspuren einer ungefähren, (nicht völlig genauen) $\frac{1}{3}$ -Stellung sein Bewenden. Der Holzkreis stärkerer Sprosse geht darüber hinaus, in dem sich nach und nach überzählige Bündel, der Ordnung der normalen Spirale folgend, hinzugesellen, bis sich endlich in den kräftigsten Zweigen ein voller Einundzwanziger-Cyclus erkennen läßt.

Ähnlich ist es bei allen Nadelhölzern, die ich bisher beobachten konnte. Viele zeigten die Holzstränge zu etwa 21 im Kreise nach ungefährem $\frac{1}{3}$ -Plan, wie z. B. Arten der Gattungen *Picea*, *Larix*, *Cedrus*, *Podocarpus*, *Araucaria*. Bei anderen fand sich eine ungefähre $\frac{1}{3}$ -Ordnung, wie in schwächeren Zweigen von *Schubertia* u. s. w. Auch in den Ären der Zapfen lassen sich ähnliche Verhältnisse leicht nachweisen.

Noch mannigfaltiger wird die Gliederung des Holzringes in solchen Gewächsen, deren Blätter je 3, 5 oder noch mehr Bündel aus dem Stengel erhalten. Hier stehen dann zwar die Hauptbündel in der normalen Ordnung, wie sie die Blattstellung ergibt, die seitlichen Gefäßstränge aber schieben sich dergestalt bunt unter einander, daß man erst meint, ihrer Anordnung nicht folgen zu können. Dennoch läßt sich auch hier eine demselben Grundgesetze gehorchende Regelmäßigkeit erkennen, wie z. B. die Stengel von *Cytisus Laburnum* durchschnittlich gegen 5—8 Blattspuren, jede zu 3 Strängen, also etwa 15—24 Bündel auf ihrem Querschnitt zeigen, während mit noch größerer Beständigkeit manche Arten der Gattung *Ribes* die Bündel eines $\frac{1}{3}$ -Cyclus enthalten.

Doch mögen dies vorläufig Beispiele genug sein, und es sei, da der Raum einen weiter ausgeführten Nachweis nicht gestattet, nur schließlich bemerkt, wie nun in diesen kurz angedeuteten Beobachtungen, die sich über eine größere Zahl von dicotylen Holzgewächsen

erstrecken, die schon aus dem Bau von *Arabis albida* gefolgerten Gesetze eine allgemeinere Bestätigung gefunden haben; nämlich:

- 1) daß der dicotyle Holzring seine erste Entstehung einer Anzahl von gesonderten Gefäßbündeln verdankt, welche ganz und unmittelbar in die Blätter übergehen, und außer welchen keine primären Bündel existiren;
- 2) daß diese „Erstlingsbündel“ sich aus getrennten Cambialsträngen entwickeln, die zugleich mit dem Cambialring aus dem Gipfelcambium hervorgehen;
- 3) daß jeder derselben bei seiner Austrittsstelle in das Blatt am stärksten ist, auf- und abwärts immer schwächer wird, bis er nach einer beschränkten Anzahl von Interfolien, die er durchläuft, verschwindet;
- 4) daß zu den Erstlingssträngen sich demnächst Bündel von Folge-Gefäßen gesellen, die mehr und mehr mit einander verschmelzend den geschlossenen Holzring darstellen, der seiner Entstehung nach secundär und von dem Kreise der Erstlingsbündel durchaus verschieden ist;
- 5) daß mithin die erste Gestalt des Holzringes von der Blattstellung abhängt, von der sie ein getreues Abbild in Horizontalprojection wiedergiebt;
- 6) daß dagegen die Höhe der Blattstellungs-Ziffer durch die Zahl der Erstlingsbündel bedingt wird, die den Holzring constituiren, oder, was dasselbe ist, durch die Zahl der Interfolien, welche jedes Bündel durchläuft, und welche für jede Pflanzenart zwischen bestimmten Grenzen als spezifische Eigenthümlichkeit gegeben ist;
- 7) daß endlich in anatomischer Hinsicht die Blattstellungs-Ziffer zwar kaum jemals genau, sondern meist nur annähernd befolgt ist, das Bestreben der Pflanze jedoch nach Entwicklung in der normalen Spiralsfolge überall deutlich sichtbar wird.

3. Hanstein.

Erklärung der Abbildungen.

- Figur 1. Querschnitt durch einen stärkeren Sproß von *Arabis albida* unter etwa 12 deutlichen Blättern.
 Figur 2—7. Querschnitte aus 6 abwärts auf einander folgenden Stengelgliedern eines schwächeren Sproßes, deren oberster nahe unter dem Vegetationspunkt entnommen ist.
 Figur 8. Querschnitt desselben Zweiges um 3 Stengelglieder tiefer entnommen.
 Figur 9. Querschnitt eines stärkeren Sproßes nahe unter dem Vegetationspunkt entnommen.
 Figur 10. Schematische Darstellung des Verlaufs der Erstlingsbündel im Holzring.
- In allen Figuren bezeichnen die fortlaufenden Ziffern 1, 2, 3, 4 etc. die Blattgefäßbündel in ihrer natürlichen der Blattstellung und dem Alter der Blätter entsprechenden Folge. Die eingekammerten bezeichnen die weniger deutlichen Bündel oder die Orte, an denen sie erscheinen müßten. Durch die zu den Ziffern gesetzten Buchstaben m—z werden in den Figuren 2—8 dieselben Gefäßbündel auf den verschiedenen Querschnitten bezeichnet.

Ferner bedeutet in allen Figuren: m, Markzellen; s, die Spiralgefäße der Erstlingsbündel; t, die Tüpfel-Gefäße der Folge-Schichten; h, Holzzellen; h', die stark verdickten Holzzellen, besonders zwischen den Gefäßbündeln; c, Cambium; r, Rindenparenchym; p, Periderma; b, Bastzellen.



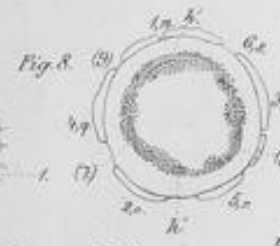
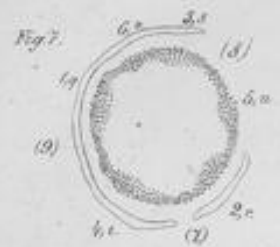
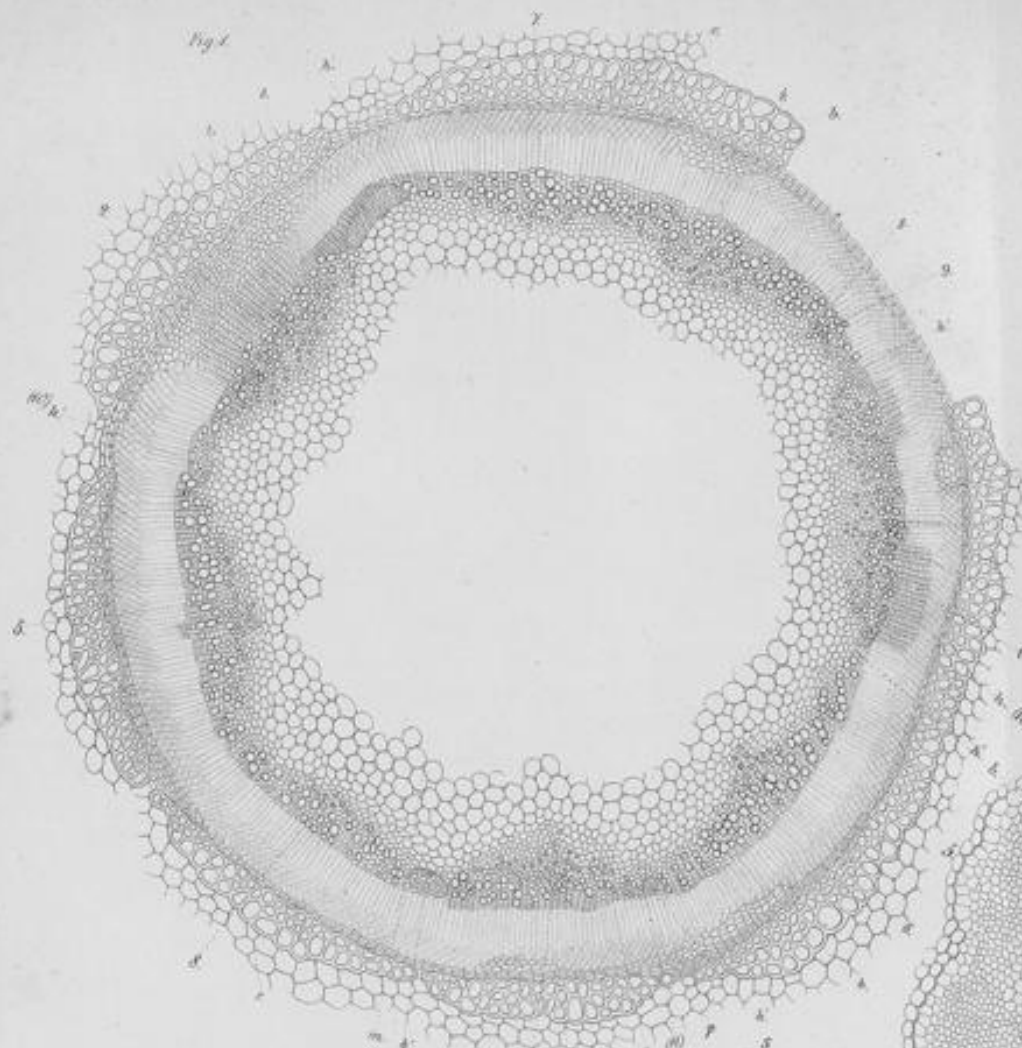
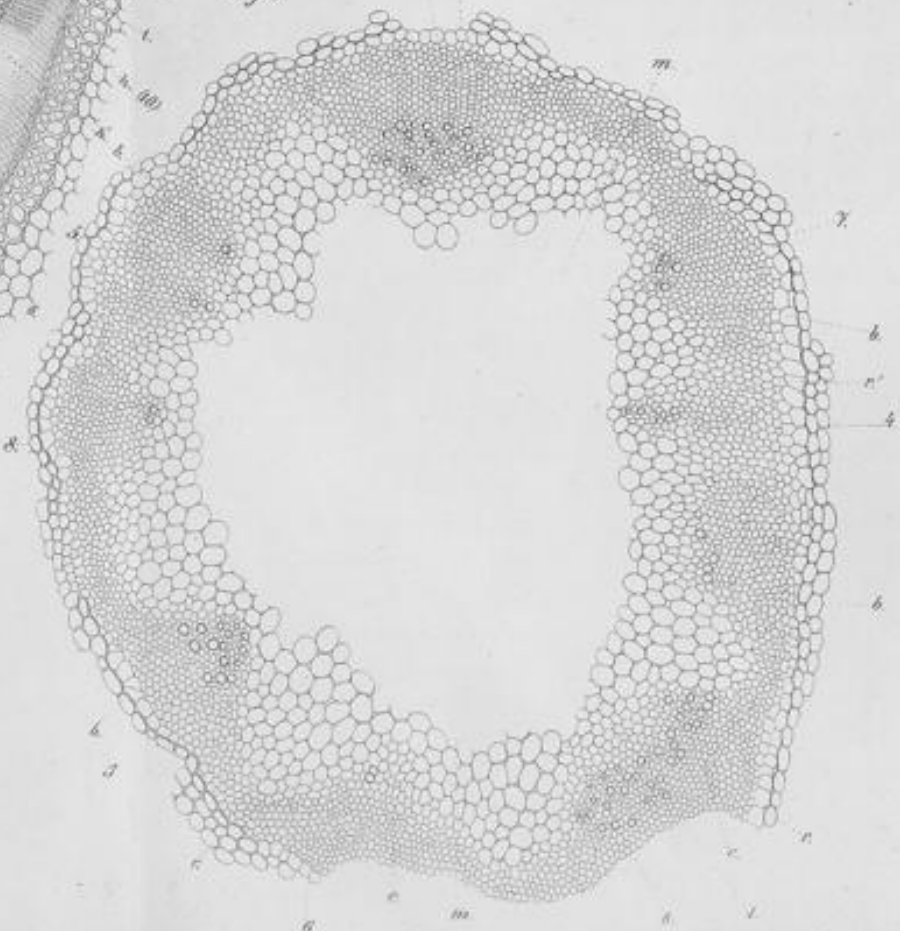
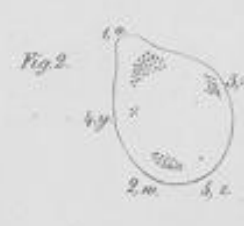
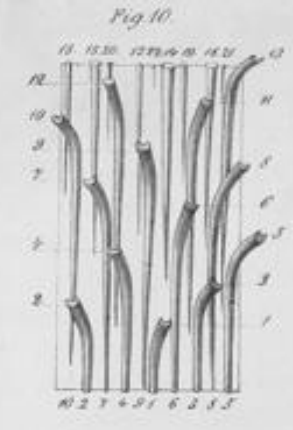


Fig. 9.



J. Hanstein, sculp.

C. F. Schmidt, sculp.

