

Mitteilungen
aus dem Botanischen Museum der Universität Zürich
(CXXVII.)

Untersuchungen über den Bau der Wurzel und der Sprossachse
der Amarantaceae.

Von
WERNER SCHMID.

Mit 11 Tafeln von zusammen 32 Figuren.

(Als Manuskript eingegangen am 31. Januar 1928.)

Herrn Prof. Dr. HANS SCHLIZ zum 70. Geburtstag.
(6. Dezember 1928.)

Einleitung.

Die Amarantaceae weisen in ihrer Wurzel und Sprossachse ganz eigentümliche Strukturen auf, welche darin bestehen, dass ausserhalb des axilen Stranges, beziehungsweise ausserhalb des Zentralzylinders, in einem sekundären Grundgewebe eingebettet, akzessorische Leitbündel auftreten. Diese liegen zumeist in konzentrischen Zonen, hin und wieder in mehr oder weniger spiralförmiger Anordnung um die primären, zum Teil oft markständigen Leitbündel. Über diesen im Vergleich zur Mehrzahl der Pflanzen atypisch zu nennenden Bau der Achse vermag nur das Studium des sekundären Dickenwachstums Aufschluss zu geben. Dasselbe wird bei den meisten Dikotyledonen durch ein ringförmiges Kambium vermittelt, das den Leitbündelzylinder auf der Grenze zwischen Leptom und Hadrom durchzieht. Im Gegensatz hierzu geschieht bei den Amarantaceae der sekundäre Zuwachs in der Hauptsache durch kambiale Tätigkeit ausserhalb des primären Bündelringes der Sprossachse und des primären axilen Stranges der Wurzel. Diese Art des sekundären Dickenwachstums ist wegen ihrer Abweichung vom allgemein verbreiteten Modus als anormal bezeichnet worden. Sie tritt in den verwandten Centrospermae-Familien: Chenopodiaceae, Nyctaginaceae, Aizoaceae und Phytolaccaceae ebenfalls auf und verursacht die in der Literatur längst

bekanntesten anormalen Strukturverhältnisse der Wurzel und der Sprossachse. Ihre Entwicklungsgeschichte ist jedoch zurzeit noch wenig erforscht, so dass ich es auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. HANS SCHINZ, unternommen habe, speziell das anormale sekundäre Dickenwachstum der Amarantaceae zu untersuchen. Das Pflanzenmaterial, das meiner Arbeit zugrunde liegt, entstammt dem Botanischen Garten und Botanischen Museum der Universität Zürich. Es ist mir von Herrn Professor Dr. HANS SCHINZ in zuvorkommendster Weise zur Verfügung gestellt worden, wofür ich bestens danke. Ebenso danke ich Herrn Professor Dr. HANS SCHINZ verbindlichst für die Unterstützung, die er meiner Arbeit angedeihen liess und das Interesse, mit dem er ihr stets folgte. Die mikrographischen Aufnahmen besorgte Herr Dr. ERNST WETTSTEIN, Professor an der Kantonsschule Zürich. Auch ihm möchte ich, wie ferner Herrn Professor Dr. ALBERT THELLUNG, der mir in Nomenklaturfragen gütigst zur Seite stand, an dieser Stelle meinen besten Dank abstaten.

I. Die Entwicklung der Wurzel und der Sprossachse.

a) Die Entwicklung der Wurzel.

In der Wurzelspitze von *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze treten trotz der späteren anormalen Struktur der Wurzel Verhältnisse auf, wie sie ganz allgemein bei den Dikotyledonen vorkommen. Es lassen sich an ihr Plerom, Periblem und Dermatogen unterscheiden. Der Pleromkegel besteht aus gestreckten Elementen unbestimmter Anordnung. Seine äusserste Zellschicht, das Perikambium, hebt sich im Längsschnitt durch die mehr oder weniger quadratische Form seiner Elemente vom übrigen Plerom deutlich ab, während es sich auf dem Querschnitt bedeutend weniger, höchstens durch einen etwas grösseren radialen Durchmesser seiner Zellen vor diesem auszeichnet. Den Scheitel des Pleroms bedeckt eine einzellige Periblemschicht, aus deren steter Teilung die Rinde hervorgeht. Ihre innerste Schicht ist als Endodermis ausgebildet. Dem Periblem liegt als einzellige Initialschicht das Dermato-Kalyptragen auf.

Die beginnende Differenzierung im Plerom äussert sich zunächst darin, dass sich Zellen von etwas grösserem Lumen auf einem Durchmesser des Querschnittes anordnen. An den Enden desselben entstehen die ersten Gefässe, deren erstes direkt an das Perikambium grenzt, deren innerstes jedoch die Mitte des Pleroms noch nicht erreicht. Die Elemente auf der Verbindungslinie dieser beiden Protohadrompunkte weisen vergrösserten Querschnitt auf, was ihre bevorstehende Um-

wandlung in Gefässe andeutet. So treten denn auch in einem etwas höher geführten Schnitte die Gefässe, einen vollständigen Durchmesser erzeugend, in der Mitte des Pleroms zusammen. Rechtwinklig zu der die beiden Protohadrompunkte verbindenden Linie, zu beiden Seiten des von den Gefässen dargestellten Durchmessers, bildet sich eine engumschriebene Zellgruppe, das Protopleptom. Dieses ist vom Perikambium durch eine einzellige Pleromschicht geschieden.

Beim Uebergang der radialen Struktur der Wurzel zum kolateralen Bau der Achse verlaufen die Siebstränge geradlinig in den Stengel, während die Hadromelemente nach der Mitte zusammentreten und sich derart umlagern, dass die in der Wurzel aussen liegenden Hadromprimanen nach innen, die ursprünglich innen gelegenen Gefässe nach aussen zu stehen kommen. Der Gefässteil gruppiert sich demnach zwischen den Siebteilen der diarchen Wurzel und ist von diesem durch eine einzellige Meristemschicht, die sich später zum faszikularen Kambium weiter entwickelt, getrennt. Die Leptompartien gewinnen auf dem Querschnitt beinahe halbkreisförmige Ausdehnung. Sie sind nach innen von je einer Hadrompartie ähnlichen Ausmasses, deren Gefässe sich im Zentrum berühren, gefolgt, wodurch der Eindruck eines mehr oder weniger kompakten axilen Leitungsstranges zustande kommt. Das Kambium zwischen Leptom und Hadrom bleibt auf das Leitbündel beschränkt und setzt sich nicht auf die sie trennenden, nur ein bis zwei Zellschichten mächtigen Markstrahlen über. Die Bildung eines geschlossenen Verdickungsringes unterbleibt also und mithin auch ein normales sekundäres Dickenwachstum. Das faszikulare Kambium funktioniert jedoch in bekannter Weise, indem es nach aussen Bast und nach innen Holz an die bereits gebildeten Elemente hinzufügt. Es vergrössert dadurch den radialen Durchmesser der Leitbündel und vermittelt entsprechend deren Mächtigkeit auch hauptsächlich die Dickenzunahme der jungen Wurzel, während die äusserst schmalen Markstrahlen nur wenig zu deren Verdickung beitragen. Sie halten, vom Bildungs- in den Dauerzustand übergehend, durch Teilung und vor allem radiale Streckung ihrer Zellen Schritt mit der Ausdehnung der Leitbündel. Die Querschnittsvergrösserung des axilen Stranges erfolgt somit nicht auf einheitliche Art; es beteiligen sich an ihr im Bereich der Leitbündel sekundäres und im Bereich der Markstrahlen primäres Dickenwachstum.

Das oben beschriebene Dickenwachstum der Wurzel ist gering, indem das faszikulare Kambium, von nur beschränkter Dauer, bald seine Tätigkeit einstellt. Die wesentlichste Verdickung erfährt sie ausserhalb des axilen Stranges, also extrafaszikular, und zwar hebt diese

an, noch ehe das faszikulare Kambium erlischt und das Gewebe des Zentralzylinders in den Dauerzustand übergetreten ist. Schon frühzeitig beginnen sich die Zellen des Perikambiums zu teilen und erzeugen einen zwei- bis dreischichtigen Meristemring. Aus dessen äusserster Lage geht ein Phellogen hervor, das durch seine allerdings nur schwache Korkbildung die primäre Rinde, die dem Dickenwachstum der Wurzel nicht mehr zu folgen vermochte, nach aussen abdrängt und einen neuen Abschluss des Organes schafft. Die innen gelegenen Zellen des Meristemringes strecken sich in radialer Richtung und gehen vornehmlich tangentielle Teilungen ein. Sie bilden die Mutterschicht eines Kambiums, das den axilen Leitbündelstrang vollkommen umschliesst und auf seinem ganzen Umfang die Produktion aufnimmt. Diese richtet sich nach beiden Seiten und lässt zunächst nach innen drei bis vier und nach aussen eine, höchstens zwei Schichten sekundären Perikambiumparenchyms entstehen. Das Kambium selbst, das sich schliesslich vom primären Perikambium herleitet, kann bezüglich seiner Lage ausserhalb des axilen Stranges als extrafaszikulares Kambium bezeichnet werden. Das von diesem nach innen gebildete Perikambiumparenchym geht durch Streckung seiner Elemente in Dauergewebe über. Teilungen treten in ihm nicht auf, so dass noch auf späteren Stadien seine Zellen durch radiale und zugleich konzentrische Anordnung ihre Herkunft von einem Kambium verraten. Dieses Gewebe bleibt dauernd parenchymatisch und enthält in älteren Wurzeln sehr reichlich Stärke gespeichert. Durch die weitere Tätigkeit des extrafaszikularen Kambiums, die hauptsächlich nach innen erfolgt, reiht sich an dieses Perikambiumparenchym ein Gewebe an, dessen Zellen sich direkt oder nach höchstens einmaliger radialer Teilung in Gefässe und Hadromparenchym differenzieren. Die Membranen des letzteren verdicken sich und verholzen bereits wenige Zellschichten vom Meristemring entfernt. Der so auf dem Querschnitt ringförmig geschlossenen Hadromzone entspricht auf der Aussenseite des Kambiums noch kein Leptomstreifen, indem die vom Kambium nach aussen abgegliederten Zellen noch keine Umwandlungen erfahren haben. Das bereits gebildete Hadrom stellt denn auch nicht den vollständigen Holzteil des Leitungsrings dar, sondern repräsentiert nur etwa einen Drittel desselben. Erst durch die weitere Tätigkeit des extrafaszikularen Kambiums werden die noch fehlenden zwei Drittel gebildet. Während dies in der eben ausgeführten Art und Weise geschieht, differenzieren sich in dem vom Kambium nach aussen abgeschiedenen Gewebe Leptomgruppen, die den in einfachen, seltener in doppelten radialen Reihen vorkommenden Gefässen gewissermassen aussen auf-

sitzen. Ursprünglich durch das Kambium voneinander getrennt, grenzen Hadrom und Leptom in späteren Stadien aneinander. Die Tätigkeit des extrafaszikularen Kambiums ist nämlich zeitlich beschränkt, und nachdem es in seiner Produktion aufhört, differenziert es sich selbst in Elemente des Leitungsstranges und führt dadurch den ehemals offenen Leitungsring in einen geschlossenen über. Noch bevor allerdings das extrafaszikulare Kambium seine Tätigkeit einstellt, entsteht in der auf das Leptom direkt nach aussen folgenden Schicht ein neues, ebenfalls extrafaszikulares Kambium, das genau gleich wie das erste funktioniert, zunächst einem wenigschichtigen Parenchym den Ursprung gibt und hernach eine im Querschnitt ringförmige, kompakte Leitungszone erzeugt. Dieser Vorgang kann sich wiederholen, indem ausserhalb des zweiten sich bildenden extrafaszikularen Leitbündelringes erneut ein Kambium auftritt und so fort. Gewöhnlich zählen jedoch die kräftigsten Wurzeln nicht mehr denn drei solcher Ringe. Durch sie gewinnt die Wurzel konzentrischen Bau, und sie sind es, die weitaus den grössten Anteil an ihrer Verdickung besitzen. So weist zum Beispiel eine Wurzel mit zwei extrafaszikularen Zuwachszonen einen Durchmesser von 2,755 mm auf. Hiervon entfallen 0,293 mm auf den axilen Strang und der Rest von 2,462 mm auf die von diesem nach aussen liegende Partie, was einem Verhältnis von etwa 1 : 8 gleichkommt. Da dieses Dickenwachstum durch Kambiumtätigkeit vermittelt wird, ist es ein sekundäres zu nennen; doch entspricht es insofern nicht der Norm, als die betreffenden Verdickungsringe extrafaszikular, also ausserhalb des Zentralzylinders auftreten. Es wird daher in der Literatur als anormales Dickenwachstum bezeichnet.

Ganz so einfach, wie aus obiger Darstellung hervorgehen möchte, liegen die Verhältnisse nicht, da eine Reihe von Einzelheiten und Abweichungen in der bisherigen Beschreibung ausser acht gelassen wurden. So differenziert sich zum Beispiel das extrafaszikulare Kambium nicht auf dem ganzen Umfange gleichzeitig aus dem Meristem des Kambiums, sondern seine Bildung hebt zunächst über den Siebteilen der primären Leitbündel an und schreitet von hier nach den Flanken weiter. In derselben Weise beginnt zunächst auch an diesen Stellen die Produktion des anormalen sekundären Zuwachses, um von hier auf das ganze Kambium überzugreifen. In der Mehrzahl der Fälle schliessen sich die Kambiumbögen zu einem Ring; doch kann es geschehen, dass sie sich wohl auf der einen Seite treffen, auf der dieser gegenüberliegenden dagegen in das Perikambiumparenchym auskeilen und sich an den Zentralzylinder, den sie auf dem Querschnitt

spangenartig umfassen, schmiegen. Aus der Tätigkeit eines derartigen Kambiums resultiert denn auch kein in sich geschlossener Leitungsring, sondern eine gegen den axilen Strang exzentrisch verschobene bogenförmige Leitungszone. Das zweite extrafaszikulare Kambium erscheint häufig zuerst an dieser gewissermassen offenen Stelle und zwar über den diese begrenzenden Leptompartien, von wo aus es die Lücke im ersten Verbindungsring aussen überbrückt. Alsdann treten auch im übrigen Gebiete die einzelnen Leptomgruppen kappenartig überdeckende Kambiumbogen auf, die seitlich auswachsend, ineinander übergehen und einen einheitlichen Verdickungsring erzeugen.

Derart gestalten sich die Verhältnisse vor allem in Nebenwurzeln, während in der Hauptwurzel, da, wo sie sich anschiebt ins Hypokotyl überzugehen, und im Hypokotyl selbst, im zentralen, axilen Strang und ersten extrafaszikularen Zuwachs sich gewisse Unterschiede feststellen lassen. Der Zentralzylinder bietet vorerst ein Querschnittsbild, wie es oben entworfen wurde. Die Hadromteile der beiden kollateralen Bündel, die nur durch ausserordentlich schmale Markstrahlen getrennt sind, treffen in der Mitte zusammen. Dadurch erweckt der Querschnitt den Eindruck einer kompakten Scheibe von Leitungselementen. Je höher die Schnitte aber geführt sind, um so mehr verliert sich dieser Charakter. Der einheitliche Leitungsstrang spaltet sich von aussen her deutlich in zunächst vier, durch breite, keilförmig sich nach innen verjüngende Parenchymstreifen getrennte Portionen, die im Zentrum miteinander einstweilen noch im Zusammenhang stehen. Mit der weiteren Aufsplitterung dieses ursprünglich einheitlichen axilen Stranges in eine mit der des Stengels übereinstimmende Zahl von Leitbündeln weichen letztere auseinander und schaffen Raum für das in der Mitte nun erscheinende Mark. Dieses nimmt in dem Mass an Ausdehnung zu, als die durch Markstrahlen deutlich geschiedenen Leitbündel, die im Kreise stehen, peripher abrücken. Im übrigen stimmen die Verhältnisse mit den bereits beobachteten überein. Die Leitbündel sind offene kollaterale Stränge, die mit Hilfe ihres Kambiums in die Dicke wachsen. Doch weist dieses nur beschränkte Lebensdauer auf und wandelt sich, nachdem es sich in seiner Produktion erschöpft hat, in Leitungselemente der Bündel um. Dadurch geht das ehemals offene Leitbündel in ein geschlossenes über. Genau wie früher festgestellt, treten diese faszikularen Kambien nicht in die benachbarten Markstrahlen über, welche sich demnach nur durch primäres Dickenwachstum an der Vergrösserung des Querschnittes des primären Bündelringes beteiligen.

Im ersten extrafaszikularen Zuwachs bestehen im Bereich älterer Partien der Hauptwurzel sowie des Hypokotyls die Abweichungen

von den bisherigen Darlegungen darin, dass der extrafaszikulare Verdickungsring nicht auf seinem ganzen Umfang, sondern nur an ganz bestimmten Stellen Leitungselemente produziert. Diese können eng begrenzt sein oder über grössere Strecken sich dahinziehen. Je nachdem entwickeln sich auf dem Querschnitt zu einem Kreis angeordnete, eng umschriebene Leitbündel oder bogenförmig gestaltete Leitungszonen, die, unregelmässig miteinander wechselnd, von mehr oder weniger breiten, radial gerichteten Parenchymstreifen getrennt sind. Der in sich vollkommen geschlossene extrafaszikulare Kambiumring gliedert sich demnach in faszikulare und interfaszikulare Abschnitte, welche letztere einem parenchymatischen Gewebe den Ursprung geben, das, bezogen auf das Kambium selbst und den von diesem gebildeten Kranz von Leitbündeln, als Markstrahlen gewertet werden kann. Das diese extrafaszikularen Leitungsbahnen vom primären Leitbündelring scheidende Parenchym müsste alsdann als Mark aufgefasst werden. Ganz allgemein liesse sich dieses parenchymatische Gewebe, in dem die verschiedenen konzentrischen Zonen des anormalen sekundären Dickenwachstums gewissermassen eingebettet liegen, als sekundäres Grundgewebe bezeichnen. Da es sich schliesslich vom Perikambium herleitet, könnte es auch mit dem Namen sekundäres Perikambiumgewebe belegt werden; doch möchte ich es im folgenden einfach Zwischengewebe nennen und je nachdem es sich zwischen aufeinanderfolgenden anormalen sekundären Zuwachstreifen oder Leitbündeln ein und desselben extrafaszikularen Ringes befindet, als tangentiales, beziehungsweise radiales Zwischengewebe auseinanderhalten. Es kann als zartwandiges Parenchym auftreten oder stereomatische Ausbildung erlangen. Im letzteren Fall setzt es sich zur Hauptsache aus verdickten prosenchymatischen Faserelementen zusammen; doch kommen nicht selten, namentlich in Grenzgebieten des Zwischengewebes, intermediäre, zwischen derbwandigem Parenchym und Holzfasern vermittelnde Zellformen vor.

Entwicklungsgeschichtlich ist eine Unterscheidung zwischen der ersten extrafaszikularen Zuwachszone und den nächstfolgenden, wie sie soeben getroffen wurde, zwar nicht gerechtfertigt; denn diese verdanken wie jene einem Kambiumring, in dem faszikulare und interfaszikulare Partien sich ablösend einander folgen, ihre Entstehung. Nur bildet sich hier, im Gegensatz zur ersten anormalen Verdickungszone, das vom interfaszikularen Kambium abstammende radiale Zwischengewebe stereomatisch aus. Dadurch, dass das Hadromparenchym gleichfalls verdickte Membranen aufweist, wird es unmöglich, die Leitbündel scharf gegen das radiale Zwischengewebe abzugrenzen; sind die radialen Zwi-

schengewebestreifen, was meistens zutrifft, dazu noch schmal, so können die einzelnen Leitbündel vollends nicht mehr auseinandergehalten werden. Höchstens deuten die über den einzelnen Hadrompartien eng beschränkten Leptomgruppen noch an, dass der einheitliche Holzring aus einzelnen Hadromteilen kollateraler Bündel sich aufbaut. Dass diese Auffassung der kompakten Leitbündelringe richtig ist, beweist die Wurzel von *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq., wo das radiale Zwischengewebe des ersten extrafaszikularen Zuwachses nur im innersten Viertel, im zweiten bis zur Hälfte und im dritten bis auf ein äusserstes Viertel oder ganz verholzt. Der innerste Ring anormalen sekundären Dickenwachstums lässt daher noch deutlich die einzelnen im Kreis angeordneten, innen durch eine schmale stereomatische Zone verbundenen Leitbündel erkennen, während die nächstfolgenden in dem Mass, als die Verholzung des radialen Zwischengewebes fortschreitet, dies nicht mehr ermöglichen. Im gleichen Sinn spricht auch der Umstand, dass in jedem dieser extrafaszikularen Kreise das radiale Zwischengewebe sich etliche Zeit dünnwandig erhält, und dass in ihm erst nachträglich, oft nachdem die Leitbündel bereits ausgebildet sind und ihr Hadromparenchym längst stereomatische Beschaffenheit angenommen hat, Membranverdickung auftritt.

Fast bis in die Einzelheiten deckt sich die Entwicklung der Wurzel von *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq. mit der von *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze. Nur ist der Durchmesser des axilen Stranges etwas grösser als bei letzter Art, und auch verholzt das radiale Zwischengewebe des ersten extrafaszikularen Ringes. Die dritte Zone des anormalen sekundären Dickenwachstums bildet sich im vorliegenden Präparat nicht mehr vollständig aus. Sie gibt sich noch in fünf bogenförmig dahinziehenden Verdickungsstreifen zu erkennen, die, unregelmässig auf den Umfang verteilt, mit ihren seitlichen Rändern sich an die nächstinnere Verdickungszone legen. Ganz gleich verläuft die Entwicklung bei *Gomphrena decumbens* Jacq. sowie *G. globosa* L. und dürfte, nach anatomischen Befunden an ausgewachsenen Wurzeln zu schliessen, im Prinzip bei *Bosea spec.*, *Deeringia baccata* (Retz.) Moq., *D. spec.* und *Pleuropetalum costaricense* Wendl. ebenso erfolgen. Bei letzterer Pflanze zeigt sich wieder, dass die stereomatische Ausbildung des radialen Zwischengewebes im ersten extrafaszikularen Ring sich auf die innere Hälfte beschränkt, sich im zweiten bereits auf zwei Drittel erstreckt und im dritten sogar die Höhe der Siebteile erreicht, dass sie also nach aussen an Ausdehnung gewinnt. Eine kleine Abweichung im Bau des primären axilen Stranges tritt bei verschiedenen Arten auf. Sie besteht darin, dass die beiden Leitbündel, deren Hadrom sich gleichfalls

in der Mitte berührt, seitlich recht auffallend durch spitzwinklige Sektoren dünnwandigen parenchymatischen Gewebes geschieden werden und auf dem Querschnitt keine mehr oder weniger kompakte Scheibe von Leitungselementen bilden. Hieher gehören *Achyranthes argentea* L., *Aerua sanguinolenta* Blume, *Alternanthera polygonoides* R. Br., *A. sessilis* (L.) R. Br., *Amarantus caudatus* L., *A. paniculatus* L., *A. retroflexus* L., *Celosia argentea* L., *Cyathula globulifera* (Bojer) Moq. und *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. (vergl. Fig. 31 u. 32 Tafel XI). Auf höheren Schnitten lösen sich die beiden Bündel allmählich in eine dem Stengel entsprechende Zahl von Strängen auf, die strahlenförmig von der Mitte peripher abrücken. Hierin und in den ersten Entwicklungsstadien der Wurzel sowie dem anormalen sekundären Dickenwachstum herrscht jedoch vollkommene Übereinstimmung mit *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze. Nur tritt bei *Achyranthes argentea* L. und *Pleuropetalum costaricense* Wendl. scheinbar häufiger als bei anderen Arten der Fall ein, dass sukzessive Verdickungsstreifen sich nicht zu Ringen schliessen. An den offenen Stellen führen dadurch, dass hier das jüngere, weiter abliegende Kambium mit dem älteren der inneren Zone im Zusammenhang stand, Brücken radialen stereomatischen Zwischengewebes quer durch das tangentielle Zwischengewebe und verbinden so aufeinanderfolgende Verdickungszonen. Sie stören das konzentrische Bild, das gewöhnlich der Wurzelquerschnitt vermittelt und täuschen auf den ersten Blick eine spiralige Anordnung des anormalen sekundären Zuwachses vor. Ähnliche Wurzelstruktur beobachtete MOROT [18] p. 297 bei *Amarantus hybridus* L. und *Iresine Lindeni* van Houtte. Sie kommt auch dadurch zustande, dass eine äussere generative Schicht sich an eine interfaszikulare des nächstinneren Verdickungsstreifens anlehnt. Mehren sich die Berührungspunkte zwischen sukzessiven Zonen, so gewinnt der Querschnitt mehr oder weniger netzförmigen Charakter, und der ursprünglich konzentrische Bau der Wurzel gelangt nur noch wenig zur Geltung.

b) Die Entwicklung der Sprossachse.

Der Vegetationspunkt von *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze gliedert sich, wie dies ganz allgemein für die Phanerogamen zutrifft, in das Dermatogen, das zentrale Plerom und das dieses kappenartig überdeckende Periblem. Unterhalb der Anlage der hier kreuzweise gegenständigen Blätter erscheinen auf dem Querschnitte der jungen Sprossachse, an der Peripherie des Pleroms, im Kreis geordnete, eng umschriebene Gruppen von Zellen, die sich deutlich vom umliegenden Gewebe abheben. Es sind dies die Prokambiumstränge, die

sich durch wiederholt allseitwendige Teilungen herausbildeten und an deren Innenseite das Protohadrom, an deren Aussenseite das Protoleptom entsteht. Während auf tiefer geführten Schnitten die ersten Leitungselemente sich differenzieren und die eben erwähnten Partien sich anschicken in Dauergewebe überzugehen, verbleibt zwischen dem später wasser- und stoffleitenden Teil der Prokambiumstränge eine Zone im meristematischen Zustand. Sie entwickelt sich zum Kambium, bleibt aber vollkommen auf das Leitbündel beschränkt und setzt sich nicht auf die die einzelnen Bündel trennenden Markstrahlen über. Es unterbleibt also die Bildung eines vollkommen geschlossenen Kambiumringes und infolgedessen ein normales sekundäres Dickenwachstum der Sprossachse. Die zu beobachtende Vergrößerung des Querdurchmessers des Zentralzylinders ist zwar nicht bloss auf Erstarkung des jugendlichen Stengels zurückzuführen. Wesentlich nimmt daran das faszikulare Kambium teil, das in gewohnter Weise funktioniert und sekundäre Gewebelemente dem primären Leptom und Hadrom hinzufügt. Dem sekundären Wachstum der Leitbündel vermögen aber die Markstrahlen nur auf primäre Art zu folgen, die vor allem in einer radialen Streckung ihrer Zellen besteht. Nach aussen grenzt ein einschichtiger Perizykel den Zentralzylinder gegen die primäre Rinde ab (Fig. 1 Tafel I). Noch während die faszikularen Kambien voll funktionieren, bildet sich dieser durch ganz verschieden gerichtete Teilungen in eine ein bis zwei Zellen mächtige, ringförmig geschlossene, meristematische Zone um, die dadurch, dass ihre Elemente sich abplatten und in Reihen anordnen, bald kambialen Charakter gewinnt. Dieses Kambium vermittelt später den anormalen sekundären Dickenzuwachs. Es geht entwicklungsgeschichtlich auf den Perizykel zurück und wird in der Literatur hin und wieder als Perizykelkambium aufgeführt; ganz allgemein wird es wegen seiner Lage ausserhalb des primären Leitbündelkreises als extrafaszikulares Kambium bezeichnet. Zunächst ist es hauptsächlich nach innen tätig und gibt nach aussen nur ein bis zwei Zellen ab, die sich vergrössern, auf dem Querschnitt oft mehr oder weniger polygonale Gestalt annehmen, sich sogar etwas abrunden können, ohne sich aber weiter zu differenzieren. Die drei bis sechs nach innen abgeschiedenen Zellen erfahren, vornehmlich in den dem Hypokotyl benachbarten Stengelpartien, aber auch in dessen höheren Regionen, vorläufig gleichfalls keine Differenzierung. Ihr Durchmesser, namentlich der radiale, nimmt in dem Masse zu, als sie vom Kambium abrücken. Durch diesen Umstand und dadurch, dass auf tiefen Querschnitten ihr Umfang vom rechteckigen über den mehr oder weniger quadratischen sich in einen fünf- bis

sechseckigen, überhaupt polygonalen verwandelt, gleicht sich dieser innerste Gewebestreifen dem Mark an. Durch seine beinahe in ungestörter radialer Anordnung erhalten gebliebenen Zellen gibt er sich jedoch als Abkömmling des extrafaszikularen Kambiums zu erkennen. Erst auf älteren Stadien ist diese Anordnung gestört, und es scheint alsdann, wie dies namentlich bei *Pleuropetalum costaricense* Wendl. in der ganzen Ausdehnung des Stengels schön beobachtet werden kann, als ob die Leitbündel des Zentralzylinders ins Mark verlagert wären, welcher Eindruck durch eben zu besprechende Umstände noch erhöht wird (Fig. 12 Tafel III). An lokal eng umschriebenen Stellen, zunächst den primären Leitbündeln gegenüber, später aber auch innerhalb der von diesen begrenzten Abschnitten, hebt jetzt nämlich die Bildung von Siebteilen kollateraler Bündel an. Die vom Kambium nach aussen abgeschiedenen Zellen gehen hier wiederholt Teilungen ein, ohne dass jedoch die erste oder die beiden ersten der vom Kambium nach aussen produzierten Reihen des sekundären Perizykelparenchyms von ihnen ergriffen würden. So bleibt die aus diesen Teilungen resultierende Leptompartie gegen die primäre Rinde hin durch nicht weiter sich differenzierende Deszendenten des extrafaszikularen Verdickungsringes kappenartig überdeckt. Dem sich entwickelnden Leptom liegt vorläufig kein Hadrom gegenüber. Die ersten Gefässe erscheinen erst, nachdem in der Leptomanlage bereits verschiedene Teilungen erfolgt sind. Sie und die Zellen des Hadromparenchyms differenzieren sich direkt, ohne weitere Teilung, aus den vom Kambium nach innen abgegebenen Elementen. Während aber der Durchmesser der Gefässe stark zunimmt, bewahrt das Hadromparenchym, dessen Membranen sich schon in einer Entfernung von zwei bis drei Zellen vom Kambium verdicken und verholzen, mehr oder weniger seine ursprüngliche Grösse. Auf diese Weise erzeugt das extrafaszikulare Kambium an beliebigen Stellen seines Umfanges kollaterale Bündel. Ganz allgemein entwickeln sich die den Leitungssträngen des Zentralzylinders opponierten Bündel kräftiger als diejenigen, die auf den zwischen diesen sich spannenden Bogen eingeschaltet liegen, indem sie sich tangential über zwölf bis vierzehn Zellreihen erstrecken, während jene nur deren fünf bis acht umfassen. Mit der Gewebebildung auf faszikularem Gebiet hält die gleichfalls nach innen und aussen gerichtete Tätigkeit des interfaszikularen Kambiums Schritt. Durch sie werden dem bereits nach aussen abgegebenen sekundären Perizykelparenchym zwei bis drei weitere Reihen hinzugefügt, die in parenchymatischem Zustand verbleiben und, ohne dass in ihnen weitere Teilungen auftreten würden, in definitives Gewebe übergehen. Die

Produktion nach innen ist, entsprechend dem in radialer Richtung gegenüber dem Leptom stärker entfalteten Hadrom, etwas grösser. Sie liefert fünf bis sechs konzentrische Zellreihen, die alsbald stereomatisch werden und die Hadromteile der kollateralen Leitbündel, deren Hadromparenchym gleichfalls verholzt, zu einem einheitlichen Ring verbinden (Fig. 12 Tafel III). Dieser ist nach innen vom primären Bündelkreis des Zentralzylinders durch eine drei bis sechs Zellen mächtige Schicht parenchymatischen Gewebes getrennt, das sich vom extrafaszikularen Kambium ableitet und dessen Bildung in die Zeit kambialer Tätigkeit fällt, in der auf dem Umfang des Verdickungsringes die Differenzierung von Leitungssträngen noch nicht angehoben hatte. In der Folge nimmt dieses sekundäre Perizykelparenchym, wie bereits erwähnt, markähnlichen Charakter an, was die Leitbündel des Zentralzylinders um so eher markständig erscheinen lässt, als sich aussen ein in sich vollkommen geschlossener, verholzter Leitbündelring anschliesst.

Während der Bildung dieses anormalen extrafaszikularen Zuwachses ist das Kambium der Bündel des Zentralzylinders unentwegt tätig und gliedert dem primären Hadrom und Leptom sekundäre Leitungselemente an. Mark und Markstrahlen gehen in den Dauerzustand über und tragen damit zur Vergrößerung des Durchmessers des Zentralzylinders bei, der von 0,2 mm allmählich bis auf 3 und 4 mm anwächst. Am Radius einer Sprossachse von 2,6 mm beteiligt sich der Zentralzylinder mit 1,5 mm, die extrafaszikulare Dickenzuwachszone mit 0,5 mm und die Rinde mit 0,6 mm. Erst nachdem die beschriebene Zone anormalen sekundären Dickenwachstums ihrer Vollendung entgegengeht, hört das primäre Kambium auf zu funktionieren. Seine Zellen differenzieren sich alsdann in Leitungselemente, wodurch die offenen Bündel des Zentralzylinders in geschlossene übergeführt werden. Auch dem sekundären Kambium, mit welchem Namen das erste Perizykelkambium belegt sein soll, ist nur eine beschränkte Lebensdauer beschieden. Doch ehe es erlischt, ungefähr nachdem die Leitbündel in der Hauptsache angelegt wurden, treten aussen, im sekundären Perizykelparenchym, und zwar meist zunächst in der das Leptom der perizykelständigen Leitbündel kappenartig überdeckenden Schicht, tangentiale Teilungen auf. Erneut gewinnt hier das Gewebe meristematischen Charakter und bildet sich zu einem als tertiär zu bezeichnenden Kambium um, das bogenförmig den Siebteilen des nächstinneren Bündelkreises aufsitzt (Fig. 12 Tafel III). Diese einzelnen Kambiumbögen eröffnen, wie sie unabhängig voneinander entstanden sind, auch durchaus selbständig ihre Produktion. Sobald die ersten Zellen

nach innen und aussen abgegeben sind, beginnen die Kambien jedoch seitlich auszuwachsen. Von den tangentialen Teilungen, die vorerst nur über den Leptompartien sich bemerkbar machten, wird nun auch die äusserste Schicht des zwischen je zwei Bündeln gelegenen sekundären Perizykelparenchyms erfasst. So schreitet die Kambiumbildung von den Punkten ausserhalb der Siebteile seitlich weiter; sie greift auf den Flanken um sich, bis sich zwei benachbarte Streifen treffen und so die zahlreichen Kambiumbögen sich zu einem in sich vollkommen geschlossenen Kambiumring vereinigen. Dieser funktioniert wie der ihm vorausgeeilte, zuerst entstandene Verdickungsring, indem er zunächst nach aussen ein bis zwei und nach innen vier bis sechs, allerdings nur in tieferen Stengelpartien regelmässig parenchymatisch bleibende Zellreihen abgibt. Erst hernach bildet es die auf seinen Umfang beliebig verteilten Leitbündel und das sie untereinander verbindende stereomatische Zwischengewebe aus. Mittlerweile hat das sekundäre Kambium seine Produktion eingestellt und sich im Bereich der Bündel in Leitungselemente, im interfaszikularen Gebiet in Zwischengewebe differenziert. In gleicher Weise kann sich der ganze Vorgang wiederholen und ausserhalb dieses Ringes anormalen sekundären Dickenzuwachses erneut ein Kambium, ein quaternäres, entstehen und so fort. Gewöhnlich legen sich zwar im Stengel keine weiteren Verdickungsringe mehr an; nur im Hypokotyl steigt ihre Zahl auf drei und vier (Fig. 22 Tafel IX).

Im anormalen sekundären Dickenwachstum der Sprossachse herrscht im Prinzip mit dem der Wurzel volle Uebereinstimmung. Da wie dort erfolgt es zunächst durch ein Kambium, das im Perizykel, beziehungsweise im Prokambium seinen Ursprung nimmt, und wird, nachdem dieses in seiner Produktion aussetzt, von weiter abliegenden, sukzessiv auftretenden und wieder erlöschenden Kambien übernommen. Das Gewebe, in dem die Leitbündel der verschiedenen Verdickungsringe gewissermassen eingebettet sind, leitet sich vom Perizykel ab und kann als sekundärer Perizykel, sekundäres Grundgewebe oder, wie in der Wurzel, schlechtweg als Zwischengewebe bezeichnet werden. Wie dort, so sei auch hier das die aufeinanderfolgenden Verdickungsringe trennende Zwischengewebe tangenciales und das die einzelnen Bündel seitlich scheidende, radiales Zwischengewebe genannt. Die Nomenklatur braucht also keine Änderung zu erfahren.

Wie soeben für *Iresine paniculate* (L.) O. Kuntze beschrieben, geschieht das Dickenwachstum auch bei *Bosea spec.*, *Deeringia bacata* (Retz.) Moq., *D. spec.* und *Pleuropetalum costaricense* Wendl. Bei letztgenannter Art bildet sich, speziell in tieferen Stengelpartien,

im ersten Ring anormalen sekundären Zuwachses das radiale Zwischengewebe oft nur in seinen innersten Teilen, höchstens bis zur Hälfte stereomatisch aus, während der Rest sich parenchymatisch erhält. In späteren Verdickungsringen verschiebt sich das Verhältnis zu Gunsten des verholzten Teiles, bis im dritten oder vierten das gesamte radiale Zwischengewebe stereomatische Beschaffenheit annimmt; das tangentiale, drei bis sieben Zellen mächtige Zwischengewebe bewahrt jedoch stets und überall seinen parenchymatischen Charakter. Die beiden oben aufgeführten *Deeringia*-Arten weichen nur insofern vom Verhalten bei *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze ab, als bei ihnen die ersten extrafaszikularen Kambiumzonen nicht wie dort über den Siebteilen der Bündel des Zentralzylinders, sondern in dem über den Markstrahlen befindlichen Perizykel erscheinen. Von hier wachsen die verschiedenen Kambiumbogen seitwärts aus, bis je zwei benachbarte Bogen sich ausserhalb der Leptompartien treffen und sich alle zu einem einheitlichen Kambiumring schliessen. An gleicher Stelle legen sich im Verdickungsring die Leitbündel, die sich hier gemeinhin kräftiger entwickeln als die mehr seitlichen, früher als anderwärts an. Dadurch täuscht der Querschnitt auf den ersten Blick zwischen den Bündeln des Zentralzylinders und denen des ersten extrafaszikularen Dickenzuwachses oft Alternanz vor, die strenge genommen gar nicht existiert (vergl. Hérail [12] p. 245). Bei beiden Arten entstehen die sukzessiven extrafaszikularen Kambien verhältnismässig recht spät, oft erst, nachdem die entsprechend nächstinnere Zuwachszone bereits fertig gebildet und ihr Kambium seine Produktion eingestellt hat. Das tangentiale Zwischengewebe wird bei *Deeringia spec.* stereomatisch, während es bei *Deeringia baccata* (Retz.) Moq., speziell [in den äusseren Verdickungszonen, parenchymatisch bleibt (Fig. 23 Tafel IX). Dasselbe gilt vom radialen Zwischengewebe, doch ist der Grad der Verholzung aufeinanderfolgender Zuwachszonen verschieden und sehr vom Alter des Stengels abhängig. Im innersten tangentialen Zwischengewebe verholzen oft sämtliche Zellen, so dass die Siebteile der Leitbündel des Zentralzylinders nach aussen unmittelbar an stereomatisches Gewebe stossen. Vom nächsten tangentialen Zwischengewebe, das sich radial über sechs bis vierzehn Zellreihen erstreckt, bleiben die innersten zwei bis drei Zellschichten parenchymatisch, wenn auch nicht immer im ganzen Umkreis, so doch stets über dem Leptom der Bündel, das sie alsdann halbmondförmig umsäumen. In dazwischenliegenden Partien können sich die Membranen der Zellen jedoch gleichfalls verdicken, wenn nämlich hier radiales Zwischengewebe der nächstinneren und -äusseren Verdickungszone miteinander korrespondiert. Alsdann stehen an diesen Stellen die beiden aufeinander-

folgenden Ringe anormalen sekundären Dickenwachstums untereinander durch Brücken verholzten Gewebes in Verbindung. Sind diese Berührungspunkte sukzessiver Kreise häufig, so nehmen sich auf dem Querschnitte die nach aussen durch ein bis zwei Schichten parenchymatischen Gewebes begrenzten Leptompartien im ringsum verholzten Grundgewebe wie Inseln aus. Im vorliegenden Präparat ist noch eine dritte Verdickungszone angelegt, die eine der zweiten vollkommen gleiche Ausbildung nahm. Bei der zur Verfügung gestandenen *Bosea spec.* bildet sich, mit Ausnahme des Leptoms, das gesamte aus der Tätigkeit der extrafaszikularen Kambien hervorgegangene Gewebe stereomatisch aus, also auch das tangentielle Zwischengewebe. Auf älteren Stadien werden sogar die Markstrahlen des Zentralzylinders von der Verholzung ergriffen, so dass der Stengelquerschnitt einen kompakten Holzkörper darstellt, aus dem die mehr oder weniger in konzentrischen Kreisen stehenden Leptompartien tatsächlich wie Inseln hervortreten (vergl. Fig. 5 Tafel II sowie WITTE [34] p. 24—30).

Die Entwicklung der Sprossachse von *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. weist gewisse Eigentümlichkeiten auf, die eine gesonderte Betrachtung der hier auftretenden Verhältnisse erheischt. Im jungen Stengel erscheinen die Prokambiumstränge an der Peripherie des gegen das Periblem deutlich begrenzten Pleroms und zwar direkt unter seiner äussersten, als Perizykel zu bezeichnenden Schicht. Sehr früh differenziert sich auf der Innenseite des Protoleptoms ein faszikulares Kambium, das in gewohnter Weise das weitere Wachstum der in Bildung begriffenen Bündel besorgt. Durch ihre Entfaltung treiben sie den die Siebteile umscheidenden, einschichtigen Perizykel nach aussen vor, so dass er im interfaszikularen Bereich ungefähr auf der Höhe der die Leitbündel durchsetzenden Kambien stehend, einen leicht gewellten Verlauf nimmt. Nachdem das Hadrom der in einem Kreis angeordneten Blattspuren radial eine Mächtigkeit von ungefähr zehn Zellen besitzt und bereits bis fünf Gefässe entwickelt enthält, lassen sich in den zwischen den Bündeln befindlichen Perizykelabschnitten zum ersten Mal tangentielle Teilungen beobachten. Zunächst werden die seitlichen, den faszikularen Kambien benachbarten Partien sowie die Mitte von ihnen erfasst, von welchen Punkten aus sie sich bald über das ganze Perizykelstück ausbreiten. So organisiert sich hier in diesen zwischen Leitbündeln eingeschalteten Perizykelfragmenten ein Kambium, das auf den Flanken sich mit den faszikularen Kambien zu einem geschlossenen Verdickungsring verbindet. Dieser funktioniert allerdings nur sehr kurze Zeit, höchstens für die Dauer der Abscheidung dreier Zellschichten nach innen, als einheitliches Kambium, in-

dem das faszikulare Kambium alsbald erlischt und sich selbst in Elemente des Leitbündels, hauptsächlich Hadrom, zu differenzieren beginnt (vergl. Fig. 7 Tafel II). Das interfaszikular stehende Perizykelkambium schreitet jedoch dessen ungeachtet, vornehmlich nach innen tätig, nach aussen weiter und verliert, auf der Höhe der Siebteile angelangt, den Zusammenhang mit dem sich aufbrauchenden faszikularen Kambium (vergl. Fig. 9, 10 u. 11 Tafel III). Auf diesem Stadium aber treten in dem die Leptompartien überdeckenden Perizykel tangentielle Teilungen auf, die lokal zur Bildung von Kambien führen, die, seitlich auswachsend, auf die ehemals zwischen den Blattspurbündeln gelegenen, nun nach aussen abgerückten Perizykelkambien stossen und sich mit ihnen zu einem einheitlichen, geschlossenen extrafaszikularen Kambiumring verschmelzen (vergl. SCHENCK [24] p. 49). Dieses Verhalten der ursprünglich interfaszikularen Perizykelkambien deutet wohl an, dass die Beziehungen mit den faszikularen Kambien nur beiläufiger Natur sind, und von einem normalen sekundären Dickenwachstum des Zentralzylinders nicht gesprochen werden kann. Die Zusammensetzung dieses mehr durch zufällige Umstände entstandenen, innerer Harmonie entbehrenden ersten Verdickungsringes unterscheidet sich denn auch wesentlich von dem das normale sekundäre Dickenwachstum der Dikotyledonen vermittelnden Kambiumring. Bei diesem beteiligt sich am Aufbau ausser dem faszikularen Kambium ein sekundäres Meristem, während hier das den interfaszikularen Kambien entsprechende Kambium, aus dem noch meristematischen Perizykel hervorgegangen, ein primäres Meristem darstellt. Übrigens lassen sich bei der Bildung der späteren extrafaszikularen Kambien analoge Verhältnisse beobachten, indem durch die Differenzierung, die die im Bereich der späteren Leptompartien nach aussen abgeschiedenen Zellen erfahren, die Siebteile gegenüber den interfaszikularen Partien weiter abzuliegen kommen. Dies bedingt einen flach gewellten Verlauf des Perizykels, auf dem seine interfaszikularen Abschnitte nur wenig zwischen die Siebteile einspringen. Das Perizykelkambium entsteht auch hier wieder in zwei Etappen. Meistens wandeln sich zunächst die über dem radialen Zwischengewebe befindlichen Perizykelstücke in Kambien um, die auf ihrer Tätigkeit nach aussen weichend, mit den später über den Siebteilen erscheinenden Kambien sich verbinden. Mit dem Erscheinen des Perizykelkambiums setzt das anormale sekundäre Dickenwachstum und mit ihm die Produktion extrafaszikularer, akzessorischer Leitbündel ein. Diese bevorzugen die zwischen den Blattspuren nach aussen gelegenen Räume sowie die Stellen gegenüber den vereintläufig gewordenen Bündeln des Zentralzylinders, den sogenannten Anastomosenbündeln, wie sie GRAVIS [10]

p. 7 nennen würde. Es sind deren zwei, die durch ihre Grösse sofort auffallen, im primären Bündelkreis drin stehen und ihre Lage entsprechend dem Eintritt der aus den dekussiert inserierten Blättern kommenden Spuren wechseln. Ihre Entwicklung macht sich, nachdem vom Perizykelkambium nach innen bereits fünf bis sieben Zellschichten tangentialen Zwischengewebes erzeugt wurden, zunächst im späteren Hadrom geltend, wo bereits zwei bis drei Gefässe sich differenzieren, ehe jenseits des Initialstranges irgend ein Anzeichen beginnender Bildung eines korrespondierenden Leptoms bemerkbar ist. Gefässe und Hadromparenchym gehen zumeist direkt, ohne weitere Teilung, aus den Abkömmlingen des faszikularen Kambiumabschnittes hervor, was gleichfalls für das von der interfaszikularen Kambiumstrecke nach innen wie aussen abgegebene radiale Zwischengewebe zutrifft. Bevor das extrafaszikulare Kambium, dem nur eine beschränkte Lebensdauer beschieden ist, in seiner Produktion aussetzt und auf dem faszikularen wie interfaszikularen Gebiet sich in definitive Gewebelemente differenziert, konstruieren sich im Perizykel, sowohl über als auch zwischen den Siebteilen, neue Kambien, die, seitlich auswachsend, über ganze Kreisbogen des Umfanges sich erstrecken. Nur selten kommt es zur Bildung eines vollständigen Ringes. Diese zweiten extrafaszikularen Kambiumbogen keilen an ihren Enden gegen den Perizykel aus und verdicken genau wie die ersten den Stengel (vergl. Fig. 13 Tafel IV). Auch sind sie nur eine gewisse Zeit tätig und werden von weiter abliegenden abgelöst, die wieder das gleiche Schicksal erreicht. Sie organisieren sich in dem den nächstinneren anormalen sekundären Dickenzuwachs überlagernden Perizykel und können von hier aus die Lücken in diesem überbrücken. Oder aber sie tauchen im Perizykel draussen gerade im Gebiete zwischen und über zwei auslaufenden Meristembogen auf und legen sich alsdann, seitlich auswachsend, über die benachbarten Verdickungszonen. Dadurch erfährt allerdings der sonst regelmässige konzentrische Aufbau ausserhalb des Zentralzylinders eine gewisse Störung. Das vorliegende Präparat weist drei aufeinanderfolgende extrafaszikulare Zuwachsstreifen auf. Das vom ersten extrafaszikularen Kambiumring nach innen abgesonderte Gewebe nimmt bereits in drei Zellen Entfernung vom Initialstrang Stereomcharakter an. Dasselbe geschieht auch mit den Deszendenten der interfaszikularen Vorläufer, der interfaszikularen Bruchstücke dieses später tatsächlich extrafaszikularen Perizykelkambiums, wodurch die Blattspuren zu einer einheitlichen verholzten Zone zusammengefasst werden, aus der wenig mehr als ihre primäre Hadrompartie, die sich im Gegensatz zur sekundären durch unverholztes, zartwandiges Hadromparenchym auszeichnet, zapfenartig ins Mark hinein-

ragt (vergl. Fig. 8, 9 u. 10 Tafel III sowie Fig. 24 Tafel IX). Von der Verholzung ausgeschlossen sind einzig mehr oder weniger halbmondförmige, radial vier bis fünf Zellen mächtige, direkt ausserhalb der Siebteile befindliche Komplexe tangentialen Zwischengewebes sowie hin und wieder äussere Partien radialen Zwischengewebes, so dass, da das etwa acht Zellen starke tangentiale Zwischengewebe des zweiten extrafaszikularen Dickenzuwachses gleichfalls parenchymatisch bleibt, die weiter abliegenden Teile der Leitbündel des ersten extrafaszikularen Ringes wie Zähne eines Rades in weiches unverholztes Perizykelgewebe eingreifen (vergl. Fig. 14 Tafel IV sowie Fig. 23 Tafel X). In den zweiten extrafaszikularen Bogen verholzt das radiale Zwischengewebe in der Regel bis zur Hälfte, in der dritten, die gleichfalls das tangentiale Zwischengewebe parenchymatisch ausbildet, beschränkt sich die stereomatische Entwicklung desselben dagegen meistens auf die innersten Teile. Im ganzen ist innerhalb der weiter abliegenden extrafaszikularen Zonen die Ausbildung des radialen Zwischengewebes überhaupt recht wechselnd. Das zwischen den einzelnen Bogen ein und derselben Verdickungszone restierende Grundgewebe behält parenchymatischen, oft an Markstrahlen erinnernden Charakter.

Absolut gleich wie bei *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. erfolgt die Entwicklung in der Sprossachse von *Gomphrena decumbens* Jacq., *G. globosa* L. und *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq., nur mit dem Unterschied, dass es bei diesen drei Arten kaum zu mehr als der Anlage einer extrafaszikularen Zuwachszone kommt. Bei *Gomphrena globosa* L. verholzt ohnedies das über den Siebteilen der primären Leitbündel liegende tangentiale Zwischengewebe vollkommen, was dem Stengelquerschnitt gegenüber dem von *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. ein etwas verändertes Aussehen verleiht. Durchaus in diesem Rahmen bewegt sich auch die Entwicklung von *Alternanthera polygonoides* R. Br. und *A. spinosa* (Hornem.) Roemer et Schultes, welche erstere Art selbst in der Topographie des Stengelquerschnittes mit *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. übereinstimmt. Extrafaszikular erzeugt sie drei bis vier, meist vollkommen ringförmige Verdickungszonen, während *Alternanthera spinosa* (Hornem.) Roemer et Schultes sich mit deren zwei begnügt. Das radiale und tangentiale Zwischengewebe des ersten bis zweiten anormalen Zuwachses entwickelt sich vollkommen stereomatisch, hin und wieder allerdings mit Ausnahme sichelförmiger, bis drei Zellen starker Streifen tangentialen Perizykelgewebes, die den Siebteilen der primären wie auch denen der akzessorischen Leitbündel aussen aufsitzen. Nach demselben Modus verdickt *Aerua sanguinolenta* Blume ihren Stengel. Die kräftigste Stengelpartie des untersuch-

ten, allerdings noch nicht ganz ausgewachsenen Exemplares zählt zwei extrafaszikulare Verdickungsringe, deren sämtliches Zwischengewebe, mit Einschluss des über den Siebteilen primärer und akzessorischer Leitbündel befindlichen, verholzt, wie dies ja auch bei *Gomphrena globosa* L. der Fall ist.

Interessant ist der Stengelquerschnitt von *Alternanthera sessilis* (L.) R. Br., der von dem selbst verwandter Arten abweicht und zu einem Verhalten führt, wie es ausgesprochen zum Beispiel bei *Achyranthes argentea* L. und *Cyathula globulifera* (Bojer) Moq. gefunden wird. Diese Spezies verbindet gewissermassen diese und weitere Vertreter der beiden Gattungen mit den soeben besprochenen Arten des *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. Typus. Die Entwicklung der Sprossachse von *Alternanthera sessilis* (L.) R. Br. nimmt dabei durchaus denselben Verlauf wie bei *Alternanthera polygonoides* (L.) R. Br. und *A. spinosa* (Hornem.) Roemer et Schultes; das veränderte Querschnittsbild beruht einzig und allein auf Eigentümlichkeiten des Leitbündelverlaufes. In dieser Beziehung erinnert die Pflanze an noch zu betrachtende Arten der Gattungen *Amarantus*, *Celosia* und *Digera*, wo bei Wechselständigkeit der Blätter, aber sonst gleicher Entwicklung der Sprossachse, die Topographie des Stengelquerschnittes ebenfalls hauptsächlich vom Verlauf der Leitbündel beherrscht wird. Wie bei den nach ihrer Ausbildung zum Typus von *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. gestellten Arten werden die Blattspuren, nachdem sie ein Internodium getrennt durchheilt haben, vereintläufig und verschmelzen hier zu je einem einzigen Strang, der aber nicht wie dort im primären Bündelring liegt, sondern nach innen abgedrängt, markständig geworden ist. Es trennen ihn von der Peripherie des Markes drei bis vier Zellen, während bei *Cyathula globulifera* (Bojer) Moq. und *C. cf. Schimperiana* (Hochst.) Moq. die erwähnte Distanz bereits fünf bis sechs Zellen beträgt und bei *Achyranthes argentea* L. und *A. crispa* Desf. die beiden Anastomosenbündel sich im Zentrum des Markes bis auf etwa zwei oder drei Zellen nähern. Genetisch verhalten sich dabei diese Arten prinzipiell gleich den oben beschriebenen. Wie dort baut sich zu Beginn des anormalen sekundären Dickenwachstums aus dem faszikularen und den zwischen den Blattspuren eingeklemmten Perizykelkambien ein geschlossener Verdickungsring auf, der allerdings bedeutend länger als bis anhin beobachtet, seiner scheinbar normalen, sekundären Zuwachs vermittelnden Tätigkeit obliegt, indem das faszikulare Kambium in seiner Produktion erst aussetzt, nachdem bei *Achyranthes argentea* L. und *A. crispa* Desf. etwa fünf bis sieben Zellen, bei *Cyathula globulifera* (Bojer) Moq. und *C. cf. Schimperiana*

(Hochst.) Moq. sogar deren acht bis zehn nach innen abgegeben wurden, was beinahe oder gar der Hälfte des ersten extrafaszikularen Dickenwachses überhaupt entspricht. Bei *Achyranthes argentea* L. und *Cyathula globulifera* (Bojer) Moq. treten drei bis vier oft recht regelmässig verlaufende Verdickungszonen auf; wie viele *Achyranthes crispa* Desf. und *Cyathula* cf. *Schimperiana* (Hochst.) Moq. erzeugen, vermag ich, da mir die entsprechend alten Stadien fehlen, nicht zu sagen. Das radiale Zwischengewebe des ersten extrafaszikularen Zuwachses wird bis zur Höhe des inneren Randes der Siebteile stereomatisch, was bis auf zwei bis drei Zellen schmale, sichelförmige Reste ausserhalb der primären Leptome gleichfalls für das tangentielle Zwischengewebe gilt. In den übrigen Zonen anormalen Dickenwachstums von *Achyranthes argentea* L. reicht die mechanische Ausbildung des radialen Zwischengewebes ebenso weit hinan, während das etwa vier Zellen mächtige tangentielle Zwischengewebe zartwandig parenchymatisch bleibend, gleich gewellten Bändern zwischen den Holzzonen dahinzieht. Ähnliche Gestaltung erfuhr dieses auch bei *Cyathula globulifera* (Bojer) Moq., wogegen im zweiten und den folgenden extrafaszikularen Ringen die Verholzung des radialen Zwischengewebes etwas weniger weit nach aussen gediehen ist als im ersten.

Eine Sonderstellung innerhalb des Entwicklungstypus von *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq., wieder allein durch Eigentümlichkeiten im Leitbündelverlauf bedingt, nimmt *Cyathula geniculata* Lour. ein. Die mittlere ihrer Blattspuren verlagert sich nämlich sofort nach dem Eintritt in die Sprossachse ins Mark, während die anderen randständig bleiben, und nähert sich bis fast zur Hälfte dem das Zentrum des Markes einnehmenden, durch eine einzige Zellschicht getrennten Anostomosenbündeln. Dieses Verhalten erinnert lebhaft an *Amarantus caudatus* L., wo vor allem die mittlere Blattspur weit ins Mark vordringt.

Die Verteilung der Blattspuren auf älteren Stengelquerschnitten von *Amarantus retroflexus* L., wo alle mehr oder weniger tief im Mark eingebettet liegen, lässt auf den ersten Blick eine von der bisherigen verschiedene Entwicklung erwarten. Und doch stimmt der Modus, nach dem das Dickenwachstum auch bei dieser Art erfolgt, mit dem von *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. bis auf kleine Abweichungen überein, da das ungewohnte Querschnittsbild, wie bei Arten der Gattungen *Achyranthes* und *Cyathula*, hauptsächlich auf Besonderheiten im Verlauf der Leitbündel des Zentralzylinders beruht. Wie bei *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. treten in der jungen Sprossachse, an der sich die Blätter in $\frac{2}{5}$ Divergenz anlegen, die Prokambiumstränge an der Peripherie des Pleroms auf und differenzieren sich in bekannter Weise

zu offenen kollateralen Bündeln. Ihre Kambien setzen jedoch nicht auf die sie trennenden Markstrahlen über, so dass es also wiederum nicht zur Bildung eines geschlossenen Verdickungsringes und zu einem normalen sekundären Dickenwachstum kommt. Das Mark, das sich im Perizykel gegen die Rinde ausserordentlich scharf abhebt, bewahrt in seinen Randpartien längere Zeit die Fähigkeit, durch Teilung und Vergrösserung seiner Zellelemente sich zu vermehren. Auf einem Stengelquerschnitt von 2,75 mm Durchmesser, auf dem das anormale sekundäre Dickenwachstum noch nicht einsetzte, entfallen zum Beispiel 2,25 mm auf das Mark und der Rest von 0,5 mm auf die primäre Rinde. Die ursprüngliche Stellung der Prokambiumstränge an der Peripherie des Pleroms bleibt nicht lang erhalten, indem sie, neu eintretenden Strängen Platz schaffend, in ihrem Niedersteigen mehr oder weniger tief ins Mark eindringen. Diese Verlagerung der Blattspuren ist am besten an etwas älteren Stengelteilen zu studieren, wo die Markständigkeit verschiedener Leitbündel direkt ins Auge springt. Sie findet bereits bei DE BARY [2] p. 259 ihre Erörterung und wurde später von GRAVIS [10] p. 1—23, Fig. 1—12 Tafel I—III an *Amarantus caudatus* L. eingehend untersucht. In der vorliegenden Arbeit wird sie hauptsächlich im folgenden Kapitel, das dem Leitbündelverlauf gewidmet ist, zur Sprache kommen. Hier sei nur soweit auf die Frage eingegangen, als zum Verständnis der Struktur des Zentralzylinders nötig ist. Ihre Klärung erfährt sie wohl am besten bei Betrachtung der Verhältnisse, wie sie ein *Nodium* darbietet. Je nach der Grösse des Blattes treten drei, fünf, sieben und so weiter in einem Kreisbogen angeordnete Blattspuren in die Achse ein. Ihnen gewähren die vom nächstoberen Blatt gleicher Stellung herabsteigenden Stränge dadurch Raum, dass sie auf ihrem Weg durch die fünf Internodien seitlich auseinanderweichend, vereintläufig werden und mehr oder weniger tief in das Mark vordringen. Mit diesen auf die Flanken abgerückten, von GRAVIS [10] p. 7 als Anastomosenbündel bezeichneten Strängen verschmelzen oft sogleich oder wenig unterhalb des Knotens, die in den Stengel einmündenden Leitbündel des Achselsprosses, während die eintretenden Blattspuren gesondert ein bis mehrere Internodien durchlaufen und ganz allmählich im Niedersteigen sich an die Anastomosenbündel legen. Ihre ursprünglich kreisförmige Anordnung geht dabei gleich verloren, indem nach dem Übertritt in die Achse einzelne von ihnen tiefer in das Gewebe derselben vordringen als andere. Bei der Annahme von sieben Blattspuren, die von ihrer mittleren aus folgendermassen nummeriert seien: 4 . 3 . 2 . 1 . 2 . 3 . 4 , rücken beispielsweise 1 und 3 nach innen ab, während 2 und 4 weiter draussen verbleiben. Die Ver-

bindung der einzelnen Blattspurbündel miteinander ergibt alsdann keinen Kreisbogen mehr, sondern eine gebrochene, zickzackförmig verlaufende Linie, deren äussere Eckpunkte ungefähr die Grenze des Zentralzylinders bezeichnen, deren innere aber weit im Mark liegen (vergl. GRAVIS [10] Fig. 9 Tafel II). Der Umstand, dass das Mark an der Insertionsstelle der Blätter durch Teilung und Wachstum seiner Zellen sich wesentlich mehrt, erhöht seinerseits den Eindruck der Marktständigkeit der betreffenden Leitbündel und leistet ihr gleichsam Vorschub. Sich auf den Querschnitt bastionartig vorbauend, gibt sich diese Vergrößerung des Markes rein äusserlich durch längsverlaufende, unterhalb der Blätter ansetzende, breite Kanten kund, die sich nur allmählich nach unten wieder verlieren. Die Verschmelzung der Blattspuren mit den benachbarten Anastomosenbündeln geschieht ganz allgemein in von aussen nach innen gerichteter Folge, so dass zunächst die auf dem Flügel und erst zuletzt, oft erst im vierten oder fünften Internodium, der mittlere der Stränge seine Aufnahme findet. In kräftigeren Stengelstücken komplizieren sich die Verhältnisse insofern, als, entsprechend der grösseren Zahl der aus den Blättern und ihren Achsel sprossen eintreffenden Leitbündel, diese auf der Sektorgrenze der einzelnen Blätter sich nicht zu einem, sondern zwei, drei, ja mehreren Anastomosenbündeln vereinigen. Sie liegen auf von der Peripherie weit ins Mark hinein sich erstreckenden Radien, ohne jedoch dessen Zentrum zu erreichen (vergl. GRAVIS [10] Fig. 11 Tafel III). Die massigsten stehen ganz allgemein zu innerst und nehmen sukzessiv, auf ihrem Weg zum Hypokotyl, die weiter aussenstehenden auf (vergl. GRAVIS [10] Fig. 19—22 Tafel VI).

Mit diesem Querschnittsbild ist jedoch die Entwicklung des Zentralzylinders nicht abgeschlossen (vergl. Fig. 3 Tafel I). Das Mark fährt fort, durch Zellteilung in seinem Randgebiet sich zu vergrössern, und im entstehenden Gewebe werden selbst zu einer Zeit, in der sich die Leitbündel des übrigen Zentralzylinders in bester Ausbildung befinden oder gar ihrer Vollendung entgegengehen, neue Leitungsbahnen angelegt. Sie stammen von den äusseren Bezirken des Zentralzylinders kräftiger Achselspresse und verschmelzen mit benachbarten Anastomosenbündeln der Hauptachse erst, nachdem sie vier Internodien getrennt durchlaufen haben (vergl. GRAVIS [10] p. 7, Fig. 14 Tafel V). Ihre Anlage verrät sich in kleinen Prokambiumsträngen, die in beliebiger Verteilung an der Peripherie des Markes, direkt unter dem einschichtigen Perizykel, der dieses von der primären Rinde trennt, erscheinen (vergl. GRAVIS [10] Fig. 43 Tafel X). Ein zwischen Hadrom und Leptom später eingeschaltetes Kambium sorgt in bekannter Weise

für ihr sekundäres Dickenwachstum, das ungefähr nach Beendigung des ersten extrafaszikularen Zuwachses zum Abschluss gelangt. Durch seine Tätigkeit drängt sich das entfaltende Leptom nach aussen und buchtet bei dieser Gelegenheit den es überlagernden Perizykel, der im interfaszikularen Bereich ungefähr auf der Höhe des die Leitbündel durchsetzenden Kambiums verharret, gegen die primäre Rinde vor. Auf diesem Stadium, das einen Durchmesser von etwa 3 mm aufweist, beginnt der Stengel, nachdem der Zentralzylinder mehr oder weniger fertiggestellt ist, sich ausserhalb desselben zu verdicken. In den zwischen den zuletzt entstandenen Leitbündeln gelegenen Partien des Perizykels treten wiederholt tangentielle Teilungen auf, die lokal zur Bildung von Kambien führen. Diese schliessen sich mit den seitlichen, faszikularen, ähnlich wie bei *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq., zu einem kontinuierlichen Kambiumring zusammen, der aber, seine innerlich heterogene Struktur verratend, bedeutend rascher als dort in die Brüche geht. Es kommt hier eigentlich kaum zu einem gemeinsamen Funktionieren der beiden Kambien, da die Perizykelkambien eine lebhaftere, zunächst hauptsächlich nach innen gerichtete Produktion entfalten als die faszikularen generativen Zonen und diese bald überflügeln. Es mögen von ihnen zwei bis drei Zellen ausgegliedert worden sein, wenn sie den äusseren Rand der sie flankierenden Siebteile erreichen (vergl. GRAVIS [10] Fig. 44 u. 45 Tafel X). Dann erscheinen in dem diese überdeckenden Perizykel die ersten Längsteilungen, die auch in diesem Bezirk die Organisation von Kambien einleiten. Dadurch, dass die kurz nacheinander aufgetauchten Kambien seitlich miteinander verschmelzen, kommt es zur Bildung zusammenhängender, weit dahinziehender extrafaszikularer Kambiumbogen, oder gar eines in sich vollkommen geschlossenen extrafaszikularen Kambiumringes. Dieser beginnt alsbald den anormalen sekundären Dickenzuwachs zu vermitteln. Die zunächst von ihm nach innen abgegebenen zwei bis drei Zellschichten bewahren oft, wie die von den zuerst erschienenen Kambiumfragmenten produzierten Zellen, als späteres tangentiales Zwischengewebe, parenchymatischen Charakter, während die übrigen Deszendenten dieser generativen Zone verschiedene Gestaltung erfahren. Nachdem vom Kambium nach aussen etwa drei und nach innen vier bis sechs Zellen geliefert wurden, setzt auf dem Umfang verteilt, in geringer Entfernung voneinander, die Differenzierung kollateraler Leitbündel ein. Sie bekundet sich zunächst dadurch, dass, örtlich eng begrenzt, in den vom Kambium nach aussen abgeschiedenen Zellen verschieden gerichtete Teilungen auftreten. Die äusserste Zellschicht bleibt jedoch von ihnen verschont und umscheidet später als sekun-

därer Perizykel die an diesen Stellen entstehenden Leptompartien. Die ersten Anzeichen der Entwicklung korrespondierender Gefässeile erscheinen verspätet und bestehen in der Querschnittsvergrößerung einzelner Zellen und allerdings nur spärlich erfolgenden Teilungen in dem sich zu Hadromparenchym differenzierenden Gewebe. So hebt, über das extrafaszikulare Kambium zerstreut, die Bildung kollateraler Bündel an, die zur Gliederung des Verdickungsringes in faszikulare und interfaszikulare Partien führt. Die faszikularen Kambien besorgen in bekannter Weise das weitere Wachstum der Bündel, während, mit deren Produktion Schritt haltend, die interfaszikularen Kambien radiales Zwischengewebe erzeugen. Dieses verdickt bei *Amarantus retroflexus* L. seine Membranen und verholzt, bleibt jedoch bei *Amarantus caudatus* L. und *A. paniculatus* L. dauernd parenchymatisch dünnwandig und weist alsdann markstrahlähnlichen Charakter auf, der durch den Umstand, dass die Bündel einander oft auf zwei und drei Zellen genähert sind, sich noch wesentlich erhöht. Im Hadromparenchym dagegen, das sich direkt oder nach höchstens einmaliger Teilung aus den Desendenten des extrafaszikularen Kambiums entwickelt, tritt bereits in zwei bis drei Zellschichten Entfernung vom Initialstrang leichte Membranverstärkung und Verholzung ein. Nachdem das extrafaszikulare Kambium den Stengelquerschnitt nach innen um acht bis zwölf und nach aussen um drei bis fünf Zellagen bereichert hat, hört es auf zu funktionieren, ohne dass jedoch das Dickenwachstum des Stengels damit beendet wäre. Denn ehe es erlöscht, organisiert sich in der äussersten von ihm abstammenden und der Rinde nach innen direkt folgenden Schicht, aus über den Siebteilen erscheinenden Kambiumstücken, ein neues, weit dahinziehendes Kambium, das wie das vorausgeeilte bogen- oder kreisförmig angeordneten Leitbündeln ihren Ursprung gibt. Doch bevor es zu deren Ausbildung schreitet, erzeugt es, ausserhalb der Leptompartien, nach innen ein bis drei Schichten sekundären Perizykelgewebes, das dauernd parenchymatische Beschaffenheit bewahrt und die Siebteile gewissermassen schützend überdacht (Fig. 4 Tafel I). In ähnlicher Weise kann, was allerdings nicht gar häufig der Fall ist, die Anlage einer dritten extrafaszikularen Verdickungszone erfolgen. Der vorliegende Stengel von 5,5 mm Durchmesser zum Beispiel schliesst seine Ausbildung mit dem eben beschriebenen Stadium ab. An seinem Aufbau beteiligt sich das Mark mit 3,5 mm, der sekundäre anormale Zuwachs mit 1,6 mm und die Rinde mit 0,4 mm (vergl. GRAVIS [10] Fig. 46—52 Tafel XI—XIII).

Ganz gleich wie *Amarantus retroflexus* L. verhalten sich in der Entwicklung der Sprossachse *Amarantus caudatus* L. und *A. pani-*

culatus L., nur dass bei diesen beiden Arten das radiale Zwischengewebe sich nicht stereomatisch ausbildet. Zum selben Modus gehört auch *Digera alternifolia* (L.) Ascherson. Doch liegen hier die Verhältnisse bedeutend einfacher als bei den eben erwähnten Arten, indem die Leitbündel, die von den wechselständigen Blättern in den Stengel münden, weniger zahlreich sind und weniger tief ins Mark eindringen. Sie bilden, meistens aus drei bis fünf Blattspuren bestehend, zunächst einen flachen, nach aussen konvexen Bogen, um sich gleich unterhalb des Knotens ebenso seicht nach innen zu kehren. Auf ihrem Verlaufe verschmelzen sie sukzessiv, in von aussen nach innen gerichteter Reihenfolge, zu Anastomosenbündeln, die in Einzahl die Sektorgrenze der einzelnen Blätter besetzt halten und im Gegensatz zu denen der *Amarantus*-Arten nicht weiter aus der mehr oder weniger ringförmigen Zone der Blattspuren nach innen abrücken (vergl. Fig. 20 a Tafel VIII). Das Mark bewahrt in seiner Randpartie bis zu der hier erfolgenden Differenzierung der die Achsel sprosse versorgenden Leitbündel die Fähigkeit, sich zu vermehren. In bekannter Weise nimmt hernach im Perizykel das erste extrafaszikulare Kambium seinen Ursprung und wird, kurz bevor es seine Produktion einstellt, durch ein zweites, weiter abliegendes Kambium ersetzt. Dieses tritt in der äussersten Schicht des sekundären Perizykelgewebes auf und beschliesst gewöhnlich die Ausbildung der Sprossachse. Das von den beiden extrafaszikularen Kambien herrührende Gewebe stellt, da sich das radiale wie tangentiale Zwischengewebe stereomatisch entwickelt, einen einheitlichen Holzring dar, aus dem die Siebteile der in weitgespannten Bogen angeordneten Leitbündel auftauchen. Selbst die an der Peripherie des Markes stehenden Bündel der Achsel sprosse werden von aussen zum Teil von diesem Holzkörper eingefasst. Nur die innerste Schicht des tangentialen Zwischengewebes macht hiervon eine Ausnahme, indem sie, soweit sie die Leptompartien begleitet, zartwandig bleibt. Bei *Celosia argentea* L. und *C. cristata* L. erfolgt die Entwicklung im Zentralzylinder wie im anormalen sekundären Dickenzuwachs in gleicher Weise wie bei *Digera alternifolia* (L.) Ascherson (vergl. Fig. 2 Tafel I). Sie unterscheiden sich einzig in der noch bedeutend regelmässigeren kreisförmigen Anordnung der fünf bis sieben Zellschichten im Mark geborgenen Leitbündel. Sehr wahrscheinlich gehören hierher auch die mir nicht zugänglichen, von SCHENCK [24] p. 49—53, Fig. 6—9 Tafel I untersuchten Lianen *Hebanthe holosericea* Mart. und *H. pulverulenta* Mart., für welche letztere Spezies SCHENCK [24] p. 51 angibt, dass die Leitbündel des Zentralzylinders in zwei Ringen stehen würden, die grösseren innen, die kleineren,

durch sekundäres Gewebe unter sich verbunden, am Rande des Markes. Beide Arten erzeugen in ihren Stämmchen eine grosse Zahl von extrafaszikularen, in ihrer Struktur im wesentlichen übereinstimmende Streifen anormalen Dickenwachstums. Ihre Apposition geschieht nicht immer in ganz regelmässiger, konzentrischer Ordnung; denn oft nehmen die bald dünneren, bald dickeren Ringe einen mehr oder weniger geschlängelten Verlauf und stehen durch Brücken mit den nächstäusseren und inneren in Verbindung, was dem Stammquerschnitt ein unregelmässig gebändertes Aussehen verleiht. Bei *Hebanthe holosericea* Mart. zerklüften zahlreiche breite, radiale Parenchymstrahlen die Zuwachszonen, während sie bei *Hebanthe pulverulenta* Mart. auf längere Strecken tangential zusammenhängen und radiale Parenchymplatten die Ringe gewöhnlich nur bis zur Mitte einschneiden. Das tangentielle Zwischengewebe ist hier wie dort parenchymatisch ausgebildet. Der Stämmchenquerschnitt von *Hebanthe holosericea* Mart. weist bei 3 cm Durchmesser etwa zwanzig, derjenige von *Hebanthe pulverulenta* Mart. bei 15 mm Dicke etwa zwölf Zonen anormalen sekundären Zuwachses auf.

* * *

In den Wurzeln der untersuchten Amarantaceae nimmt die Entwicklung des anormalen sekundären Dickenzuwachses durchwegs gleichartigen Verlauf. Ebenso erfolgt die Entwicklung des axilen Stranges in durchaus einheitlicher Weise. Sein Querschnittsbild ist zwar, je nachdem die Leitbündel sich seitlich zu einer kompakten Scheibe schliessen oder durch Sektoren parenchymatischen Gewebes getrennt werden, verschieden. Eine grössere Bedeutung kommt jedoch dieser abweichenden Gestaltung nicht zu, da sie nicht mit den in der Entwicklung der Sprossachse zu beobachtenden Typen in Beziehung steht und schliesslich einfach durch stereomatische, beziehungsweise parenchymatische Ausbildung des primären Grundgewebes erklärt werden kann (vergl. Fig. 31 u. 32 Tafel XI).

Im Stengel der verschiedenen Arten gestaltet sich die Entwicklung des anormalen sekundären Dickenwachstums prinzipiell gleich und mit der Wurzel übereinstimmend. Nur zu Beginn der Entwicklung treten zwei kleinere Variationen auf, indem der Perizykel nicht immer den Zentralzylinder kreisförmig begrenzt, sondern durch die Ausbildung primärer Bündel gegen die Rinde vorgebuchtet, oft gewellt verläuft und zwischen die einzelnen Bündel eindringt. In diesem letzteren Fall scheint die Sprossachse mit allerdings zeitlich beschränktem, normalem sekundären Dickenwachstum begabt zu sein. So lassen sich

denn im einheitlichen Amarantaceae-Typus des anormalen sekundären Dickenwachstums folgende beiden Variationen unterscheiden:

1. Die Sprossachse besitzt kein scheinbar normales sekundäres Dickenwachstum (vergl. Fig. 21—23 Tafel IX).

2. Die Sprossachse weist zeitlich beschränktes, scheinbar normales sekundäres Dickenwachstum auf (vergl. Fig. 24—30 Tafel IX—XI).

Der Zentralzylinder zeigt durch den Leitbündelverlauf bedingte, verschiedene Entwicklung. Entweder sind seine Leitbündel peripher oder sie liegen teilweise im Mark eingebettet. Je nachdem lassen sich die vier nachstehenden Modi auseinanderhalten:

a. Es kommen im Zentralzylinder keine markständigen Leitbündel vor.

b. Die sogenannten Anastomosenbündel sind markständig, während die übrigen Leitbündel peripher verlaufen. Hierher gehören hauptsächlich Arten mit kreuzweise gegenständiger Blattstellung.

c. Nebst den Anastomosenbündeln verläuft auch ein Teil der Blattspuren im Mark. Dies ist vor allem wieder bei Arten mit dekkusierter Blattstellung zu beobachten.

d. Nur die aus den Achsel sprossen stammenden Leitbündel verlaufen am Rande des Markes.

Diese Modi sind, rein theoretisch, bei der einen wie der anderen der oben aufgestellten Variationen möglich. Es ergibt sich daher bezüglich der Gesamtentwicklung der Sprossachse nachstehendes Schema, in das sich die Arten folgendermassen einordnen:

1a. *Bosea Amherstiana* (Moq.) Hooker, *B. cypria* Boiss., *B. Yervamora* L., *B. spec.*; *Deeringia altissima* F. v. Müller, *D. baccata* (Retz.) Moq., *D. spec.*; *Iresine elatior* Rich., *I. paniculata* (L.) O. Kuntze, *I. vermicularis* Moq.; *Pleuropetalum costaricense* Wendl.

1b. *Banalia thyrsoiflora* (Wall.) Moq., ist vielleicht hier einzureihen.

1c. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

1d. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

2a. *Aerua lanata* (L.) Juss., *A. sanguinolenta* Blume, *A. tomentosa* Forskål; *Alternanthera polygonoides* (L.) R.Br., *A. spinosa* (Hornem.) Roemer et Schultes und wohl die meisten der im Materialverzeichnis aufgeführten weiteren *Alternanthera*-Arten, *Calicorema squarrosa* Schinz; *Centema angolensis* Hooker, *C. cruciata* Schinz; *Centemopsis gracilentata* (Hiern) Schinz; *Cladothrix lanuginosa* Nutt., gehört hierher, sofern nicht normales sekundäres Dickenwachstum vorliegen sollte. Der Querschnitt durch eine 2 mm dicke Achse, über den ich verfüge, zeigt einen einzigen, holzigen, durchaus einheitlichen Leit-

zylinder, von in radialer Richtung etwa dreissig bis vierzig Zellen Mächtigkeit. Dieser könnte sowohl durch normales sekundäres Dickenwachstum, wenn solches überhaupt bei den Amarantaceae auftritt, wie nach Art von 2 a entstanden sein. Eine Entscheidung auf Grund der Anatomie ist in diesem speziellen Fall nicht möglich. *Cyphocarpa trichinioides* (Fenzl) Lopr.; *Dasysphaera Robecchii* Lopr.; *Dicraurus leptocladus* Hooker fil.; *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq.; *Gomphrena decumbens* Jacq., *G. globosa* L.; *Gossypianthus rigidiflorus* Hooker, sehr wahrscheinlich hierher gehörend; *Guilleminea australis* (Griseb.) Hooker, *G. illecebroides* H. B. et K., beide sehr wahrscheinlich hier unterzubringen; *Henonia scoparia* Moq.; *Hermbstaedtia caffra* (Meisner) Moq., *H. elegans* Moq., *H. glauca* (Mart.) Moq. Der Querschnitt durch ein Stengelstück von *Hermbstaedtia elegans* Moq. weist dieselben Verhältnisse auf wie der von *Cladothrix lanuginosa* Nutt. Er repräsentiert einen einheitlichen, verholzten Leitzylinder von etwa dreissig Zellen Stärke, der, nach dem Querschnittsbild zu urteilen, ebensogut durch normales sekundäres Dickenwachstum erzeugt sein könnte. Bei *Hermbstaedtia caffra* (Meisner) Moq. aber funktioniert das interfaszikulare Perizykelkambium über eine Strecke von bis zwanzig Zellen radialer Ausdehnung gemeinsam mit dem faszikularen Kambium, und bei *Centemopsis gracilentia* (Hiern) Schinz erlöscht dieses erst, nachdem es mit ersterem etwa dreissig Zellen weit Schritt gehalten hatte. Dies und der weitere Umstand, dass, soweit wenigstens meine Beobachtungen reichen, die Entwicklung innerhalb einer Gattung in den Grundzügen sich gleich abspielt, lässt mich vor allem *Hermbstaedtia elegans* Moq., aber auch *Cladothrix lanuginosa* Nutt. hier einordnen und mit grosser Sicherheit normales sekundäres Dickenwachstum verneinen. Die scheinbar normale Struktur der letzten beiden Arten wäre durch die lange Lebensdauer des faszikularen Kambiums, die ja von Spezies zu Spezies sehr verschieden ist, bedingt und könnte auf älteren Entwicklungsstadien in ihrer Natur ohne weiteres erkannt werden. SOLEREDER [28] p. 738 allerdings weist *Cladothrix lanuginosa* Nutt. dem normalen Dikotyledonen-Typus zu, ebenso die Gattung *Achatocarpus*, die jedoch heute systematisch zu den *Phytolaccaceae* gerechnet wird (vergl. PFEIFFER [21] p. 142). *Leucosphaera Bainesii* (Hooker) Gilg; *Loprioria Ruspoli* (Lopr.) Schinz; *Marcellia denudata* (Hooker) Lopr.; *Mechowia grandiflora* Schinz, *M. quadriflora* Schinz; *Nothosaerua brachiata* (L.) Wight; *Pfaffia elegans* Moq.; *Psilotrichum africanum* Oliver; *Psilotus alopecuroides* F. v. Müller; *Ptilotus calostachyus* F. v. Müller, *P. Carlsoni* F. v. Müller, *P. corymbosus* R. Br., *P. Drummondii* (Moq.) F. v. Müller, *P. erubescens*

Schlechtend., *P. sericostachyus* (Nees) F. v. Müller; *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq., *P. lappacea* (L.) Moq.; *Saltia papposa* R. Br.; *Sericorema avolans* Fenzl, *S. remotiflora* (Hooker) Lopr.; *Trichinium corymbosum* Gaudich.

2b. *Achyranthes argentea* L., *A. aspera* L., *A. avicularis* E. Meyer, *A. crispa* Desf.; *Alternanthera sessilis* (L.) R. Br., welche Art sich diesbezüglich von den anderen der Gattung unterscheidet. *Chinotrix latifolia* Rendle, doch ist die Zugehörigkeit zu dieser Gruppe nicht sicher. *Cyathula globulifera* (Bojer) Moq., *C. cf. Schimperiana* (Hochst.) Moq; *Cyphocarpa orthacantha* (Hochst.) C. B. Clarke, während *C. trichinioides* (Fenzl) Lopr. unter 2a sich befindet; *Nelsia quadrangula* (Engler) Schinz; *Nototrichium fulvum* Schinz; *Nysanthus diffusa* R. Br.; *Psilotrichum sandwichense* Seem., während *P. africanum* Oliver jedoch 2a angehört; *Sericocomopsis pallida* (S. Moore) Schinz.

2c. *Cyathula geniculata* Lour. Diese Art weicht von den anderen der Gattung, die unter 2b aufzuführen waren, dadurch ab, dass die mittlere ihrer Blattspuren im Mark verläuft (Fig. 27 Tafel X). *Pfaffia decipiens* Hooker. Bei dieser Pflanze liegen im Gegensatz zu *P. elegans* Moq., die unter 2a steht, die Blattspuren auf einer zickzackförmig gebrochenen Linie und dringen zum Teil ins Mark ein. Ebenso ist die mittlere Blattspur, beziehungsweise das Anastomosenbündel nächst höherer Insertion ins Mark verlagert. Ob dieser markständige Strang eine Blattspur oder ein Anastomosenbündel darstellt, lässt sich nach dem einzigen Schnitt, den ich besitze, nicht entscheiden (Fig. 28 Tafel X). *Sericostachys scandens* Gilg et Lopr. Die beiden inneren der vier Leitbündel, die auf einem Durchmesser das Mark durchsetzen, lassen sich vermutlich als Anastomosenbündel und die beiden äusseren als aus den Achselsprossen stammende Stränge deuten. Ausserdem schiebt sich gleich nach dem Eintritt in die Sprossachse die mittlere der Blattspuren mehr oder weniger in das Mark vor (Fig. 30 Tafel XI). *Stilbanthus scandens* Hooker. Bei dieser Art dringen sämtliche isoliert- oder vereintlaufenden, von der nächst höheren Insertionsstelle kommenden Bündel mehr oder weniger tief ins Mark ein (Fig. 29 Tafel XI).

2d. *Acanthochiton Wrightii* Torrey; *Acnida australis* A. Gray, *A. cannabina* L., *A. tamariscina* A. Gray; *Allmania albida* R. Br., *A. nodiflora* R. Br., gehören sehr wahrscheinlich hierher; *Amarantus caudatus* L., (*Scleropus amarantoides* Schrader =) *A. crassipes* Schlechtend., (*Amarantellus argentinus* Spagazz. =) *A. deflexus* L., *A. paniculatus* L., *A. retroflexus* L., sowie mit grosser Wahrscheinlichkeit die anderen im

Materialverzeichnis aufgeführten *Amarantus*-Arten; *Arthraerua Leubnitziae* (O. Kuntze) Schinz. Die Stellung dieser Art ist nicht ganz sicher. Möglicherweise könnte sie unter 1a gehören. *Celosia antheminthica* Ascherson, *C. argentea* L., *C. cristata* L., *C. virgata* Jacq.; *Chamissoa altissima* Nees et Mart., *C. macrocarpa* H. B. et K.; *Charpentiera obovata* Gaudich.; *Digera alternifolia* (L.) Ascherson; *Neocentema alternifolia* Schinz.

c) Geschichtliches.

Die eigenartige Struktur der Wurzel und der Sprossachse der *Amarantaceae* ist schon lange bekannt. Bereits LINK [16] p. 144 u. 148 und UNGER [30] p. 108 beobachteten sie und erkannten sie als im Verlauf und der Verteilung der Leitbündel des Zentralzylinders sowie dem sekundären Dickenwachstum begründet. Es mochten ihnen dabei hauptsächlich Vertreter der Gattung *Amarantus* zur Untersuchung vorgelegen haben. Von solchen erwähnt LINK [16] p. 148 u. 149, dass ihre Dickenzunahme auf doppelte Art geschehe, nicht nur auf dem ganzen Umfang des Stengels, sondern auch an der Peripherie des Markes, wo als neueste und letzte Bildung ein Kreis von Leitbündeln auftrete. Wäre dem nicht so, fährt er weiter, müssten diese Leitbündel von dem weiter abliegenden Dickenzuwachs nach innen gedrückt werden und das Mark eine Pressung erfahren, was selbst an älteren Partien nicht festzustellen ist. Er nimmt also eine zentripetal gerichtete Entwicklung der sukzessiven Bündelringe an.

Zehn Jahre später bespricht CRÜGER [5] p. 164 in seiner Arbeit über die anormale Holzbildung des Dikotyledonenstammes ganz kurz die Verhältnisse, wie er sie in Arten der Gattungen *Alternanthera*, *Chamissoa* und *Iresine* fand, und erwähnt für sie ein dauernd tätiges Kambium, das, nach aussen schreitend, auf seiner Innenseite Leitbündel erzeugt, in denen es eine zeitlich begrenzt tätige Kambiumschicht zurücklässt.

REGNAULT [22] p. 127—133, Fig. 5 u. 6 Tafel VIII betrachtet vornehmlich die Topographie des Stengelquerschnittes von *Amarantus spinosus* L., (*Lestibudesia syphilitica* =) *Celosia spec.* und einer *Deeringia spec.*, ohne näher auf die „in verschiedener Art im Holz zerstreuten Schichten generativen Gewebes“ einzugehen.

Als erster hat SANIO [23] p. 229 u. 230, und zwar an *Amarantus cruentus* L., die Entwicklung der anormalen Stengelstruktur studiert. Im Gegensatz zu LINK [16] p. 48, der angibt, dass zunächst der „Holzring“ vorhanden sei und erst später die inneren und dann die äusseren Kreise der markständigen Leitbündel folgen, betont er,

dass der innerste Bündelkreis zuerst sich anlege. Er beobacht, wie die im Kreise stehenden Prokambiumstränge in einer meristematischen Zone am Rande des Markes erscheinen, und vermutet p. 229, dass sie durch eine einzige, zu dieser gehörigen Zellschicht von der primären Rinde getrennt seien. Diese ausserhalb der Bündel gelegene Zellschicht sieht er durch häufige tangentialen Teilungen sich vermehren. „Ihre innersten Zellen verwandeln sich“, schreibt er, „in Dauergewebe, während die äusseren in reicher Teilung verbleiben und schliesslich in sich den zweiten Bündelring erzeugen, in dem an bestimmten Stellen die Zellen des Verdickungsringes durch sehr schnell in verschiedenen Richtungen aufeinanderfolgende Scheidewände in ein engeres Gewebe zerfallen. Wie viele seiner Zellen über den sich bildenden Bündeln des zweiten Ringes im Zustande des Verdickungsringes bleiben, kann ich nicht mit Genauigkeit angeben, wohl aber mit Sicherheit, dass die äussere Grenze des Verdickungsringes durch die zahlreichen, zumeist tangentialen Teilungen schnell nach aussen rückt und das in ihm entstandene Bündel dadurch, dass sich seine inneren sowohl über als zwischen den Bündeln gelegenen Zellen in Scheidegewebe verwandelt, bald aus ihm ausgeschieden werden. Damit hat er also zwischen sich und den primären Bündelkreis zwei Lagen Scheidegewebe und den diese beiden Lagen trennenden zweiten Bündelkreis eingeschoben. Die Bündel des zweiten Kreises erhalten um diese Zeit, in der sie aus dem Verdickungsring heraustreten, ihre ersten Bastzellen; ihre ersten Gefässe entstehen viel später.“ Aus dieser Schilderung, in die eine durchaus zutreffende Beschreibung über die Differenzierung der Leitungselemente in den Prokambiumsträngen des Zentralzylinders eingeflochten ist, geht hervor, dass SANIO [23] p. 236 für das anormale sekundäre Dickenwachstum ein dauernd tätiges Kambium verantwortlich macht, das, nach aussen schreitend, kollateralen Bündeln den Ursprung gibt. Ueber deren Entstehung äussert er sich recht wenig klar, so dass nicht mit Bestimmtheit gesagt werden kann, wie er sich diese vorstellt. Trotzdem und ungeachtet des Irrtums, der ihm bezüglich der Tätigkeitsdauer des das anormale Dickenwachstum vermittelnden Kambiums unterlief, besitzen seine Darlegungen insofern grossen Wert, als sie, neben einer Reihe von geförderten Einzelheiten, in der Amarantaceae-Literatur eben zum ersten Mal auf genetischem Weg die anormalen Strukturen der Sprossachse zu erklären versuchen und zum ersten Mal, wenn auch nicht nachdrücklich hervorgehoben, ihre heterogene Struktur auf einen ausserhalb des Zentralzylinders hervorgegangenen Kambiumring zurückführt. Ganz richtig gibt er als

Bildungsort desselben die einzellige, den Zentralzylinder nach aussen begrenzende, später als Perizykel bekannte Schicht an.

LESTIBOUDOIS [15] p. 814 untersuchte vor allem eine *Achyranthes spec.*, (*Amarantus spicatus* Lam. =) *A. retroflexus* L. und (*Lestibudesia syphilitica* =) *Celosia spec.*, deren Struktur er mit derjenigen der *Chenopodiaceae* vergleicht, ohne jedoch auf ihr Zustandekommen näher einzugehen.

Dem anormalen Dickenwachstum der Dikotyledonen widmet DE BARY [2] p. 582 in seiner vergleichenden Anatomie ein besonderes Kapitel, in welchem er p. 607—612 auch die Verhältnisse bei den *Centrospermae* bespricht. Nach ihm erfolgen in dieser Reihe die mannigfaltigen Wachstums- und Struktur-anomalien nach vier verschiedenen Typen, die er p. 608 folgendermassen charakterisiert:

1. Typus. Im Stengel tritt ein primärer Bündelring, in der Wurzel der primäre axile Strang auf und in beiden zunächst ein normales und normal produzierendes Kambium. Dann erlischt dessen Tätigkeit und in seinem Umkreis treten in zentrifugaler Folge sukzessiv erneute und erlöschende Kambien auf, deren jedes einen Kreis distinkter Leitbündel bildet. Dieser Modus findet statt bei allen untersuchten Wurzeln hierher gehöriger Pflanzen, mit Ausnahme der unter 3 zu nennenden Gattung *Mirabilis*. Je nach dem Einzelfall sind die sukzessiven Ringe verschieden vollständig und regelmässig.

2. Typus. In einer Anzahl von Wurzeln ist zunächst ein primärer Bündelring vorhanden, bestehend aus Blattspursträngen und vielleicht manchmal auch Zwischenbündeln; bei *Amarantus*-Arten kommen dazu marktändige Blattspuren. Noch während der Ausbildung der kollateralen Bündel tritt rings um die Aussenränder ihrer Siebteile ein demnach extrafaszikularer Kambiumring auf, welcher dauernd tätig bleibt und an seiner Innenseite abwechselnd kollaterale Bündel und Zwischengewebe bildet, an seiner Aussenseite eine schwache, nur aus Parenchym bestehende Bastschicht oder selbst gar keinen Bast, so zum Beispiel bei den untersuchten Stengeln von *Amarantus retroflexus* L., *Celosia argentea* L. und *Alternanthera Verschaffeltii*. Eine Pflanze letzteren Namens existiert zwar nicht, aber wahrscheinlich ist (*Achyranthes Verschaffeltii* Lem. =) *Iresine Herbstii* Hooker gemeint.

3. Typus. Dieser fällt für die vorliegende Arbeit nicht in Betracht.

4. Typus. Die Stengel mancher *Amarantaceae* verbinden den Typus 1 und 2, indem in ihrem primären Bündelring anfänglich ein normales Kambium und ein normaler sekundärer Zuwachs auftritt wie bei 1,

dieser aber bald erlischt und das weitere Dickenwachstum nach dem Modus 2, durch eine ausserhalb der primären Siebteile auftretende extrafaszikulare Kambiumzone fortgesetzt wird. So verhalten sich zum Beispiel *Gomphrena decumbens* Jacq., *G. globosa* L. und *Froelichia gracilis* (Hooker) Moq. Ihre schwach verdickten, krautigen Stengel zeigen lange Zeit nur ganz normalen Zuwachs, und die ausserhalb des Bastringes stehenden Bündel treten spärlich, oft gar nicht auf.

Ausser den angeführten Arten untersuchte DE BARY [1] p. 608 *Achyranthes aspera* L., *Aerua javanica* (Burm.) Juss., *Alternanthera spinosa* (Hornem.) Roemer et Schultes und (*Pupalia Schimperiana* Hochst. =) *Cyathula Schimperiana* (Hochst.) Moq., ohne sie jedoch beim Fehlen junger Entwicklungsstadien und den nahen Beziehungen zwischen den beiden Typen 1 und 4, zu denen sie nach ihm gehören, bestimmt einordnen zu können. Damit lässt er die Frage nach einer weiteren, dritten Entwicklungsmöglichkeit offen und bekundet vielleicht hierdurch doch eine gewisse Unsicherheit in der Auffassung des anormalen sekundären Dickenwachstums, in dem sich seine Typen 1 und 4 allein unterscheiden. Es fällt denn durchaus nicht immer leicht, namentlich bei nicht reichlich in allen Stadien zur Verfügung stehendem Untersuchungsmaterial, den tatsächlichen Gang, den die Entwicklung ausserhalb des Zentralzylinders einschlägt, zu erfassen. Vor allem im Bereich des radialen Zwischengewebes, wo das neue Kambium nur wenig ausserhalb des alten, erlöschenden erscheint und oft von diesem durch Zellen geschieden wird, die ihre tangential gestreckte Gestalt noch nicht verloren haben, liegt die Versuchung nahe, eine kontinuierlich nach aussen schreitende generative Zone anzunehmen. Das gleiche gilt für die Beurteilung der Verhältnisse im Zentralzylinder. Leicht sind sie in dem von mir aufgestellten *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze Typus, wo ohne Zweifel kein normales sekundäres Dickenwachstum auftritt, schwer dagegen im Typus von *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. zu erkennen. Hier täuscht das zeitweise Miteinandergehen des interfazikular entstandenen Perizykelkambiums mit dem faszikularen Kambium der primären Leitbündel ein normales sekundäres Dickenwachstum vor und dies um so eher, je länger die beiden Kambien miteinander funktionieren. Dies trifft zum Beispiel für *Gomphrena decumbens* Jacq., *G. globosa* L. und *Froelichia gracilis* (Hooker) Moq. zu, die denn auch von DE BARY [2] p. 608 zum Typus 4 gestellt wurden, während *Amarantus retroflexus* L. und *Celosia argentea* L., wo das Perizykelkambium kaum länger als im Entstehen selbst auf der Höhe der faszikularen Kambien verweilt, wenn nicht zufällig die entsprechenden Entwicklungsstadien vorlagen, eine irr-

tümliche Auffassung fast ausschlossen. Dies erklärt, warum DE BARY [2] p. 608 *Amarantus retroflexus* L. und *Celosia argentea* L., in deren Zentralzylinder die Entwicklung gleich wie bei *Gomphrena decumbens* Jacq. und *Froelichia gracilis* (Hooker) Moq. verläuft, nicht unter Typus 4, sondern 2 brachte. Nach ihm erfolgt also die Entwicklung der Sprossachse der *Amarantaceae* nach zwei Typen, den Typen 2 und 4. Diese unterscheiden sich nur in der Gestaltung des Zentralzylinders, der mit normalem Dickenwachstum oder ohne solches ausgerüstet ist, während der sekundäre anormale Zuwachs in beiden Typen auf dieselbe Art und Weise, durch ein dauernd tätiges extrafaszikulares Kambium, wie ein solches auch SANIO [23] p. 230 annimmt, gebildet wird. Seine Typen lassen sich denn kurz so charakterisieren:

2. Typus. Der Zentralzylinder besitzt kein normales sekundäres Dickenwachstum. Das extrafaszikulare Kambium ist dauernd tätig und erzeugt nach innen abwechselnd kollaterale Leitbündel und Zwischengewebe.

4. Typus. Der Zentralzylinder besitzt zeitlich beschränktes, normales sekundäres Dickenwachstum. Das extrafaszikulare Kambium ist wie bei Typus 2 dauernd tätig und erzeugt nach innen abwechselnd kollaterale Leitbündel und Zwischengewebe.

Nach DE BARY [2] p. 608 gestaltet sich die Entwicklung in der Wurzel durchaus einheitlich, aber von der der Sprossachse verschieden. Er stellt sie unter seinen Typus 1, welcher für den axilen Strang ein allerdings zeitlich beschränkt tätiges, normales sekundäres Dickenwachstum vermittelndes Kambium annimmt. Der extrafaszikulare Zuwachs entsteht nach ihm durch in zentrifugaler Folge sukzessiv erneut auftretende und erlöschende Kambien, von denen jedes einen Kreis distinkter Leitbündel bildet. Die Annahme von ungleicher Entwicklung in Wurzel und Sprossachse wirkt unbedingt etwas merkwürdig; denn es ist doch zu erwarten, dass wenigstens im anormalen sekundären Dickenwachstum nicht derartige Differenzen zwischen Wurzel und Sprossachse ein und derselben Pflanze bestehen werden. Aber auch die Annahme eines zeitlich begrenzten, normalen sekundären Dickenwachstums im axilen Strang der Wurzel, bei gleichzeitigem Fehlen eines solchen im Zentralzylinder der Sprossachse, mutet etwas sonderbar an. Ich frage mich daher, ob DE BARY [2] p. 608, wenn er schreibt, dass der Modus 1 „bei allen untersuchten Wurzeln hierher gehöriger Pflanzen mit Ausnahme der unter 3 zu nennenden stattfindet“, ohne später je Namen zu geben, überhaupt Wurzeln von *Amarantaceae* untersucht hat und bei der Aufstellung des Typus 1 an diese dachte. Wenn er den extrafaszikularen Zuwachs

der Wurzel als auf der Tätigkeit „in zentrifugaler Folge sukzessiv erneut auftretender und erlöschender Kambien“ beruhend gefunden hätte, so würde er sicher den anormalen sekundären Zuwachs der Sprossachse, der gleich wie in der Wurzel erfolgt, in seiner wahren Natur auch erkannt haben. Zufolge unrichtiger Bewertung des anormalen sekundären Dickenwachstums des Stengels besitzen denn auch die Schilderungen von DE BARY [2] p. 609 über die Differenzierung der extrafaszikularen Leitbündel, wenigstens für die Amarantaceae, keine Gültigkeit. Darnach würden an bestimmten Orten des Kambiumringes in einer oder einigen nebeneinanderliegenden, vom Ring selbst nach innen abgeschiedenen Gewebemutterzellen rasch sich wiederholende, mehrseitswendige Längsteilungen auftreten und einen Initialstrang bilden, aus welchem in der für kollaterale Bündel allgemein angegebenen Weise entweder ein ganzes Leitbündel hervorgeht oder der Siebteil eines solchen, dessen Gefäßteil vorher durch die einfachen zentrifugal fortschreitenden Tangentialteilungen angelegt war. In beiden Fällen würde ausserhalb der Initialstränge die einfache zentrifugale Tangentialteilung weiter fortschreiten und aussen von jedem wieder Zwischengewebe und extrafaszikulare Leitbündel produzieren und so fort. Das extrafaszikulare Kambium führt DE BARY [2] p. 609 wie vor ihm SANIO [23] p. 229 ganz richtig „auf Tangentialteilungen einer einfachen, die Aussenränder der primären Siebteile berührenden Parenchym- respektive Meristemschicht“ zurück, doch befindet er sich im Irrtum, wenn er p. 606 diese primär oder sekundär von der Bastzone selbst ableitet und dann später, p. 610, durchaus konsequenterweise das die Leptomteile überlagernde tangentielle Zwischengewebe als ebenfalls von dieser Bastzone abstammend erklärt. Schon SANIO [23] p. 229 fasst diese Meristemschicht als zum Zentralzylinder gehörig auf, ohne sie jedoch zum Bast zu rechnen. Deutlich drückt dies später MOROT [18] p. 240 aus, indem er als Entstehungsort des ersten extrafaszikularen Kambiums den primären Perizykel bezeichnet und die weiteren sukzessiv auftretenden Kambien in einem von diesem sekundär und tertiär herührenden parenchymatischen Gewebe den Ursprung nehmen lässt.

Gleich wie DE BARY [2] p. 609 stellt sich auch VAN TIEGHEM [29] p. 721, 723 u. 797 die Entwicklung des extrafaszikularen Zuwachses vor. Er nimmt eine einzige generative Schicht an, die, nach aussen schreitend, auf ihrer Innenseite kollaterale Bündel, also gleichzeitig Bast und Holz erzeugt. Die zweite Auflage seines Werkes, p. 728 u. 825, revidiert er diesbezüglich allerdings gemäss den neuen Ergebnissen der Untersuchungen von MOROT [18] p. 240 und HÉRAIL [12] p. 206, die nachstehend besprochen sein sollen.

MOROT [18] p. 240 und SOLEREDER [27] p. 211, die unabhängig voneinander arbeiteten und deren Publikationen im selben Jahr erschienen, waren die ersten, die die Ausführungen von DE BARY [2] p. 607—610 zum Teil widerlegten. Nach SOLEREDER [27] p. 211 geschieht die Bildung des anormalen Dickenzuwachses der Sprossachse der Amarantaceae entgegen DE BARY [2] p. 607 u. 608 nicht nach einem, sondern zwei verschiedenen Typen. Er unterscheidet:

1. Typus. Die sekundären Bündelzonen verdanken sukzessiv auftretenden Kambien ihre Entstehung. Hierher gehören zum Beispiel *Bosea Yervamora* L., *Celosia argentea* L. und *Chamissoa altissima* Nees et Mart.

2. Typus. Der extrafaszikulare Kambiumring bleibt dauernd tätig und erzeugt nach innen abwechselnd Zwischengewebe und sekundäre kollaterale Bündel. Hierher gehören zum Beispiel *Aerua scandens* (Roxb.) Wall. (*Mogiphanes ramosissima* Mart. =) *Alternanthera ramosissima* (Mart.), weil die Gattung *Mogiphanes* mit *Alternanthera* vereinigt ist, *Deeringia baccata* (Retz.) Moq., *Hermbstaedtia caffra* (Meisner) Moq., *Psilotrichum cordatum* (Hochst. et Steudel) Moq. und *Pupalia lappacea* (L.) Moq. Für Vertreter der Gattungen *Aerua*, (*Telanthera* =) *Alternanthera* und *Hermbstaedtia*, wo das interfaszikulare Perizykelkambium sehr lang mit dem faszikularen gemeinsam funktioniert, nimmt er zeitlich beschränktes, normales sekundäres Dickenwachstum an.

Mit der Aufstellung des Typus 1 wurde zum erstenmal die herkömmliche Anschauung, wonach der anormale Dickenzuwachs durch Vermittlung eines extrafaszikular dauernd tätigen Kambiums entstanden sein soll, teilweise aufgegeben und wenigstens für je einen Vertreter dreier Gattungen der wahre Sachverhalt erkannt. MOROT [18] p. 240—243, 278, 279, 283 u. 284 gelingt es erst, für alle von ihm untersuchten Amarantaceae zu zeigen, dass:

a. im Gegensatz zu DE BARY [2] p. 607 u. 608 die Entwicklung der überzähligen Bündel in der Wurzel wie im Stengel in derselben einheitlichen Art und Weise erfolgt, dass:

b. der extrafaszikulare Dickenzuwachs mehreren sukzessiv erscheinenden generativen Zonen, die gleich normalen Kambien nach innen Hadrom nebst Zwischengewebe und nach aussen Leptom nebst eben solchem erzeugen, seine Bildung verdankt und dass:

c. wie bereits erwähnt, die sukzessiven extrafaszikularen Kambien vom primären Perizykel, beziehungsweise Deszendenten desselben sich ableiten (vergl. MOROT [18] Fig. 47 Tafel XIV).

Die Entstehung dieser sukzessiven, später erscheinenden und weiter

abliegenden Kambien denkt MOROT [18] p. 284 sich folgendermassen. Damit neue Bündel sich weiter aussen bilden können, sagt er, ist es nötig, dass sich zum Beispiel ausserhalb der ersten Bündelzone eine neue generative Schicht konstituiere. Diese taucht im sekundären Perizykelparenchym auf, entweder ohne mit der nächstinneren in irgend welcher Beziehung zu stehen oder aber, was häufig zutrifft, mit der nach innen folgenden Kambiumzone mehr oder weniger zahlreiche Berührungspunkte aufweisend. In diesem Fall organisieren sich nach MOROT [18] p. 284 über den Leptompartien Kambiumbogen, die seitlich auswachsen und mit den interfaszikularen Abschnitten des nächstälteren extrafaszikularen Kambiums in Verbindung treten. Diese sollen ihre Aktivität bewahren, während die faszikularen Partien desselben Kambiums erlöschen und durch die ausserhalb der Siebteile auftretenden Meristembogen ersetzt werden, die gewissermassen die einzelnen interfaszikularen, dauernd tätigen Kambiumfragmente verbindende Brücken darstellen. Diese Erscheinung, glaubt MOROT [18] p. 284, habe seinerzeit zur Annahme einer dauernd extrafaszikular tätigen, nach innen Bast wie Holz erzeugenden Meristemschicht geführt. Während HÉRAIL [12] p. 245 an anderen Arten die Resultate von MOROT [18] p. 283 u. 284 im allgemeinen bestätigt fand, widerspricht er ihm gerade in diesem Punkt insofern, als er angibt, nie beobachtet zu haben, dass das neue Kambium zuerst über der Mitte der Leptompartien auftrete, um sich, seitlich ausbreitend, alten interfaszikular gelegenen Kambiumstücken anzuschliessen. Nach ihm nimmt das neue Kambium zumeist auf der einen Seite eines Siebteiles den Ursprung und wandert von hier aus über diesen hinweg, bis auf dessen entgegengesetzte Seite, wo es mit dem zwischen zwei benachbarten Leitbündeln noch tätig bleibenden Kambium sich verschmilzt (vergl. HÉRAIL [12] Fig. 16). Auf diese Weise wäre wiederum dem Perizykelkambium eine gewisse Kontinuität gewahrt.

Hauptsächlich bei Vertretern des von mir aufgestellten *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze Typus, aber durchaus nicht allein auf diese beschränkt, erscheinen die Anfänge der neuen Kambien, wie MOROT [18] p. 284 erwähnt, über der Mitte von Siebteilen, um von hier aus beidseits auszuwachsen. Doch münden sie nicht, wie er angibt, in die interfaszikularen, noch tätigen Partien des nächstälteren Perizykelkambiums ein, sondern keilen, wie dies im Abschnitt b vorliegenden Kapitels dargetan wurde, in das von diesem Kambium nach aussen abgeschiedene radiale Zwischengewebe aus. Dieses ist ein bis drei Zellen mächtig und verrät noch deutlich durch die Gestalt und Anordnung seiner Zellen seine kambiale Herkunft. Wenn das über den Siebteilen sich bildende Kambium deren seitliche Ränder erreicht hat, wird von

hier aus auch dieses radiale Zwischengewebe, das sekundärem, tertiärem etc. Perizykelparenchym entspricht, zumeist in seiner äusseren Schicht, von tangentialen Teilungen erfasst. Auf diese Weise schliessen sich die verschiedenen Kambien über den radialen Zwischengewebestreifen zu grösseren Bogen oder fast vollkommenen Kreisen, die aber, entgegen MOROT [18] p. 284, keine Reste älterer Kambien enthalten. Der Umstand, dass zur Zeit des Auftretens des neuen Kambiums im interfaszikularen Gebiete die wenigen Zellen des nach aussen abgeschiedenen radialen Zwischengewebes noch ihren tangential gestreckten Charakter aufweisen und noch in ungestörter Lagerung sich finden, erschwert es oft sehr, namentlich beim Mangel geeigneter Entwicklungsstadien, den wahren Sachverhalt zu erkennen. Noch weniger leicht fällt dies bei meinem *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. Typus, wo namentlich bei Beschränkung der Betrachtung auf den ersten und zweiten extrafaszikularen Zuwachs, zufolge des Auftretens scheinbar normalen sekundären Dickenwachstums, die Versuchung nahe liegt, kontinuierlich tätige interfaszikulare Kambiumstücke anzunehmen. Hier erscheinen die interfaszikularen Kambiumfragmente, besonders beim ersten extrafaszikularen Zuwachs, oft tief zwischen den benachbarten Bündeln und schreiten nach aussen, noch ehe über den Siebteilen die Bildung von Kambien anhebt, was neben oben bereits angegebenen Momenten dazu geführt haben mag, diese Teile des Perizykelkambiums als dauernd tätig anzusehen. In dem Mass, als sie zwischen den Leptomgruppen nach aussen abrücken, bemächtigen sich jedoch in ihren Randpartien tangentiale Teilungen des die Siebteile überlagernden Perizykels. Diese treffen sich über deren Mitte und fassen so die zuerst entstandenen interfaszikularen Kambiumstücke zu oft weit dahinziehenden Kambiumbogen zusammen. In diesem Sinn wäre die Auffassung von HÉRAIL [12] p. 245 zu korrigieren. Im übrigen erfolgt die Bildung der extrafaszikularen Kambiumzonen durchaus nicht, wie MOROT [18] p. 284 und HÉRAIL [12] p. 245 glauben, in einheitlicher Art und Weise, sondern nach recht verschiedenen Modalitäten. Entweder entstehen die ersten Teilungen über den Siebteilen, von wo sie sich nach beiden Flanken ausbreiten, bis sie sich in der Mitte über dem radialen Zwischengewebe treffen und eine einheitliche Kambiumzone bilden, oder sie treten gerade zunächst hier auf und gelangen über den Siebteilen zum Kontakt. Nicht selten kommt es vor, namentlich bei Vertretern des *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze Typus, dass die Teilungen vornehmlich über Lücken des nächstinneren Ringes beginnen und die Kambiumbildung von hier über die Siebteile der Leitbündel hinweg nach beiden Seiten sich ausdehnt (vergl. Fig. 7—12 Tafel III).

Den Verhältnissen im Zentralzylinder schenken MOROT [18] p. 283 und HÉRAIL [12] p. 245, da sie ihnen keine weitere Bedeutung beimessen, kaum Beachtung. MOROT [12] p. 240 erwähnt zwar beiläufig, dass er, allerdings zeitlich begrenztes, normales sekundäres Dickenwachstum aufweise, im übrigen aber beschränken sich die beiden Forscher auf den extrafaszikularen Zuwachs, dessen Entwicklung nach HÉRAIL [12] p. 246, der die Arbeit von MOROT [18] p. 283 u. 284 kennt, nach zwei Typen geschehen soll.

1. Typus. Die extrafaszikulare Dickenzunahme wird durch mehrere sukzessive Meristeme vermittelt, die durchaus unabhängig voneinander sein können oder aber in interfazsikular gelegenen, dauernd tätigen Kambiumstücken mehr oder weniger zahlreiche Berührungspunkte miteinander aufweisen (vergl. MOROT [18] p. 284 und HÉRAIL [12] p. 246).

2. Typus. Es ist ein und dasselbe Meristem, das nach aussen eilt.

Wie HÉRAIL [12] p. 246, ohne im Text ihn zu belegen, zur Aufstellung seines zweiten Typus gelangt, begreife ich nicht; vielleicht, dass er ihn einfach von DE BARY [2] p. 608 übernommen hat. Vom Untersuchungsmaterial wurde in der Arbeit von MOROT [18] p. 279 *Amarantus hybridus* L., (*A. speciosus* Sims =) *A. paniculatus* L., *Achyranthes argentea* L., *Celosia argentea* L. und *Iresine Lindenii* van Houtte, in der von HÉRAIL [12] p. 246 *Amarantus glomeratus* Pospichal, *Bosea Yervamora* L., (*Deeringia celosioides* R. Br. =) *D. baccata* (Retz.) Moq. und *Iresine celosioides* L. erwähnt.

Die drei im selben Jahr erschienenen Publikationen von HÉRAIL [12] p. 245, MOROT [18] p. 283 und SOLEREDER [22] p. 210 sind mit einer Ausnahme die letzten, die zusammenfassend das anormale sekundäre Dickenwachstum der Amarantaceae besprechen. Auf sie folgen Arbeiten, die sich nur mit einer oder zwei Arten befassen und die deshalb, trotz ihrer Bedeutung für die Amarantaceae-Literatur, nicht geeignet waren, sich allgemein theoretisch auszuwirken.

In seiner Dissertation über den Bau des Holzes einiger Lianen beschreibt WITTE [34] p. 13 u. 24 die Struktur der Stengel von *Chamissoa altissima* Nees et Mart. und *Iresine elatior* Rich. In der Deutung der Verhältnisse, wie sie die Sprossachse von *Chamissoa altissima* Nees et Mart. bietet, deren Blattspuren ähnlich wie bei *Amarantus*-Arten im Mark zerstreut auftreten, hält sich WITTE [34] p. 14 ganz an CRÜGER [5] p. 164. Er nimmt zur Erklärung des extrafaszikularen Zuwachses ein dauernd tätiges Kambium an, das, indem es nach aussen abrückt, auf seiner inneren Seite im Kreis geordnete Prokambiumbündel erzeugt, in diesen eine Kambiumschicht zurück-

lassend. Für *Iresine elatior* Rich. erwähnt WITTE [34] p. 25, 26. u. 28 einen ganz eigenartigen Bau der Achse, wie er sonst in der Familie der Amarantaceae nicht vorzukommen pflegt. Er schreibt: „Indem der sekundäre Zuwachs der meisten Arten der Amarantaceae innerhalb der ringsum gehenden aktiven Kambiumzone mehr als einen Kreis kollateraler, begrenztes Wachstum zeigender Gefässbündel enthält, welche in ein sogenanntes interfaszikulares oder Zwischengewebe eingesetzt sind, schliesst der Holzkörper von *Iresine elatior* Rich. sich in seinem Aufbau ganz dem normalen dikotylen Typus an. Eine Anomalie der Gewebeteilung liegt in der Eigentümlichkeit des Holzes, dass es Holz, Kambium und Bastring in der normalen Stellung und ohne besondere bemerkenswerte Gestaltungsverhältnisse entwickelt, im sekundären Bast aber keine Siebröhren bildet, dass letztere vielmehr mit zartem Parenchym zu Strängen vereinigt im Holzkörper enthalten sind.“ Was WITTE [34] p. 25 hier als sekundären Bast bezeichnet, dürfte wohl das innerste, parenchymatisch ausgebildete tangentielle Zwischengewebe sein. Weiter führt er p. 25 u. 26 aus: „Bei eintretendem sekundärem Zuwachs beginnt auch zu gleicher Zeit ein Auftreten des siebröhrenführenden Gewebes. Dieses zarte, dem Plerom angehörende Gewebe ist in der derben Holzmasse verteilt in Form von platten Strängen. Dieselben stellen auf Querschnitten konzentrisch verlaufende Zonen dar, welche dem Holzkörper eingesetzt sind. Bei späterem, sekundärem Zuwachs treten diese Zonen mehr und mehr miteinander in Verbindung und zeigen, dass bei später erfolgnder Dickenzunahme des Holzkörpers abwechselnd konzentrische Zonen von siebröhrenführendem Gewebe und derben Holzpartien folgen. Diese Zonen von unverholzten Elementen schwanken bezüglich ihrer Breite sehr, sind aber durchschnittlich schmaler als die mit ihnen abwechselnden Holzpartien.“ Bezüglich der Entstehung dieser „holzständigen Siebstränge“ gibt er p. 28 an, dass sie von der Kambiumzone nach innen abgeschieden werden. Offenbar nimmt er auch für *Iresine elatior* Rich. ein dauernd tätiges und allein nach innen produzierendes Kambium an. Wie er sich dieses entstanden denkt, bleibt ungewiss; ebenso ist die Art und Weise seiner Funktion recht wenig klar. Dass WITTE [34] p. 24—30 die tatsächlichen und für die Amarantaceae typischen Strukturverhältnisse der Achse von *Iresine elatior* Rich., bestehend aus konzentrischen extrafaszikularen Bündelzonen, nicht erkannte, liegt wohl hauptsächlich in der stereomatischen Ausbildung des tangentialen Zwischengewebes begründet; erschwerend mag auch der Umstand gewirkt haben, dass ihm nur getrocknetes Material zur Untersuchung vorlag und dass er die im Vorjahr er-

schienenen Arbeiten von HÉRAIL [12] p. 245, MOROT [18] p. 283 und SOLEREDER [27] p. 210 nicht kannte.

HOULBERT [13] p. 66—69, Fig. 1 u. 4 Tafel IV, der (*Rodetia Amherstiana* DC.=) *Bosea Amherstiana* (Moq.) Hooker studierte, fasst die extrafaszikularen Verdickungsringe wahrscheinlich als das Produkt sukzessiver Kambiumzonen auf; seine diesbezüglichen Äusserungen sind aber nicht positiv.

SCHENCK [24] p. 49—53, Fig. 6—9 Tafel I untersuchte *Hebanthe holosericea* Mart. und *H. pulverulenta* Mart., zwei zu meinem *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. Typus gehörende Arten. Er bewertet die Verhältnisse durchaus richtig, indem er die zwischen den Leitbündeln des Zentralzylinders eingeschalteten, interfaszikularen Kambiumstücke als aus dem Perizykel hervorgegangen ansieht und demnach nicht, wie das so oft geschah und noch geschieht, bei Vertretern dieses Typus von normalem, allerdings zeitlich beschränktem sekundären Dickenwachstum des Zentralzylinders spricht. Nachstehend seien seine diesbezüglichen Ausführungen wiedergegeben. „Der junge Stengel von *Hebanthe holosericea* Mart. zeigt bis zu einem gewissen Stadium normalen Bau. Im Umkreis des Markes sehen wir eine grössere Anzahl primärer Gefässbündel mit wohlentwickeltem Siebteil. Das Kambium dieser Bündel stellt frühzeitig seine Tätigkeit ein. Seitlich werden diese Bündel durch interfaszikulare Holzbildung zu einem geschlossenen Gefässbündelring verbunden, an dessen Aussenseite ein Kambium die weitere Verdickung durch Anlagerung neuer Holzelemente besorgt. Das Kambium des interfaszikularen Holzes geht aus dem Perizykelparenchym hervor, setzt sich auch über die Aussenseite der Siebteile der primären Gefässbündel fort und erzeugt hier ebenfalls Holzelemente nach innen, so dass also die Siebteile bald vollständig von Holz eingeschlossen erscheinen.“ „Der Einschluss der primären Siebteile durch Holzelemente, die an der Aussenseite derselben von einem Perizykelkambium angelegt werden, ist der erste Schritt zu der anormalen Struktur des Stammes. Dieses Kambium erzeugt gleichzeitig nach aussen eine schmale, nicht regelmässig verlaufende und durch Markstrahlen unterbrochene Zone von Siebteilen und stellt dann seine Tätigkeit ein, um von einem ausserhalb dieser Siebzzone im Perizykelparenchym entstandenen, neuen Kambium abgelöst zu werden. Dieser Prozess schreitet sukzessiv nach aussen fort und so kommt die Struktur des Stammes zustande.“ Ähnlich gestaltet sich nach SCHENCK [24] p. 52 auch die Entwicklung von *Hebanthe pulverulenta* Mart., nur dass die Apposition der neuen Holzringe nicht in ganz regelmässiger Anordnung stattfindet und diese Art marktändige Bündel aufweist.

Die letzte Arbeit, die sich mit der eigentümlichen Achsenstruktur der Amarantaceae überhaupt befasst, stammt von NEMNICH [19] p. 1—36, Fig. 1—3. Er unterscheidet p. 14—16 zwei Typen, nach denen in dieser Familie das Dickenwachstum zu geschehen pflegt. Diese differieren allein darin, dass im Zentralzylinder des einen anfänglich ein primärer Bündelring mit normalem Kambium und normalem Sekundärzuwachs auftritt, das dem andern fehlt. In beiden Fällen wird das extrafaszikulare Dickenwachstum durch ein dauernd tätiges Kambium vermittelt, das, nach aussen schreitend, mit seiner Innenseite Zwischengewebe und darin eingebettete kollaterale Leitbündel erzeugt. Über ihre Bildungsweise äussert er sich jedoch recht wenig klar. Die Art, nach der das Dickenwachstum erfolgt, soll nach NEMNICH [19] p. 19 u. 20 mit der systematischen Stellung der betreffenden Spezies übereinstimmen. So beobachtete er seinen ersten Typus, der sich im Zentralzylinder durch den Mangel normalen sekundären Dickenwachstums auszeichnet, bei Vertretern der Celosieae, zum Beispiel der Gattung *Celosia* sowie bei Vertretern der Amarantinae, zum Beispiel den Gattungen *Acnida*, *Amarantus* (= *Albersia*, *Euxolus*, *Scleropus*), *Bosea* und *Chamissoa*, den zweiten Typus, mit zeitlich beschränktem normalem sekundären Dickenwachstum bei Arten der Achyranthinae, zum Beispiel den Gattungen *Achyranthes* und *Pupalia* und andererseits bei solchen der Gomphreneae, zum Beispiel den Gattungen *Alternanthera*, *Froelichia* und *Gomphrena*. Diese Einteilung fällt natürlich dahin, da sie ja auf unrichtiger Auffassung bezüglich der Entwicklung der Sprossachse beruht. Eine Kongruenz zwischen dem Dickenwachstum und der Einordnung der Spezies in das System der Familie konnte ich nicht beobachten. Nachstehend seien die Arten aufgeführt, die von NEMNICH [19] p. 22—36 untersucht und speziell beschrieben wurden. *Achyranthes argentea* L., (*A. virgata*, wohl = *Celosia virgata* Jacq.; *Acnida cannabina* L.; (*Albersia Blitum* Kunth = *Amarantus ascendens* Loisl., (*A. livida* Kunth = *Amarantus lividus* L.; *Alternanthera ficoidea* (L.) Roemer et Schultes, *A. procumbens* (Zucc.) Roemer et Schultes, *Amarantus albus* L., *A. atropurpureus* Roxb., *A. caudatus* L., *A. melancholicus* L., *A. paniculatus* L., *A. retroflexus* L., *A. spinosus* L., *A. tenuifolius* Willd., *A. tricolor* L., *A. tristis* L., neben verschiedenen Gartenformen; *Bosea Yervamora* L.; *Celosia cristata* L.; *Chamissoa pyramidalis* (Burm.) Moq.; *Deeringia baccata* (Retz.) Moq.; (*Euxolus lividus* Moq. = *Amarantus lividus* L., (*E. emarginatus* A. Br. et Bouché = *A. acutilobus* Uline et Bray; *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq. *F. gracilis* (Hooker) Moq.; *Gomphrena decumbens* Jacq., *G. globosa* L.; (*Hoplotheka interrupta* Nutt. = *Froelichia interrupta*

(L.) Moq.; *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq.; (*Scleropus amaranthoides* Schrader =) *Amarantus crassipes* Schlechtend.

In der systematischen Anatomie der Dikotyledonen zählt SOLE-REDER [28] p. 734 u. 738, Fig. 157 A u. B die Gattungen auf, in denen die anormalen Strukturen nachgewiesen wurden und erwähnt dabei *Achatocarpus*, welches Genus heute zwar den *Phytolaccaceae* zugezählt wird, und *Cladotrix* als Gattungen, die, eine Ausnahme bildend, zum normalen Dikotyledonen-Typus gehören. Er geht in diesem Werk nicht näher auf das Zustandekommen der Anomalien ein und verweist diesbezüglich auf seine frühere Arbeit: Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den Dikotyledonen. WAGER [33] p. 783 schildert die Verhältnisse bei *Amarantus spinosus* L. Wahrscheinlich fasst er das anormale sekundäre Dickenwachstum als durch einen dauernd tätigen Meristemring hervorgerufen auf; denn er erwähnt, dass neue Bündel auf der Innenseite eines solchen gebildet werden.

Eingehender beschäftigt sich GRAVIS [10] p. 26—29, Fig. 43—49 Tafel X—XII mit dem Dickenwachstum der Wurzel und Sprossachse von *Amarantus caudatus* L. Er beschreibt p. 24, wie an der Peripherie des Markes, das hier lang seine meristematische Beschaffenheit bewahrt und durch in verschiedener Richtung erfolgende Teilung und nachträgliche Dehnung der Zellelemente sich vergrößert, Prokambiumstränge auftreten. Sie stellen die Anlagen von Blattspuren sowie Bündeln, die die Achsel sprosse versorgen, dar und wachsen durch ein eingeschaltetes faszikulares Kambium in die Dicke. Doch ist diese ihre Zunahme beschränkt, da ihr Kambium bald seine Produktion einstellt und die Zellen des Grundgewebes, in ihren Teilungen gleichfalls aussetzend, in den Dauerzustand übergehen. Ungefähr zu dieser Zeit hebt das sekundäre anormale Dickenwachstum an. In dem zwischen den peripher gelegenen Bündeln des Zentralzylinders befindlichen Perizykel treten zunächst, erst etwas später auch in den deren Siebteile überdeckenden Perizykelabschnitten, tangentielle Teilungen auf, aus denen ein kreisförmig geschlossenes Kambium resultiert, das gleich einem normalen Kambium nebst Zwischengewebe kollateralen Leitbündeln den Ursprung gibt (vergl. GRAVIS [10] p. 25, Fig. 43—46 Tafel X u. XI.) Durch diese akzessorischen Stränge wird die generative Zone selbst in faszikulare und interfaszikulare Abschnitte gegliedert. Das faszikulare Kambiumstück ist nicht unbegrenzt tätig. Seine Aktivität verringert sich, und bald treten über dem Leptom, im sekundären Perizykelparenchym, tangentielle Teilungen auf. Die interfaszikulare Kambiumzone rückt gleichfalls nach aussen ab,

wo sich aus den faszikularen und interfaszikularen Kambiumfragmenten eine neue kambiale Zone konstituiert. Hier ist die Schilderung, die GRAVIS [10] p. 26 u. 27 gibt, etwas ungenau. Es geht aus ihr nicht klar hervor, ob er, ähnlich wie MOROT [18] p. 284, die interfaszikularen Kambiumfragmente als dauernd tätig auffasst oder nicht. Aus seinen Fig. 48 u. 49 Tafel XII möchte ich eher auf die erstere der Anschauungen schliessen, die allerdings, wie ich in dieser Arbeit dargetan habe, den tatsächlichen Verhältnissen nicht entspricht. Dauernd tätig würden diese interfaszikularen Kambiumstücke ohnehin nicht sein, auch wenn sie, wie diese beiden Forscher annehmen, stetig nach aussen schreiten sollten, weil sie eben in weiterabliegenden Kreisen oft statt radiales Zwischengewebe Leitbündel erzeugen und in diesem Fall durch ein über dem Leptom sich neu bildendes Kambium ersetzt werden müssen. In der Wurzel fand GRAVIS [10] p. 28 u. 29, Fig. 53—58 Tafel XIV die Mechanik des anormalen sekundären Dickenwachstums gleich wie im Stengel.

CHODAT ET REHFOUS [4] p. 265—269, Fig. 14—19 beschreiben *Alternanthera aquatica* (Parodi) Chodat und *A. philoxeroides* (Moq.) Griseb. und erwähnen, dass bei ihnen das anormale sekundäre Dickenwachstum den für *Amarantaceae* typischen Verlauf nimmt.

Von referierenden Werken seien SCHINZ [25] p. 92 u. 93 sowie PFEIFFER [21] p. 142 genannt.

In den botanischen Lehrbüchern für Hochschulen finden sich bezüglich des Dickenwachstums der *Amarantaceae* die verschiedensten Ansichten vertreten, die hauptsächlich auf de BARY [2] p. 607 und MOROT [18] p. 240 zurückgehen. BONNIER et LECLERC du SABLON [3] p. 229, 367 u. 985 zum Beispiel unterscheiden betreffend des extrafaszikularen Dickenwachstums zwei Typen, zwischen denen sich gewisse Arten der *Amarantaceae* intermediär verhalten sollen. Für den einen Fall nehmen sie ein dauernd tätiges, mehr oder weniger ganze Kreise bildendes extrafaszikulares Kambium an, für den anderen mehrere sukzessiv erscheinende und wieder erlöschende generative Zonen. Nach FITTING [8] p. 130 besitzt der Zentralzylinder der *Amarantaceae* ein allerdings zeitlich beschränktes, normales sekundäres Dickenwachstum; der extrafaszikulare Zuwachs geschieht durch aufeinanderfolgende, nur vorübergehend funktionierende Kambien. HABERLANDT [11] p. 652 hält sich ganz an MOROT [18] p. 283 u. 284, und PAX [20] p. 121 schliesslich gibt für die *Centrospermae* ein oder mehrere, in der Rinde entstehende Folgeristeme an.

Es ist vielleicht hier der Ort, kurz auf die Ursachen und die physiologische Bedeutung der anormalen Struktur der *Amarantaceae*

einzutreten. Bereits REGNAULT [22] p. 153 fragt nach ihr, ohne jedoch eine Lösung zu versuchen. De BARY [2] p. 27 dagegen erblickt im anormalen Bau eine in irgend einer Epoche der phylogenetischen Entwicklung geschehenen Anpassung, die nicht mehr auf ihre Ursachen zurückgeführt werden kann und von Generation zu Generation vererbt, heute einen unerklärlichen Charakterzug der Familie darstellt. Anders HABERLANDT [11] p. 644, der diese eigentümlichen Strukturen als sogenannte Konstruktionsvariationen auffasst. Er schreibt: „Von vornherein sind nämlich sehr verschiedene Arten des Dickenwachstums denkbar und möglich. Ihre Realisierbarkeit hängt in um so höherem Grad von ihrer Zweckmässigkeit ab, je grössere und mächtigere Pflanzenformen das sekundäre Dickenwachstum erzielen soll. Fällt aber diese letzte Forderung hinweg, handelt es sich nicht um den Aufbau grösserer Holzgewächse, so genügen den geringeren Ansprüchen auch solche Typen des Dickenwachstums, die verglichen mit dem normalen Typus von minderer Zweckmässigkeit sind. So kommt es, dass bei verschiedenen krautartigen Pflanzen und kleineren Sträuchern der Variabilität des Dickenwachstums ein verhältnismässig weiter Spielraum gelassen ist. Es kommen verschiedene Konstruktionsvariationen zustande, die in physiologischer Hinsicht so ziemlich gleichwertig sind.“ Dass es sich hier tatsächlich um keine Anpassungserscheinungen, sondern Konstruktionsvariationen handelt, geht nach ihm p. 652 auch daraus hervor, dass die in Rede stehenden Anomalien innerhalb kleinerer systematischer Einheiten variieren, ohne dass hierfür eine Verschiedenheit der biologischen Verhältnisse als Grund anzugeben wäre. Auf demselben Standpunkt steht auch SCHENCK [24] p. 53, der die Struktur der von ihm untersuchten kletternden Arten der Gattungen *Aerua*, *Celosia*, *Chamissoa*, *Deeringia* und *Hebanthe* nicht ohne weiteres als spezielle Anpassung an ihre Lebensweise gelten lässt. Meiner Ansicht nach ist das Primäre die Struktur, die all die verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten eines pflanzlichen Individuums in sich birgt. So bietet zum Beispiel die Einbettung der festen Holzstränge, wie SCHENCK [24] p. 53 sagt, in ein weiches Zwischengewebe Gewähr für grosse Biegsamkeit und Torsionsfähigkeit eines Stammes. Derart gebauten Pflanzen steht daher in dieser Beziehung der Übergang zur kletternden Lebensweise, die ohne Zweifel abgeleitet ist, offen, und sie werden ihre vorteilhafte Struktur weiter beibehalten, wenn nicht noch stärker ausprägen. Tatsächlich ist das Zwischengewebe bei den von SCHENCK [24] p. 49—53 untersuchten Lianen aus der Familie der Amarantaceae parenchymatisch ausgebildet. Die von mir untersuchten nicht kletternden *Aerua*- und *Celosia*-Arten weisen

zwar stereomatisches tangenciales und radiales Zwischengewebe auf, wie die meisten Vertreter trockener Standorte, nicht aber *Deeringia baccata* (Retz.) Moq. (Fig. 23 Tafel IX). Es wäre interessant, noch weitere Vertreter dieser Gattungen daraufhin zu prüfen. Was die Bedeutung der namentlich bei Arten der Gattung *Amarantus* im Mark zerstreut liegenden Leitbündel betrifft, so führt UNGER [21] p. 131 auf sie die Erscheinung zurück, dass bei Entrindung unterhalb der Zweigspitze und Entfernung der Blätter dieselbe nicht abstirbt, sondern fortwächst, da sie gleichwohl durch die markständigen Bündel mit Wasser und Nährstoffen versorgt wird. Die meisten Arten mit markständigen Leitbündeln besitzen ein recht kräftig entwickeltes Leitungssystem. Es mag daher auch ein gewisser Platzmangel die Verlagerung der Leitungsstränge ins Mark begünstigt haben.

II. Der Leitbündelverlauf.

a) Der Leitbündelverlauf im Zentralzylinder.

Bei *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze stehen bei kreuzgegenständiger Insertion der Blätter die Leitbündel im Kreis angeordnet um das Mark (vergl. Fig. 17 Tafel V). Auf Querschnitten mitten durch die Internodien sind es gewöhnlich deren zwölf, von denen zwei gegenüberliegende durch ihre Grösse auffallen. Diese behalten im beigegebenen Querschnittsbild, durch Schraffur besonders hervorgehoben, die Transversale besetzt und stellen die vereinigten Blattspuren dar, die im zweiten Knoten oberhalb der Schnittstelle in die Sprossachse traten. Nach der Terminologie von GRAVIS [10] p. 7 wären sie als Anastomosenbündel zu bezeichnen. Den übrigen Teil des Kreisumfanges haben die noch getrennt verlaufenden, im nächstoberen Knoten in den Stengel mündenden fünf Blattspuren inne, unter denen jeweilen die mittleren drei Stränge, 1 und 2, durch ihre kräftigere Ausbildung von den beiden äussersten, nämlich 3, sich abheben. In tieferen, direkt oberhalb des nächstunteren Knotens geführten Schnitten lässt sich eine Spaltung der Anastomosenbündel feststellen und beobachten, wie die beiden Spalthälften, je mehr sich die Schnitte dem Knoten nähern, seitlich auseinanderweichen (Fig. 17 b-f Tafel V). Während dieses ihres Abrückens nehmen sie die aus dem Achselspross eintretenden Leitbündel in sich auf und schaffen gleichzeitig für die aus den Blättern ankommenden, den Stengel bis zum nächsten Knoten getrennt durchlaufenden fünf Blattspuren Platz. Je weiter die Schnitte vom Nodium nach unten sich entfernen, um so mehr greifen die neu eintretenden Blattspuren um sich und drängen gewissermassen die Anastomosenbündel nach den Flanken ab. In dem Mass, als dies ge-

schiebt, verschmelzen sie mit den aus dem nächst höher gelegenen Internodium getrennt herniedersteigenden Blattspuren, in von aussen nach innen gerichteter Reihenfolge, bis sie von beiden Seiten her auf die mittlere derselben aufgeschlossen, wieder einen einheitlichen Strang bilden, der sämtliche Leitbündel der Blätter und ihrer Achselspresse in sich vereinigt. Diese Anastomosenbündel besitzen zu denen des vorausgegangenen Internodiums dekussierte Stellung. Sie teilen sich ganz gleich wie diese über dem nächstunteren Knoten und verschmelzen mit den aus den Achsel sprossen in den Stengel einbiegenden Leitbündeln. Diese schmiegen sich wieder ihrerseits an die vom nächstoberen Internodium herunterkommenden, nun vereintläufig werdenden Blattspuren an und gehen in ihnen auf, während neue Blattspuren die Sprossachse betreten. Dasselbe Bild, das in den Fig. 17 a — g Tafel V festgehalten ist, wiederholt sich von Nodium zu Nodium. Durchaus gleichen Leitbündelverlauf wie *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze weisen *Alternanthera polygonoides* (L.) R. Br., *A. spinosa* (Hornem.) Roemer et Schultes und *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. auf, und dies, trotzdem sie einem anderen Entwicklungstypus angehören, da der Leitbündelverlauf eben hauptsächlich durch die Blattstellung bedingt wird.

Eine Variation des vorliegenden Typus findet sich bei *Achyranthes argentea* L., *A. crispa* Desf., *Cyathula globolifera* (Bojer) Moq. und *C. cf. Schimperiana* (Hochst.) Moq. verwirklicht, bei welchen Arten, bei sonst mit *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze absolut gleichem Bündelverlauf, die Anastomosenbündel mehr oder weniger tief ins Mark vordringen (Fig. 26 Tafel X; vergl. NEMNICH [19] p. 30). *Alternanthera sessilis* (L.) R. Br. nimmt in dieser Beziehung eine Zwischenstellung ein, indem sich bei ihr dieselben nur wenig, kaum drei Zellen weit von der Peripherie des Markes entfernen. Der Verlauf der Blattspuren im ersten von ihnen durchheilten Internodium ist selten derart gestreckt wie beim Typus selbst. Oft spalten sie sich kurz nachdem sie in die Sprossachse eintraten, um sich weiter unten wieder zu vereinigen, oder benachbarte Bündel legen sich für kurze Strecken seitlich aneinander und durchziehen zeitweise gemeinsam das Internodium.

Eine Sonderstellung innerhalb des Typus besitzt *Cyathula geniculata* Lour., wo nicht nur die Anastomosenbündel, sondern gleich nach ihrem Uebertritt in den Stengel auch die mittlere der Blattspuren sich ins Mark verlagert, während die seitlichen randständig bleiben (Fig. 27 Tafel X).

Einen etwas anderen Modus, bei ebenfalls kreuzgegenständiger

Blattinsertion, verkörpert *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq. Auf dem in mittlerer Höhe eines Internodiums ausgeführten, mehr oder weniger quadratischen Querschnitt nehmen die Blattspuren der beiden opponierten Blätter nicht wie bei *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze fast den ganzen Umfang ein, sondern beschränken sich beinahe auf die Seiten ihrer Anheftung und überlassen die angrenzenden Seiten den hier nicht bloss in Einzahl vorkommenden Anastomosenbündeln (Fig. 18 Tafel VI). Gewöhnlich treten fünf Blattspuren in den Stengel ein, die, nachdem sie ein Internodium getrennt durchzogen, mit Ausnahme der mittleren, vereintläufig werden, so dass alsdann unterhalb des ersten Knotens je die mittlere Blattspur, flankiert von zwei Anastomosenbündeln, nach unten zieht. Auf ihrem Weg splittern die Anastomosenbündel oft kleinere Stränge ab, die sich aber gewöhnlich bald wieder mit ihnen vereinigen. Dicht über dem nächst unteren Knoten spaltet sich die von den Anastomosenbündeln eingerahmte mittlere Blattspur in zwei Hälften, die voneinander weichend, mit den benachbarten Anastomosenbündeln in Verbindung geraten und in ihnen aufgehen (Fig. 17 b u. c Tafel V). Gleichzeitig rücken auch die Anastomosenbündel selbst seitlich ab, wodurch sie, nachdem sie die Leitbündel des Achselsprosses in sich aufnehmen, den neu eintretenden Blattspuren Raum geben. Auf ihrer Wanderung nach der ihnen anliegenden Seite verschmelzen sie zunächst mit der äussersten und hernach mit der zweitäussersten der hier vom nächstoberen Internodium niedersteigenden Blattspur; nur die mittlere allein zieht unbehindert bis zum unteren Knoten, wo sie endlich auch in bereits beschriebener Weise sich den vereintläufigen Bündeln anschliesst. So zeigt der Querschnitt durch das untere Internodium wieder das gleiche Bild wie der durch das obere, nur mit dem Unterschied, dass es gegenüber diesem um neunzig Grad gedreht erscheint. Diesem eben besprochenen Modus gehören weiter *Gomphrena decumbens* Jacq. und *G. globosa* L. an, während *Aerua sanguinolenta* Blume zwischen diesem und dem von *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze vermittelt. Es lässt sich hier nämlich beobachten, wie die beiden Anastomosenbündel der mittleren Blattspur sehr genähert, dieser seitlich oft direkt anlehnen und so hin und wieder mit ihr auf kurze Strecken ihres Verlaufes einen Komplex bilden, der sich aber im Gegensatz zu den tatsächlichen Anastomosenbündeln von *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze, namentlich auf seiner Innenseite, als aus drei Bündeln zusammengesetzt zu erkennen gibt. Theoretisch müsste noch ein Modus existieren, bei welchem alle Blattspuren dekussiert beblätterter Pflanzen zwei Internodien vollkommen getrennt durchlaufen würden, um erst kurz

vor dem Eintritt neuer Stränge in die Achse sich zu Anastomosenbündeln zu vereinigen. Dieses Verhalten würde eigentlich das ursprüngliche darstellen, und alle anderen bis jetzt beschriebenen Fälle wären von ihm abzuleiten. Darnach würde der Modus von *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq. diesem primären Typus am nächsten stehen, *Aerua sanguinolenta* Blume zu dem bereits stärker abgeleiteten von *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze führen und *Alternanthera sessilis* (L.) R. Br. zwischen diesem und dem weiter abliegenden von *Achyranthes argentea* L. vermitteln. Am weitesten von diesem angenommenen Typus entfernt sich *Cyathula geniculata* Lour. mit ihren neben den Anastomosenbündeln gleichfalls ins Mark verlagerten mittleren Blattspuren (vergl. die Erklärungen zu Fig. 28 Tafel X u. Fig. 30 Tafel XI).

Dieser eben erwähnte primäre Typus, den ich wenigstens bei den mir zur Verfügung stehenden Pflanzen mit kreuzweise gegenständigen Blättern nicht beobachten konnte, findet sich bei der wechselständig beblätterten *Deeringia baccata* (Retz.) Moq. verwirklicht (Fig. 19 Tafel VII). Hier steigen die Leitbündel der in $\frac{2}{5}$ Divergenz stehenden Blätter vollkommen getrennt durch fünf Internodien und verschmelzen erst kurz vor der Einmündung neuer Bündel zu auf dem Querschnitt die Grenzen der Blattabschnitte innehaltenden Anastomosenbündeln. Im Knoten spielen sich die Verhältnisse dabei ganz ähnlich ab wie bei *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq., indem die mittlere der drei Blattspuren sich spaltend, die aus dem Achselpross herkommenden Leitbündel aufnimmt. Die beiden Spalthälften weichen mit ihrem Zuzug aus dem Achselpross auseinander, verschmelzen zunächst mit den sie flankierenden Strängen, um, vereint mit diesen, schliesslich in die Anastomosenbündel überzuführen.

Gleich wie *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq. unter den Amarantaceae mit gegenständigen Blättern verhält sich unter denen mit spiraliger Blattanordnung *Pleuropetalum costaricense* Wendl. (Fig. 29 Tafel IX). An der noch unverzweigten Pflanze stehen die Blätter in $\frac{2}{5}$ Divergenz. Aus ihnen treten elf Spuren in den Stengel über, die alle streng sich an die Peripherie des Zentralzylinders halten und während ihres Verlaufes durch die nächstfolgenden fünf Internodien sukzessiv von aussen nach innen mit den die Sektorgrenzen der einzelnen Blätter besetzenden Anastomosenbündeln verschmelzen.

Celosia argentea L., *C. cristata* L. und *Digera alternifolia* (L.) Ascherson leiten zu einem Modus über, der im Grund genommen dem von *Cyathula geniculata* Lour. entspricht, und der sich am prägnantesten bei *Amarantus caudatus* L. und *A. retroflexus* L. ausdrückt (Fig. 20a—e

Tafel VIII). Die Blätter finden sich bei ihnen wieder in $\frac{2}{5}$ Stellung. Die aber von ihnen herkommenden Blattspuren, bei *Amarantus caudatus* L. deren elf, bei den übrigen Arten weniger, dringen bei ihrem Eintritt in die Sprossachse gleich mehr oder weniger tief in das Mark ein und zwar bei *Amarantus caudatus* L. speziell in einer M-förmig gebrochenen Linie, deren Eck- und Endpunkte von den Spuren 1, 2 und 3 eingenommen werden. Die Stränge 4, 5 und 6 dagegen liegen auf einer von 3 fast radial nach aussen führenden Geraden. Durchaus folgerichtig finden sich auch die Anastomosenbündel in das Mark verlagert (vergl. Fig. 2—4 Tafel I). Sie stehen bei *Celosia argentea* L., *C. cristata* L. und *Digera alternifolia* (L.) Ascherson in Einzahl, bei den obigen *Amarantus*-Arten zu drei und mehr hintereinander auf der Sektorgrenze der einzelnen Blätter. Gewöhnlich sind die grösseren, ohne jedoch die Mitte des Markes zu erreichen, innen und die kleineren, die im Absteigen schliesslich in diese übergehen, aussen. Mit diesen Anastomosenbündeln vereinigen sich die Blattspuren ganz allmählich auf ihrem Verlauf durch die nächst unteren fünf Internodien, und zwar so, dass die äusseren an die entfernteren, die inneren an die dem Zentrum des Markes genäherten Anastomosenbündel anlegen. Gleich nach ihrem Eintritt in den Stengel haben diese auch die innersten Bündel der Achselsprosse aufgenommen, während die äusseren, an der Peripherie des Markes verlaufend, oft erst im fünften Internodium mit diesen verschmelzen. Bei der erwähnten *Digera*-Art werden, entgegen *Amarantus caudatus* L., sämtliche Blattspuren, ehe sie die Stelle nächst gleicher Insertion erreichen, oft schon im dritten Internodium vereintläufig. Für *Amarantus caudatus* L. wurde der Leitbündelverlauf von GRAVIS [10] p. 7—23, Fig. 1—40 Tafel I—IX sehr eingehend beschrieben. Seine Resultate habe ich in vollem Umfang bestätigt gefunden, weshalb ich, auf seine Arbeit verweisend, auf weitere Ausführungen verzichten kann.

b) Der Leitbündelverlauf im extrafaszikularen
Zuwachs.

Wie bereits DE BARY [2] p. 610 betont, steht die Zahl der extrafaszikularen Zuwachszonen zu derjenigen der jährlichen Wachstumsperioden in keiner konstanten Beziehung; vielmehr wird innerhalb eines Jahres eine nicht scharf bestimmte Mehrzahl solcher Zonen gebildet. Diese ist in der hypokotylen Region am grössten und nimmt gegen die Wurzel wie die Sprossachse hin mit der Entfernung ganz allmählich ab. Die Blütenstandsachse ist, soweit meine Beobachtungen reichen, immer frei von anormalem sekundären Dickenwachstum. Die einzelnen,

stets auf die Sprossachse beschränkten Zonen stecken wie Zylindermäntel ineinander und keilen sowohl nach oben wie nach unten gegen den die nächstinnere Zone, respektiv den Zentralzylinder umschliessenden Perizykel aus, ohne also mit diesem und unter sich in irgend welchen leitenden Zusammenhang zu treten (vergl. VIRET [32] p. 18—35, Fig. 1—22). Sie sind vollkommen isoliert gegeneinander, und wenn DE BARY [2] p. 610 von die Bündel verbindenden schräg radial verlaufenden Ästen spricht, so kann es sich dabei nur um die im ersten Kapitel bereits besprochenen Streifen radialen, stereomatischen Zwischengewebes handeln, die gewissermassen als Brücken von äusseren nach inneren Verdickungszonen ziehen. Nie aber habe ich gesehen, dass Bündel dieser sukzessiven Zonen von aussen nach innen oder umgekehrt führen und so zwischen diesen einen leitenden Kontakt darstellen würden. Ebenso konnte ich nie beobachten, dass bei Arten mit scheinbar normalem sekundären Dickenwachstum, bei welchen der erste extrafaszikulare Zuwachs stets mehr oder weniger tief zwischen die Bündel des Zentralzylinders eingreift, ein Leitbündelaustausch oder dergleichen zwischen diesen beiden Systemen stattfinden würde. Der Bündelverlauf in den extrafaszikularen Zuwachszonen ist ein gestreckter; Anastomosen in tangentialer Richtung sind wohl weniger häufig als DE BARY [2] p. 610 annimmt.

* * *

Der Leitbündelverlauf im Zentralzylinder der dekussiert wie wechselständig beblätterten Amarantaceae erfolgt nach einem einzigen, allerdings sehr stark variierenden Typus. Es lassen sich nachstehende Fälle unterscheiden:

1. Die Blattspuren wie die Anastomosenbündel verlaufen an der Peripherie des Markes.

2. Die Blattspuren verlaufen an der Peripherie des Markes, während die Anastomosenbündel in dieses verlagert sind.

3. Ausser den Anastomosenbündeln verläuft noch ein Teil der Blattspuren im Mark.

4. Alle Blattspuren sind markständig; nur die Bündel aus den Achselsprossen verlaufen peripher.

In jedem dieser Fälle sind rein theoretisch drei Variationen denkbar:

a. Die Blattspuren verlaufen alle getrennt bis zur Stelle nächstgleicher Insertion.

b. Die Blattspuren verlaufen teilweise getrennt bis zur Stelle nächstgleicher Insertion.

c. Die Blattspuren werden alle schon vor Erreichen der Stelle nächstgleicher Insertion vereintläufig.

Die untersuchten Arten ordnen sich nun folgendermassen in das Schema ein:

1a. *Bosea spec.*, doch ist die Stellung unsicher; *Centemopsis geniculata* (Hiern) Schinz; *Cyphocarpa trichinioides* (Fenzl) Lopr., oder gehört vielleicht 1b an; *Deeringia baccata* (Retz.) Moq., *D. spec.*; *Hermbstaedtia glauca* (Mart.) Moq., Zugehörigkeit jedoch fraglich; *Marcellia denudata* (Hooker) Lopr.; *Psilotus alopecuroides* F. v. Müller, nimmt wahrscheinlich eine Stellung zwischen 1a und 1b ein; *Saltia papposa* R. Br., reiht sich wahrscheinlich hier ein; *Sericorema avolans* Fenzl, *S. remotiflora* (Hooker) Moq.

1b. *Aerua sanguinolenta* Blume; *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq.; *Gomphrena decumbens* Jacq., *G. globosa* L., beide mit Übergang zu 1c; *Hermbstaedtia caffra* (Meisner) Moq., mit Übergang zu 1c; *Leucosphaera Bainesii* (Hooker) Gilg; *Pleuropetalum costaricense* Wendl.

1c. *Centema angolensis* Hooker, mit Übergang zu 1b; *Dasy-sphaera Robecchii* Lopr.; *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze; *Nothosaera brachiata* (L.) Wight; *Pfaffia elegans* Moq.; *Trichinium corymbosum* Gaudich., Stellung jedoch fraglich.

2a. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

2b. *Banalia thyrsiflora* (Wall.) Moq., gehört wahrscheinlich hierher.

2c. *Achyranthes argentea* L., *A. crispata* Desf.; *Allmania nodiflora* R. Br., doch ist die Zugehörigkeit fraglich; *Chinotrix latifolia* Rendle, Stellung unsicher; *Cyathula globulifera* (Bojer) Moq., *C. cf. Schimperiana* (Hochst.) Moq.; *Cyphocarpa orthacantha* (Hochst.) C. B. Clarke; *Nelsia quadrangula* (Engler) Schinz; *Nototrichium fulvum* Schinz; *Nyssanthes diffusa* R. Br., bei welchen zwei letztgenannten Arten die beiden markständigen Anastomosenbündel hin und wieder sich zu einem die Mitte des Markes einnehmenden Strang verschmelzen; *Sericocomopsis pallida* (S. Moore) Schinz.

3a. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

3b. *Pfaffia decipiens* Hooker, jedoch von fraglicher Stellung; *Stilbanthus scandens* Hooker (vergl. Fig. 28 Tafel X u. Fig. 29 Tafel XI).

3c. *Cyathula geniculata* Lour. (Fig. 27 Tafel X); *Sericostachys scandens* Lopr. (Fig. 30 Tafel XI).

4a. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

4b. *Acnida cannabina* L., *A. tamariscina* A. Gray; *Amarantus caudatus* L., *A. paniculatus* L., *A. retroflexus* L.; *Arthroa Leubnitziae* (O. Kuntze) Schinz, ist jedoch vielleicht unter 1b zu stellen; *Celosia argentea* L., *C. cristata* L.; *Chamissoa altissima* Nees et Mart.; *Char-*

pentiera obovata Gaudich., wahrscheinlich hierher gehörend; *Neocentema alternifolia* Schinz, mit Übergang zu 4c.

4c. *Acanthochiton Wrightii* Torrey; *Digera alternifolia* (L.) Ascherson.

Von den anderen in dieser Arbeit erwähnten Arten standen mir nur kleinere Proben zur Verfügung, aus denen der Leitbündelverlauf nicht mit Sicherheit zu erkennen war. Ich kann sie daher nicht in das vorliegende Schema einordnen, wie ich auch nicht anzugeben vermag, ob durch mein Untersuchungsmaterial alle in der Familie realisierten Variationen erfasst wurden.

Der Leitbündelverlauf im extrafaszikularen Zuwachs ist in der Wurzel wie in der Sprossachse gleich.

c) Geschichtliches.

Wie bereits erwähnt, wurde von GRAVIS [10] p. 7—23, Fig. 1—40 Tafel I—IX der Leitbündelverlauf bei *Amarantus caudatus* L. sehr eingehend beschrieben. Weitere dieses Thema betreffende Angaben sind in der Literatur jedoch ausserordentlich spärlich. DE BARY [2] p. 259 führt bezüglich *Amarantus caudatus* L., (*Euxolus emarginatus* A. Br. =) *A. acutilobus* Uline et Bray, (*Euxolus lividus* Moq. =) *A. lividus* L. und *A. retroflexus* L. aus, dass die elf, in der Blattbasis zu einer nach oben konkaven Bogenreihe geordneten Stränge im Knoten steil absteigend auseinander treten, die einen mit den von oben herabsteigenden einen Bündelring bildend, die anderen tiefer in das Mark eindringend. „Innerhalb des Bündelringes kommen dadurch mehrere unregelmässige markständige Ringe zustande, in welchen die zu den einzelnen Blättern gehörenden Stränge gruppenweise genähert sind. Die Mitte des Markes ist bündelfrei. Die medianen Stränge jeder Spur scheinen am tiefsten ins Mark zu dringen. Nach unten werden die Stränge einer Spur, nachdem sie mehrere Internodien eigenläufig durchzogen, vereintläufig.“ Bezüglich der Verteilung im Zentralzylinder unterscheidet DE BARY [2] p. 612 scheinbar markständige von echt markständigen Leitbündeln. Erstere halten die Peripherie des Markes besetzt. Eine Verlagerung derselben ins Mark wird dadurch vorgetäuscht, dass das zuerst erzeugte tangentialen Zwischengewebe markähnlichen Charakter annimmt, während das auf dieses folgende sich stereomatisch ausbildet und allein den extrafaszikularen Zuwachs darzustellen scheint. Die echt markständigen Stränge verlaufen tatsächlich im Mark und zwar zumeist innerhalb eines aus Achselsprossen stammenden Strängen gebildeten Bündelkreises. Oft kommen neben scheinbar markständigen Bündeln auch echt markständige vor, wie zum Beispiel bei Arten der Gattungen

Achyranthes, Amarantus und Celosia. Für die Leitbündel des Zentralzylinders gibt DE BARY [2] p. 610 an, dass sie der Länge nach verfolgt sowohl in radialer als tangentialer Richtung Verbindungen untereinander zeigen; desgleichen sollen die Bündel sukzessiver extrafaszikularer Ringe durch schräg radial verlaufende Äste untereinander im Austausch stehen. Ähnlich äussert sich auch SCHENCK [24] p. 51. Er schreibt: „Die Gefässbündel verlaufen auf kürzere oder längere Strecken isoliert und bilden dann Anastomosen mit benachbarten seitlichen oder inneren Strängen.“

NEMNICH [19] p. 8 u. 9 scheidet die Leitbündel des Zentralzylinders in: 1. echt markständige, 2. scheinbar markständige und 3. solche, welche im „Holzparenchymring“, das heisst mit ihrem Leptom und sekundären Hadrom im stereomatisch entwickelten ersten extrafaszikularen Zuwachs drin stehen. Leitbündel letzterer Art kommen bei Pflanzen vor, die im anormalen sekundären Dickenwachstum meinem *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. Typus folgen. Den Leitbündelverlauf untersuchte NEMNICH [19] p. 30 u. 31 speziell bei *Achyranthes argentea* L. Nachstehend gebe ich seine diesbezügliche Schilderung wieder. „Die beiden mächtigen, in der Mitte des Markes verlaufenden Gefässbündel repräsentieren die vereinigten Blattspurstränge. Ich beobachtete niemals, dass von den übrigen Bündeln Stränge in die seitlichen Abzweigungen der Achse geschickt werden. Aus den gegenständigen Blättern münden je fünf Blattspurstränge in die Achse, sich an der Insertionsstelle sofort miteinander vereinigend. Die von oben herabkommenden, in den Internodien zu den zwei grossen axilen Bündeln vereinigten Blattspurstränge biegen direkt oberhalb der Insertionsstelle von der Mitte aus an die zwei Seiten des Bündelvierecks heran. Hier teilen sie sich und treten etwas auseinander, den neu eintretenden Blattspursträngen Platz machend. Die das Viereck bildenden, stammeigenen Gefässbündel lösen sich in einzelne Stränge auf und reihen sich auf allen Seiten des Vierecks, welches nun durch die hierdurch entstehenden geraden Linien deutlich markiert erscheint, dicht aneinander. Direkt unterhalb der Insertionsstelle verbinden sich sodann die neu eingetretenen Blattspurstränge mit denjenigen, welche, von oben herabsteigend, auseinandergetreten waren, und biegen nach der Mitte des Markes ein, um in den Internodien wiederum axil zu verlaufen. Derselbe Vorgang wiederholt sich dann weiter abwärts an jeder Abzweigungsstelle.“ Diese Ausführungen sind durchaus unzutreffend. Der Bündelverlauf bei *Achyranthes argentea* L. ist im Prinzip demjenigen von *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze gleich. Ich besprach ihn im vorliegenden Kapitel p. 262 und möchte daher hier

auf diese Stelle verweisen. Stammeigene Leitbündel treten im Zentralzylinder nicht auf. Wahrscheinlich sieht NEMNICH [19] p. 31 die im ersten Internodium getrennt verlaufenden Blattspuren sowie Bündel des ersten extrafaszikularen Zuwachses als solche an; was er aber anderseits als Blattspuren auffasst, dürften aus den Achselsprossen stammende Leitungsstränge sein.

An Hand einer Serie zwischen zwei aufeinanderfolgenden Knoten ausgeführter Querschnitte studierte VIRET [32] p. 18—35, Fig. 1—22 den Bündelverlauf von (*Achyranthes Verschaffeltii* Lem. =) *Iresine Herbstii* Hooker. Er gelangt dabei zum Resultat, dass nicht bloss in tangentialer Richtung, sondern auch in radialer, also zwischen dem Bündelsystem des Zentralzylinders und dem des extrafaszikularen Zuwachses ein Bündelaustausch statt habe. Nach seiner Beobachtung sind die seitlichen Anastomosen in der anormalen sekundären Zuwachszone reichlicher als im Zentralzylinder. Sie häufen sich namentlich im Knoten, während sie im Internodium, wo die Stränge sich isolieren, spärlicher werden. Dagegen weisen die seitlichen Blattspurbündel im Knoten solche auf. Das Internodium durchlaufen sie durchaus getrennt, jedoch nicht vollkommen gestreckt. Bezüglich der leitenden Verbindung zwischen den beiden Bündelsystemen der Achse schreibt VIRET [32] p. 23, dass vereinzelt Bündel vom inneren Rande des „Holzringes“ nach dem Zentralzylinder ziehen und daselbst mit den Blattspuren verschmelzen würden. Ich hege Zweifel an der Richtigkeit dieser Beobachtung und frage mich, ob es nicht aus den Achselsprossen kommende Bündel sind, die hier den Anschluss an den Zentralzylinder suchen. Sicherlich sind verschiedene der in der Arbeit erwähnten Stranganastomosen nur als Enden von vereintläufig werdenden Leitbündeln zu betrachten.

III. Die topographische Anatomie der Wurzel und der Sprossachse.

a) Die topographische Anatomie der Wurzel.

Das Querschnittsbild der Wurzel wird, wie dies bereits im ersten Kapitel hervorgehoben wurde, hauptsächlich durch den axilen Strang beeinflusst. Je nachdem seine Bündel, die im Zentrum sich treffen, seitlich durch spitz- bis stumpfwinklige Sektoren parenchymatischen Gewebes geschieden sind oder zu einer kompakten Scheibe verschmelzen, wechselt der Eindruck, den dieser vermittelt (vergl. Fig. 31 u. 32 Tafel XI). Darnach lassen sich folgende beiden Fälle unterscheiden:

1. Die Leitbündel des axilen Stranges sind seitlich durch parenchymatisches Gewebe getrennt. *Achyranthes argentea* L.; *Aerua san-*

guinolenta Blume; *Alternanthera polygonoides* (L.) R. Br., *A. sessilis* (L.) R. Br.; *Amarantus caudatus* L., *A. paniculatus* L., *A. retroflexus* L., *Celosa argentea* L.; *Cyathula globulifera* (Bojer) Moq.; *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq.

2. Die Leitungselemente des axilen Stranges bilden eine mehr oder weniger kompakte Scheibe. *Bosea spec.*; *Deeringia baccata* (Retz.) Moq., *D. spec.*; *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq.; *Gomphrena decumbens* Jacq., *G. globosa* L.; *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze; *Pleuropetalum costaricense* Wendl.

Die Sonderheiten in der Ausbildung des axilen Stranges vermögen jedoch auf die Gestaltung der Sprossachse nicht einzuwirken, so dass die dort zu unterscheidenden Typen sich mit denen der Wurzel nicht decken.

b) Die topographische Anatomie der Sprossachse.

Der Querschnitt dekussiert beblätterter, krautiger Stengel ist zumeist quadratisch bis ganz schwach rechteckig, während er bei solchen mit spiraler Blattstellung mehr oder weniger rund ausfällt und von einer bald mehr, bald minder regelmässig sich ein- und ausbuchtenden Linie begrenzt wird. Diese vorgetriebenen, bei *Amarantus*- und *Celosa*-Arten oft bastionförmigen Stengelpartien drücken längs verlaufende Rippen oder Leisten aus. Sie schwinden bei fortschreitender Verholzung des Stengels, wie alsdann auch der Querschnitt durch Achsen mit kreuzgegenständiger Blattinsertion vom quadratischen zum runden übergeht. Der Stengel ist im allgemeinen massiv, doch kann er auch hohl sein, wie zum Beispiel bei *Centema angolensis* Hooker, *C. cruciata* Schinz, *Hermbstaedtia caffra* (Meisner) Moq., *Nothosaerua brachiata* (L.) Wight, *Psilotrichum africanum* Oliver und *Trichinium corymbosum* Gaudich. Beginnende Auflösung des Markes zeigen im vorliegenden Präparat *Allmania nodiflora* R. Br. und *Charpentiera obovata* Gaudich., während das Mark von *Sericostachys scandens* Gilg et Lopr. verholzt und seine Membranen verdickt. Die Rippen, Leisten oder flach vorspringenden Partien werden zumeist von Gruppen typisch ausgebildetem Eckenkollenchym eingenommen, so bei *Acanthochiton Wrightii* Torrey, *Aerua sanguinolenta* Blume, *Alternanthera sessilis* (L.) R. Br., *Banalia thyrsoiflora* (Wall.) Moq., *Bosea spec.*, *Celosa argentea* L., *Centema cruciata* Schinz, *Cyathula globulifera* (Bojer) Moq., *Deeringia baccata* (Retz.) Moq., *Dicraurus leptocladus* Hooker fil., *Digera alternifolia* (L.) Ascherson, *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq., *Hermbstaedtia glauca* (Mart.) Moq., *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze, *Leucosphaera Bainesii* (Hooker) Gilg, *Marcellia denudata* (Hooker) Lopr.,

Pfaffia decipiens Hooker, *Ptilotus calostachyus* F. v. Müller, *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. und *Sericorema remotiflora* (Hooker) Lopr. Bei anderen Arten, wie zum Beispiel *Achyranthes argentea* L., *Amarantus paniculatus* L., *Chamissoa altissima* Ness et Mart., *Charpentiera obovata* Gaudich., *Chinotrix latifolia* Rendle, *Cladotrix lanuginosa* Nutt., *Mechowia quadriflora* Schinz, *Pleuropetalum costaricense* Wendl. und *Sericostachys scandens* Gilg et Lopr. gewann das Kollenchym stärkere Ausbildung. Als drei- bis fünfschichtiger Ring begleitet es die Epidermis und wird nur ab und zu an schmalen Stellen vom darunter liegenden Assimilationsgewebe der primären Rinde durchbrochen. Dieses besteht aus Schwammparenchym, seltener, wie bei *Henonia scoparia* Moq. und *Hermbstaedtia glauca* (Mart.) Moq., aus Palisadenparenchym und kommt in einer Mächtigkeit von drei bis sieben Zellagen vor. Oft weist die Rinde, namentlich in ihren inneren Partien, Zellen auf, die gleich der Epidermis in ihrem Zellsaft einen roten Farbstoff gelöst enthalten. Dies ist beispielsweise bei *Amarantus paniculatus* L., *Celosia argentea* L., *Gomphrena globosa* L., *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze, *I. Herbstii* Hooker, *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. und weiteren Arten der Fall. Unter der Epidermis älterer Stengel tritt hin und wieder auch Korkbildung auf. Solche wurde zum Beispiel bei *Celosia argentea* L., *Deeringia baccata* (Retz.) Moq., *Henonia scoparia* Moq., *Mechowia quadriflora* Schinz, *Pleuropetalum costaricense* Wendl. und *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. beobachtet. Die Entstehung von Kork ist allerdings nicht an diese Schicht gebunden. So gibt SCHENCK [24] p. 50 für *Hebanthe holosericea* Mart. und *H. pulverulenta* Mart. das Erscheinen eines Phellogens in den äusseren Parenchymlagen des sekundären Perizykels an. Durch die Tätigkeit desselben wird ein vielschichtiges, dünnwandiges Korkgewebe erzeugt, das die primäre Rinde sowohl als auch den Bastfaserbelag nach aussen abwirft. Alle untersuchten Pflanzen führen mehr oder weniger reichlich oxalsauren Kalk, der entweder in der Rinde oder im Mark, häufiger aber in Mark und Rinde zugleich sowie im sekundären Perizykelgewebe, sofern dieses parenchymatische Ausbildung erfuhr, deponiert ist. Er tritt in den Gattungen *Acanthochiton*, *Achyranthes*, *Acnida*, *Allmania*, *Amarantus*, *Banalia*, *Bosea*, *Celosia*, *Chamissoa*, *Cyathula*, *Deeringia*, *Digera*, *Henonia*, *Hermbstaedtia*, *Nyssanthes*, *Pupalia* und *Sericocomopsis* als Kristall- sand in entsprechenden Schläuchen auf, in den Gattungen *Aerua*, *Alternanthera*, *Arthraerua*, *Centema*, *Charpentiera*, *Chinotrix*, *Cladotrix*, *Dicraurus*, *Froelichia*, *Gomphrena*, *Gossypianthus*, *Guilleminea*, *Iresine*, *Leucosphaera*, *Mechowia*, *Nothosaerua*, *Pfaffia*, *Psilotus*, *Ptilotus*, *Saltia* und *Sericorema* jedoch in Form von Drusen. Einzelkristalle konnten

bei *Bosea Yervamora* L., *Pleuropetalum costaricense* Wendl., *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. und *Saltia papposa* R. Br. beobachtet werden. Rhaphiden fehlen den Amarantaceae. Die Grenze zwischen der primären Rinde und dem Zentralzylinder, respektiv dem anormalen sekundären Dickenzuwachs wird zumeist durch Bastfasern bezeichnet, die bei *Achyranthes argentea* L., *Centemopsis gracilenta* (Hiern) Schinz, *Cyathula globulifera* (Bojer) Moq., *Cyphocarpa orthacantha* (Hochst.) C. B. Clarke, *Dasysphaera Robecchii* Lopr., *Deeringia baccata* (Retz.) Moq., *Loprioria Ruspoli* (Lopr.) Schinz, *Nelsia quadrangula* (Engler) Schinz, *Nototrichium fulvum* Schinz, *Nyssanthes diffusa* R. Br., *Pleuropetalum costaricense* Wendl., *Psilotus alopecuroides* F. v. Müller, *Ptilotus calostachyus* F. v. Müller, *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq., *Saltia papposa* R. Br. und *Trichinium corymbosum* Gaudich. in kleinen Gruppen vereinigt sind. Diese stehen, solange das anormale Dickenwachstum noch nicht einsetzt, hauptsächlich schützend vor den Siebteilen der Blattspuren und Anastomosenbündel. In anderen Arten, wie *Alternanthera spinosa* (Hornem.) Roemer et Schultes, *Arthraerua Leubnitziae* (O. Kuntze) Schinz, *Banalia thyrsoiflora* (Wall.) Moq., *Bosea spec.*, *Calicorema squarrosa* Schinz, *Celosia argentea* L., *Centema angolensis* Hooker, *Chamissoa altissima* Nees et Mart., *Charpentiera obovata* Gaudich., *Chinotrix latifolia* Rendle, *Cladotrix lanuginosa* Nutt., *Dicraurus leptocladus* Hooker fil., *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq., *Gomphrena decumbens* Jacq., *Henonia scoparia* Moq., *Hermbstaedtia caffra* (Meisner) Moq., *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze, *Leucosphaera Bainesii* (Hooker) Gilg, *Marcellia denudata* (Hooker) Lopr., *Mechowia grandiflora* Schinz, *Neocentema alternifolia* Schinz, *Nothosaerua brachiata* Schinz, *Pfaffia decipiens* Hooker, *Sericocomopsis pallida* (S. Moore) Schinz, *Sericorema remotiflora* (Hooker) Lopr., *Sericostachys scandens* Gilg et Lopr. und *Stilbanthus scandens* Hooker bildet der Bast einen ein- bis zweischichtigen, allerdings wiederholt unterbrochenen Ring, in dem oft kleinere Gruppen eingeschaltet erscheinen, oder die Bastfasern liegen sogar vereinzelt, auf einem Kreis geordnet, im Gewebe. Nur wenigen Arten, zum Beispiel *Acanthochiton Wrightii* Torrey, *Acnida cannabina* L., *Aerua sanguinolenta* Blume, *Alternanthera sessilis* (L.) R. Br., *Amarantus paniculatus* L. und *Digera alternifolia* (L.) Ascherson, fehlt der Bast vollkommen.

Die soeben besprochenen Strukturen der primären Rinde wirken nicht bestimmend auf das Bild, das der Stengelquerschnitt vermittelt, wie denn überhaupt die Rinde den weitaus geringsten Anteil am Aufbau der Sprossachse besitzt. Die Topographie wird allein von der Leitbündelverteilung im Zentralzylinder und dem extrafaszikularen Dicken-

zuwachs beherrscht. Die histologische Zusammensetzung der Bündel ist der für kollaterale Stränge allgemein gültigen gleich, nur mit der Ausnahme, dass das Hadromparenchym stets verholzt und seine Membranen verdickt, und dass den Bündeln des Zentralzylinders Ring- oder Spiralgefässe eigen sind, während die leitenden Elemente der sekundären anormalen Dickenwachstumszone aus behöftten Tüpfel- oder Netzgefässen bestehen. Zudem entfalten sich die Leitbündel des Zentralzylinders bedeutend massiger als die des extrafaszikularen Gebietes, deren Hadrom sich zumeist nur aus ein oder zwei, selten mehr Reihen von Gefässen zusammensetzt und recht schlank erscheint. Seine Gefässe stossen unmittelbar aneinander oder werden in tangentialer wie radialer Richtung durch einzelne verholzte Hadromparenchymzellen oder Gruppen solcher geschieden. Nach aussen begrenzt eine eng umschriebene Leptompartie von durchwegs typischer Ausbildung den Gefässsteil. Wie bereits im ersten Kapitel erwähnt wurde, ordnen sich diese schmalen, geschlossenen kollateralen Leitbündel, die gewissermassen im sekundären Perizykelgewebe eingebettet liegen, in eine bis viele mehr oder weniger kreis- oder kreisbogenförmige, konzentrische Zonen um den Zentralzylinder an. Hierin wie im Bau der Leitbündel besteht Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Arten. Was sie scheidet und wesentlich das Querschnittsbild des Stengels beeinflusst, ist die differente Ausbildung des Zwischengewebes, das in zwei Hauptformen, nämlich als zartwandiges Parenchym auftritt oder mechanisch sich entwickelt und dann aus schief getüpfelten, stereomatisch verdickten, prosenchymatischen Fasern sich zusammensetzt. Nicht selten kommen auch intermediäre Zellformen vor. Ganz allgemein lassen sich diesbezüglich folgende Möglichkeiten denken:

1. Alles Zwischengewebe besteht aus zartwandigem Parenchym. Dieses ist meistens reich an Assimilationsprodukten, besonders Stärke.

2. Das gesamte Zwischengewebe entwickelt sich stereomatisch. Eine Ausnahme bilden höchstens, aber durchaus nicht immer, ein bis zwei die Siebteile aussen begrenzende Zellagen, stets aber die innersten Schichten des vom ersten extrafaszikularen Perizykelkambium gebildeten tangentialen Zwischengewebes, sofern es sich nämlich um Arten handelt, deren Sprossachse kein scheinbar normales sekundäres Dickenwachstum aufweist. Die Zellen des zu Anfang erzeugten, parenchymatisch bleibenden tangentialen Zwischengewebes vergrössern recht erheblich ihren Querdurchmesser und werden dadurch bald aus ihrer ursprünglich radialen Anordnung verschoben. Dies und der Umstand, dass diesen im Querschnitt rundlichen Zellen später stereomatisches Zwischengewebe folgt, erhöht die Markähnlichkeit dieses vom Perizykel

abstammenden Gewebestreifens und lässt die Bündel des Zentralzylinders markständig erscheinen, wie es beispielsweise bei *Bosea spec.*, *Deeringia baccata* (Retz.) Moq., *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze und *Pleuropetalum costaricense* Wendl. zutrifft (Fig. 21 Tafel IX).

3. Das radiale Zwischengewebe bildet sich stereomatisch, das tangential parenchymatisch aus. Dies gilt in vollem Ausmass für die inneren Zonen anormalen sekundären Dickenwachstums, während in weiter abliegenden parenchymatisches Gewebe oft mehr oder weniger tief von aussen zwischen die Leitbündel eindringt. Diese Zerklüftung der einheitlichen Holzringe nimmt in der Regel nach aussen zu, so dass in gewisser Entfernung vom Zentralzylinder die Leitbündel eines Verdickungsstreifens nur noch in ihrer innersten Partie von einem schmalen Band stereomatischen Gewebes zusammengefasst werden (Fig. 25 Tafel X; vergl. SCHENCK [24] p. 52, Fig. 9 Tafel I). Schliesslich bricht auch dieses durch, wie dies beispielsweise schön bei *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. zu beobachten ist. Alsdann stecken die Leitbündel der äussersten Zonen einzeln oder durch stereomatisches Gewebe zu kleinen Gruppen vereint gleich Inseln im Parenchym des sekundären Perizykels. Die Sprengung dieser Holzringe geschieht nämlich nicht stets schematisch zwischen je zwei Bündeln; oft verlaufen die Durchbrüche weit getrennt voneinander, so dass ganze Bezirke verschont bleiben und der Ring gewissermassen in grössere Stücke zerfällt. Ganz ähnlich, wie hin und wieder die Verholzung gegen die Peripherie abnimmt, schwindet sie ganz allgemein im Hypokotyl und erreicht da und in der Wurzel ihr Minimum. Nur schreitet hier der Prozess in umgekehrter Richtung, von aussen nach innen fort, was vielleicht physiologisch von Bedeutung ist. Eine Abnahme des Grades der Verholzung der Stengel lässt sich auch in Fall 2 feststellen, wo für das sekundäre Perizykelgewebe vollständige stereomatische Ausbildung angenommen wurde. Oft entwickelt sich nämlich, wie bei *Cyathula globulifera* (Bojer) Moq., nur die innerste Verdickungszone vollkommen stereomatisch. Bereits im nächstäusseren Dickenzuwachs erscheinen über den Siebteilen diese einfassende Parenchymbogen, die in der darauffolgenden Zone sich seitlich ausbreiten und gegenseitig zu einem geschlossenen Ring verschmelzen. Die parenchymatische Ausbildung des tangentialen Zwischengewebes nimmt mit der Entfernung vom Zentralzylinder zu, so dass in einem gewissen Abstand Fall 3 erreicht sein wird. Von diesem aus kann die Abnahme der Verholzung auf Kosten des stereomatischen radialen Zwischengewebes in der beschriebenen Weise weitergedeihen, bis schliesslich das Endstadium, Fall 1, auftritt. In diesem Sinn leiten gewisse Arten von einem zum andern Typus über und nehmen eine Zwischenstellung ein.

4. Die Möglichkeit, wonach sich das radiale Zwischengewebe parenchymatisch und das tangentiale stereomatisch entwickeln würde, findet sich, physiologisch begreiflicherweise, nicht verwirklicht.

* * *

Aus der vorliegenden Darstellung geht deutlich die Bedeutung des sekundären Perizykels, dieses sekundären extrafaszikularen Grundgewebes, für die Topographie des Stengelquerschnittes hervor. Doch wird diese nicht allein von ihm beherrscht. Ebenso bestimmend wirkt der Leitbündelverlauf des Zentralzylinders auf den Querschnitt, und schliesslich lässt sich eine Beeinflussung des Bildes durch die Art und Weise, wie die Entwicklung des anormalen Dickenwachstums anhebt, nicht verkennen. Die Aufstellung topographischer Typen hat somit diese drei Faktoren zu berücksichtigen. Bezüglich der Entwicklung des sekundären anormalen Dickenwachstums wurden p. 243 folgende Fälle festgestellt:

I. Die Sprossachse besitzt kein scheinbar normales sekundäres Dickenwachstum.

II. Die Sprossachse weist zeitlich beschränktes, scheinbar normales sekundäres Dickenwachstum auf.

In jedem dieser Fälle kann nachstehender Bündelverlauf vorkommen:

a. Im Zentralzylinder kommen keine markständigen Leitbündel vor.

b. Die sogenannten Anastomosenbündel sind markständig, während die übrigen Leitbündel peripher verlaufen.

c. Nebst den Anastomosenbündeln verläuft auch ein Teil der Blattspuren im Mark.

d. Nur die aus den Achselsprossen kommenden Bündel verlaufen peripher.

In allen diesen Fällen ist wieder folgende Ausbildung des sekundären Perizykels möglich:

1. Das gesamte sekundäre Perizykelgewebe bildet sich parenchymatisch aus.

2. Das tangentiale Zwischengewebe bildet sich parenchymatisch, das radiale stereomatisch aus.

3. Das gesamte sekundäre Perizykelgewebe bildet sich stereomatisch aus. Ausgenommen sind in Achsen ohne scheinbar normales sekundäres Dickenwachstum die ersten, zu Beginn des extrafaszikularen Dickenwachstums erzeugten Zellagen und hin und wieder den Siebteilen aussen aufsitzende schmale Gewebestreifen.

Durch Kombination vorliegender Ausbildungsmodi im sekundären anormalen Dickenwachstum, im Verlauf der Leitbündel sowie der Ausbildung des sekundären Perizykelgewebes lassen sich die Arten in nachstehendes Schema einordnen:

Ia1. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

Ia2. *Pleuropetalum costaricense* Wendl.

Ia3. *Bosea spec.*; *Deeringia baccata* (Retz.) Moq., mit Übergang nach 2 und 1, *D. spec.*; *Iresine peniculata* (L.) O. Kuntze.

Ib1. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

Ib2. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

Ib3. *Banalia thyrsoiflora* (Wall.) Moq., wahrscheinlich hierher zu stellen.

Ic1—3. Diese Fälle wurden nicht beobachtet.

Id1—3. Diese Fälle wurden nicht beobachtet.

Iia1. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

Iia2. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

Iia3. *Aerua sanguinolenta* Blume; *Alternanthera polygonoides* (L.) R. Br., mit Übergang über 2 nach 1, *A. spinosa* (Hornem.) Roemer et Schultes; *Calicorema squarrosa* Schinz; *Centema angolensis* Hooker; *Centemopsis gracilentia* (Hiern) Schinz; *Cyphocarpa trichinioides* (Fenzl) Lopr.; *Dasysphaera Robecchii* Lopr.; *Dicraurus leptocladus* Hooker fil.; *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq.; *Gomphrena decumbens* Jacq., *G. globosa* L.; *Henonia scoparia* Moq.; *Hermbstaedia caffra* (Meisner) Moq.; *H. glauca* (Mart.) Moq.; *Leucosphaera Bainesii* (Hooker) Gilg; *Loprioria Ruspoli* (Lopr.) Schinz; *Marcellia denudata* (Hooker) Lopr.; *Mechowia grandiflora* Schinz; *Nothosaerua brachiata* (L.) Wight; *Nototrichium fulvum* Schinz; *Pfaffia elegans* Moq.; *Psilotrichum africanum* Oliver; *Psilotus alopecuroides* F. v. Müller; *Ptilotus calostachyus* F. v. Müller; *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq., mit Übergang nach 2 und 1; *Saltilia papposa* R. Br.; *Sericorema avolans* Fenzl; *Trichinium corymbosum* Gaudich.

Iib1. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

Iib2. *Alternanthera sessilis* (L.) R. Br.

Iib3. *Achyranthes argentea* L., mit Übergang nach 2, *A. crispa* Desf.; *Chinothrix latifolia* Rendle, vielleicht unter Iic3 zu stellen; *Cyathula globulifera* (Bojer) Moq., mit Übergang zu 2, *C. cf. Schimperiana* (Hochst.) Moq.; *Cyphocarpa orthacantha* (Hochst.) C. B. Clarke; *Nelsia quadrangula* (Engler) Schinz; *Nyssanthes diffusa* R. Br.; *Sericocomopsis pallida* (S. Moore) Schinz; *Sericorema remotiflora* (Hooker) Lopr.

Iic1. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

Iic2. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

IId3. *Cyathula geniculata* Lour. (Fig. 27 Tafel X); *Pfaffia decipiens* Hooker (Fig. 28 Tafel X); *Sericostachys scandens* Gilg et Lopr. (Fig. 30 Tafel XI); *Stilbanthus scandens* Hooker (Fig. 29 Tafel XI).

IId1. *Amarantus caudatus* L., *A. paniculatus* L.

IId2. Dieser Fall wurde nicht beobachtet.

IId3. *Acanthochiton Wrightii* Torrey; *Acnida cannabina* L., *A. tamariscina* A. Gray; *Allmania nodiflora* R. Br., gehört wahrscheinlich hierher; *Amarantus retroflexus* L., mit Übergang nach 2 und 1; *Arthraerua Leubnitziae* (O. Kuntze) Schinz, möglicherweise unter Ia3 zu stellen; *Celosia argentea* L., *C. cristata* L.; *Chamissoa altissima* Nees et Mart.; *Charpentiera obovata* Gaudich.; *Digera alternifolia* Schinz.

c) Geschichtliches.

Eine eigentliche Betrachtung der topographischen Verhältnisse der Amarantaceae bietet die Literatur bis anhin nicht. Angaben über die Anatomie und Topographie des Stengelquerschnittes der Amarantaceae oder einiger Arten dieser Familie finden sich bei allen im geschichtlichen Abschnitte des ersten Kapitels zitierten Autoren. Ergänzend seien noch LINK [17] p. 25, Fig. 4 u. 5 Tafel X, der Stengelquerschnitte von *Amarantus strictus* Willd. abbildete, sowie GHEORGHEFF [9] p. 154 u. 184—185, Fig. 2 Tafel V u. Fig. 2 Tafel VI, der *Bosea Yervamora* L. untersuchte, erwähnt. Den Hauptanteil an der Erforschung und Beschreibung der eigentümlichen Strukturen dieser Pflanzen besitzt jedoch DE BARY [2] p. 610—612. Auf ihn geht im wesentlichen die Kenntnis der Stengel-anatomie zurück. Da nach ihm das anormale sekundäre Dickenwachstum durch ein dauernd tätiges extrafaszikulares Kambium vermittelt wird, liegen für ihn alle akzessorischen Bündel im Holz. Diese irr tümliche Auffassung vermag wohl die entwickelungsgeschichtlichen, nicht aber seine topographisch-anatomischen Schilderungen irgendwie zu beeinträchtigen. Die Bündel, schreibt er, wechseln sowohl in radialer als tangentialer Richtung mit Zwischengewebe ab und scheinen entweder auf dem Querschnitt in mehr oder weniger regelmässigen konzentrischen Zonen geordnet oder mehr oder minder unregelmässig in letzterem verteilt vorzukommen. Grosse Beachtung schenkt DE BARY [2] p. 611 u. 612 der Ausbildung des Zwischengewebes, wohl wissend, welch dominierenden Einfluss es auf die Topographie des Stengelquerschnittes ausübt. Dieses sieht er in den extremen Fällen in zwei Hauptformen auftreten, nämlich als: „dünnwandiges, grosszelliges Parenchym oder in Form sklerotischer spindelförmiger Holzfasern.“ Je nach dem Vorkommen dieser beiden Gewebearten unterscheidet er nachstehende Typen:

1. Das gesamte Zwischengewebe besteht aus zartem Parenchym.

2. Das Zwischengewebe besteht sowohl aus Parenchym als aus spindelförmigen sklerotischen Faserelementen, und zwar:

a. der Haupt- und Grundmasse nach aus letzterem. Parenchym scheint dazwischen in kleinen Gruppen verteilt zu sein. Es findet sich öfters in auf dem Querschnitt verschieden grossen radialen Streifen, ganz besonders aber immer in mehreren Schichten die Siebteile der Gefässbündel aussen und seitlich umgebend; wo letztere in konzentrischen Zonen geordnet sind, also auch parenchymatische Zonen bildend.

b. Sowohl zartwandiges Parenchym als derbe Faserelemente können grössere Massen bilden, welche im Querschnitt als unregelmässige konzentrische Zonen oder Inseln miteinander abwechseln.

c. Das zu Anfang der extrafaszikularen kambialen Tätigkeit gebildete Zwischengewebe wird parenchymatisch und markähnlich. Später folgt auf dieses dichtes, nach Art von a gebautes Zwischengewebe. Dieses letztere entspricht samt den in ihm stehenden Gefässbündeln dem gewöhnlichen Bilde dichten Holzes und scheint im Querschnitt den Holzring allein darzustellen. Die vom weitzelligen inneren Gewebe umschlossenen Bündel täuschen aber samt und sonders vor, markständig zu sein.

Solche scheinbar markständige Leitbündel unterscheidet DE BARY [2] p. 612 scharf von den eigentlich markständigen, das heisst innerhalb des primären Bündelringes stehenden Strängen. Bezüglich der scheinbar markständigen Leitbündel hält er zwei Hauptmodifikationen auseinander:

α . Ausserhalb des primären Bündelringes werden eine Anzahl Schichten markähnlichen Zwischengewebes gebildet, zwischen den sekundären nur dichtes. Nur der primäre Bündelring ist alsdann scheinbar markständig.

β . Es tritt auch zwischen den inneren Sekundärbündeln markähnliches Gewebe auf, so dass der Querschnitt ausser dem primären noch einen oder mehrere scheinbar markständige Bündelkreise zeigt.

Auf das oft unregelmässig gebänderte Aussehen des Stengelquerschnittes, die mehr oder weniger spiralförmige Anordnung der extrafaszikularen Zonen und andere Abweichungen vom typisch konzentrischen Bau der Achse wurde bereits im ersten Kapitel eingegangen. Ich begnüge mich, hier auf dessen geschichtlichen Abschnitt zu verweisen und abermals an MOROT [18] p. 278 u. 279, HÉRAIL [12] p. 245 u. 246 sowie SCHENCK [24] p. 52, Fig. 6. u. 9 Tafel I zu erinnern.

Bei der Charakterisierung seiner beiden Typen anormalen sekun-

dären Dickenwachstums berücksichtigt SOLEREDER [27] p. 211 auch das Zwischengewebe und gelangt bezüglich dessen Ausbildung zur Unterscheidung folgender Fälle:

1. Der Querschnitt zeigt die in deutlich konzentrischen Zonen angeordneten Bündel in ausschliesslich parenchymatisches Zwischengewebe eingebettet.

2. Die Bündel, bald mehr, bald weniger regelmässig angeordnet, liegen in einem prosenchymatischen Zwischengewebe.

In seinem späteren Werk, der systematischen Anatomie der Dicotyledonen, geht SOLEREDER [28] p. 738 u. 739, Fig. 157 A u. B noch einlässlicher auf die Topographie des Stengelquerschnittes ein. Er schreibt: „Treten sukzessive Meristemringe auf, deren jeder einen Gefässbündelring produziert, so sind die Gefässbündel in konzentrische Kreise angeordnet. Tritt hingegen nur hier und dort in unregelmässiger Weise ein ein Leitbündel entwickelnder Meristemstreifen auf, während rechts und links in der Entstehung vorausgehende Meristemstreifen noch tätig sind, so sind die Gefässbündel auf dem Querschnitt unregelmässig angeordnet. Bemerkenswert ist, dass im ersten Fall, wozu *Celosia argentea* L., *Bosea Yervamora* L., *Chamissoa altissima* Nees et Mart., *Hebanthe holosericea* Mart. und (*Rodetia Amherstiana* Moq. =) *Bosea Amherstiana* (Moq.) Hooker gehören, das sowohl radial markstrahlartig, als auch tangential zwischen den Gefässbündeln befindliche Zwischengewebe parenchymatisch ist, während im zweiten Fall, bei *Deeringia baccata* (Retz.) Moq., *Hербстаедtia caffra* (Meisner) Moq., *Pupalia lappacea* (L.) Moq., *Psilotrichum cordatum* (Hochst. et Steudel) Moq., *Aerua scandens* (Roxb.) Wall., (*Telanthera ramosissima* Moq. =) *Alternanthera ramosissima* (Mart.) und *Iresine elatior* Rich. das Zwischengewebe prosenchymatisch ist und nur im Anschluss an die Siebteile Gruppen aus unverholztem und verholztem Parenchym vorkommen. Zwischen beiden Typen finden sich zuweilen Übergänge.“ Mir jedoch ist eine derartige Übereinstimmung in der Anordnung der Leitbündel im Zwischengewebe und der Ausbildung desselben nicht aufgefallen.

NEMNICH [19] p. 10—12 misst dem Vorkommen oxalsauren Kalkes grosse Bedeutung bei. Solcher wurde von ihm in der Achse aller untersuchten Amarantaceae, allerdings in den Gattungen *Alternanthera*, (*Telanthera* =) *Amarantus* und *Gomphrena* nur in geringer Menge gefunden. Er tritt in drei Hauptformen auf und zwar: a. als Kristalldrusen in den Gattungen *Achyranthes*, *Alternanthera*, (*Telanthera* =) *Amarantus*, *Gomphrena*, (*Hoplotheca* =) *Froelichia* und *Pupalia*, b. als Kristallsand in den Gattungen *Acnida*,

(*Albersia*, *Euxolus*, *Scleropus* =) *Amarantus*, *Bosea*, *Celosia* und *Chamissoa*, c. als Einzelkristalle bei *Alternanthera procumbens* (Zucc.) Roemer et Schultes. Das Auftreten von Kristallsand ist nach ihm p. 20 auf Arten seines ersten, das von Kristalldrüsen auf solche seines zweiten Entwicklungstypus beschränkt und gleich diesem von systematischem Wert. Gleichfalls gibt NEMNICH [19] p. 5, 20 u. 21 die Haarbildung als für die einzelnen Triben, beziehungsweise Subtriben der Familie typisch an. Nach ihm zeichnen sich die *Celosieae* und *Amarantinae* durch folgende Merkmale aus. Der Zentralzylinder besitzt kein normales sekundäres Dickenwachstum. Der extrafaszikulare Zuwachs wird durch ein dauernd tätiges Kambium vermittelt. Oxalsaurer Kalk kommt als Kristallsand vor. Wenn überhaupt Trichombildung vorhanden ist, so sind es vielzellige Kopfhaare. Die *Achyrintinae* und *Gomphreneae* dagegen besitzen nachstehende Charaktere. Der Zentralzylinder verfügt über allerdings zeitlich beschränktes, normales sekundäres Dickenwachstum. Ausserhalb desselben wird dieses durch ein dauernd tätiges extrafaszikulares Kambium abgelöst. Der oxalsaure Kalk tritt in Form von Kristalldrüsen auf. Die Behaarung ist reichlich. Neben kurzen grossköpfigen Haaren kommen aber stets lange, mehrzellige, spitz zulaufende Haare vor.

Was die von NEMNICH (19) p. 14 u. 15 aufgestellten Entwicklungstypen betrifft, wurde bereits im geschichtlichen Abschnitte des ersten Kapitels erklärt, dass sie unhaltbar seien. Seine Beobachtungen über die Art und das Vorkommen des oxalsauren Kalkes kontrollierte ich beiläufig; die Angaben über die Behaarung aber habe ich nicht nachgeprüft, da in der vorliegenden Arbeit hauptsächlich die Entwicklung der Wurzel und der Sprossachse sowie die durch sie bedingten Struktureigentümlichkeiten besprochen sein sollen. Doch hege ich, wie übrigens auch SOLEREDER [28] p. 739, einige Zweifel an der Zuverlässigkeit seiner Beobachtungen. Sollten sie auch zutreffend sein, so scheint es mir doch etwas gewagt, auf Grund der Untersuchung von Vertretern von nur elf Gattungen, einen allgemein gültigen Schluss zu ziehen. Soweit meine Beobachtungen reichen, kann ich wenigstens bezüglich des Auftretens des Kalkes in Form von Kristallsand oder Kristalldrüsen sagen, dass ihr Vorkommen nicht nach systematischen Untereinheiten der Familie beschränkt ist.

Eine Sonderheit des Zentralzylinders soll darin bestehen, dass bei weiterem Wachstum, durch andauernde Dehnung der Gewebemassen, der primäre Holzring gesprengt wird und zwischen ihm markähnliches Parenchym auftritt. Diese von WITTE [34] p. 28 und NEMNICH [19] p. 16 mitgeteilte Beobachtung habe ich nicht gemacht.

Im speziellen Teil seiner Arbeit schildert NEMNICH [19] p. 22—36, Fig. 1—3 die anatomischen Verhältnisse verschiedener Arten der Gattungen: *Achyranthes*, *Acnida*, *Alternanthera*, (*Albersia*, *Euxolus*, *Scelopopus* =) *Amarantus*, *Bosea*, *Celosia*, *Chamissoa*, *Deeringia*, (*Hoplotheka* =) *Froelichia*, *Gomphrena* und *Pupalia*.

Eine schematische Darstellung und Uebersicht der verschiedenen topographischen Typen, wie sie nicht allein durch die Beschaffenheit des Zwischengewebes, sondern ebenso sehr durch den Leitbündelverlauf und die Art und Weise der Entwicklung des extrafaszikularen Dickenwachstums bedingt sind, ist in der Literatur noch nicht gegeben. Der Grund mag in der Hauptsache darin liegen, dass zu wenig Arten in ihrer Struktur bekannt waren.

Zusammenfassung.

Wurzel und Sprossachse der Amarantaceae besitzen kein normales sekundäres Dickenwachstum. Ihre nachträgliche Verdickung geschieht ausserhalb des axilen Strangès, beziehungsweise ausserhalb des Zentralzylinders, durch hier sukzessiv auftretende und erlöschende Kambien. Das erste dieser extrafaszikularen Kambien geht in der Wurzel aus dem Perikambium, in der Sprossachse aus dem Perizykel hervor. Die später folgenden führen sich auf ein vom Perikambium oder Perizykel abzuleitendes parenchymatisches Gewebe zurück. Die Kambien erstrecken sich bogenförmig über Teile des Umfangs der Wurzel und der Sprossachse oder bilden vollkommen geschlossene Ringe. Ihre Produktion ist gleich der normaler Kambien, indem sie nach innen wie aussen ein sekundäres Grundgewebe und in diesem eingebettet kollaterale Leitbündel erzeugen. Durch letztere erfahren sie selbst eine Gliederung in faszikulare und interfaszikulare Abschnitte. Das sekundäre Grundgewebe kann sowohl parenchymatische als auch stereomatische Ausbildung erfahren. Buchtet sich in der Sprossachse der primäre Perizykel mehr oder weniger tief zwischen die Leitbündel des Zentralzylinders ein, so kann zeitlich beschränktes, normales sekundäres Dickenwachstum vorgetäuscht werden, indem die interfaszikularen Teile des später bogenförmig dahinziehenden Perizykelkambiums mehr oder weniger lange gemeinsam mit den faszikularen Kambien des Zentralzylinders funktionieren. Gleichfalls kann auf späteren Entwicklungsstadien, da die weiter abliegenden Perizykelkambien zunächst über den Leptompartien der Leitbündel auftreten und erst nachträglich, um eine einheitliche Kambiumzone zu bilden, in das zwischen diesen befindliche, nur wenige Zellschichten mächtige sekundäre Perizykelparenchym auskeilen, der

Eindruck erweckt werden, als wären die interfaszikular gelegenen Kambiumstücke dauernd tätig. Die extrafaszikularen Kambiumringe würden alsdann heterogen erscheinen, zusammengesetzt aus interfaszikularen dauernd tätigen, nach aussen schreitenden Kambiumfragmenten, die durch über den Siebteilen neu auftretende Kambiumbrücken zu grossen Bogen zusammengefasst wären. Dadurch, dass das tangentielle Zwischengewebe der ersten extrafaszikularen Zuwachszone markähnlichen Charakter annimmt, können die Leitbündel des Zentralzylinders markständig erscheinen. Neben solchen scheinbar markständigen Leitbündeln kommen tatsächlich ins Mark verlagerte Blattspuren und Anastomosenbündel vor.

Verzeichnis der Abbildungen.

1. Fig. *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze. Querschnitt durch das Internodium eines jungen Stengels. Das anormale sekundäre Dickenwachstum hat noch nicht eingesetzt. *m* = Mark. *a* = Anastomosenbündel. Das zweite liegt diesem gegenüber. *l*₁ = mittlere Blattspur. Sie wird seitlich von je zwei weiteren Blattspuren eingefasst. Zwischen Leptom und Hadrom ist das faszikulare Kambium sichtbar. *p* = einschichtiger Perizykel. Tangentiale Teilungen sind in ihm noch nicht eingetreten. *r* = Rinde. *kl* = Kollenchym. *o* = oxalsaurer Kalk. *h* = geschnittene Haare. Vergr. 30.
2. Fig. *Celosia argentea* L. Querschnitt durch das Internodium eines jungen Stengels. Anormales sekundäres Dickenwachstum fand noch nicht statt. Die Blattspuren und Anastomosenbündel sind etwas ins Mark verlagert. *mr* = Randpartie des Markes, sich noch stets vergrössernd. *la* = die Achselsprosse versorgende Leitbündel. Sie gehen aus Prokambiumsträngen in der Randpartie des Markes hervor und vergrössern sich durch ein faszikulares Kambium. *p* = einschichtiger Perizykel. Er hat noch keine tangentielle Teilungen eingegangen und wird von den sich unter ihm entwickelnden Leitbündeln oft etwas gegen die Rinde vorgebuchtet. *r* = Rinde. *kl* = Kollenchym. *o* = oxalsaurer Kalk. Vergr. 30.
3. Fig. *Amarantus paniculatus* L. Querschnitt durch das Internodium eines jungen, noch nicht durch anormales sekundäres Dickenwachstum vergrösserten Stengels. Im Mark sind die Anastomosenbündel und Blattspuren, scheinbar unregelmässig zerstreut, sichtbar. Die in die Achselsprosse führenden Bündel liegen in den Randpartien des Markes, oft direkt unter dem Perizykel. *a* = vier auf einem Radius gelegene Anastomosenbündel. *l* = neun auf einer w-förmig gebrochenen Linie stehende Blattspuren, die im nächst höheren Knoten in den Stengel mündeten. *p* = Perizykel. *r* = Rinde. *kl* = Kollenchym. *h* = vom Schnitt getroffene Haare. *o* = oxalsaurer Kalk. Vergr. 25.
4. Fig. *Amarantus retroflexus* L. Querschnitt durch das Internodium eines älteren Stengels, mit bereits entwickelter erster extrafaszikulärer

Zuwachszone. Mehr oder weniger tief im Mark eingebettet liegen die Anastomosenbündel und Blattspuren. *la* = Bündel, die in die Achselsprosse verlaufen. Sie ragen mit ihrem Hadrom ins Mark und stecken mit ihrem Leptom im extrafaszikularen Zuwachs. *lz* = Bündel der extrafaszikularen Zuwachszone. Das Zwischengewebe ist vollständig stereomatisch ausgebildet. Das erste extrafaszikulare Kambium ist erloschen; ein zweites hat sich noch nicht entwickelt. *r* = Rinde. *kl* = Kollenchym. *o* = oxalsaurer Kalk. Vergr. 25.

5. Fig. *Bosea spec.* Querschnitt durch das Internodium eines alten Stengels. Das Mark ist umschlossen vom primären Bündelring des Zentralzylinders. Dieser ist nach aussen gefolgt von zwei extrafaszikularen Zuwachszonen. *lc* = Bündel des Zentralzylinders. *ez₁* = erste extrafaszikulare Zuwachszone. *ez₂* = zweite extrafaszikulare Zuwachszone. *x* = Stelle des Auskeilens der zweiten in die erste extrafaszikulare Zuwachszone. *b* = Gruppen von Bastfasern. *kl* = Kollenchym. *ph* = Phellogen und nach aussen liegende Korkpartien. Vergr. 35.
6. Fig. *Alternanthera polygonoides* (L.) R. Br. Querschnitt durch das Hypokotyl. Dieses weist drei aufeinanderfolgende Zonen extrafaszikularen Zuwachses auf. Dadurch, dass sie durch Brücken stereomatischen Zwischengewebes verbunden sind, kommt die spiralförmige Struktur zustande. *as* = axiler Strang. *ez₁* = erste extrafaszikulare Zuwachszone. *ez₂* = zweite extrafaszikulare Zuwachszone. *ez₃* = dritte extrafaszikulare Zuwachszone. *br* = Brücken. *tz* = parenchymatisches tangentialer Zwischengewebe. *rz* = stereomatisches radiales Zwischengewebe. Vergr. 30.
7. Fig. *Alternanthera sessilis* (L.) R. Br. Partie eines Stengelquerschnittes. Der Stengel schickt sich an, sein erstes Perizykelkambium zu erzeugen. Der interfazzikulare Abschnitt desselben ist bereits ausgebildet. *l* = Blattspuren des Zentralzylinders. *lp* = Leptom. *ha* = Hadrom. *kf* = faszikulares Kambium. *ms* = Markstrahl. *ki* = interfazzikulares Teilstück des ersten Perizykelkambiums. *p* = primärer Perizykel, das Leptom umscheidend. *ps* = einschichtige interfazzikulare Lage sekundären Perizykelparenchyms. *b* = Gruppen von Bastfasern. *r* = Rinde. *kl* = Kollenchym. Vergr. 50.
8. Fig. *Achyranthes crispa* Desf. Partie eines Stengelquerschnittes. Das interfazzikulare Teilstück des Perizykelkambiums hat nach innen bereits fünf Zellschichten stereomatisch ausgebildeten Perizykelgewebes erzeugt. Es steht immer noch auf der Höhe des die Blattspuren durchsetzenden faszikularen Kambiums. Ueber den Leptompartien hat der Perizykel noch nicht kambialen Charakter angenommen. *m* = Mark. *l* = Blattspur des Zentralzylinders. *lp* = Leptom. *ha* = Hadrom. *kf* = faszikulares Kambium. *ki* = interfazzikulares Teilstück des ersten Perizykelkambiums. *p* = primärer Perizykel, das Leptom umscheidend. *ps* = einschichtige interfazzikulare Lage sekundären Perizykelparenchyms. *b* = Gruppen von Bastfasern. *r* = Rinde. *kl* = Kollenchym. *h* = Haar. Vergr. 90.
9. Fig. *Pupalia atropurpurea* (L.) Moq. Partie eines Stengelquerschnittes. Der über dem Leptom einer Blattspur gelegene Abschnitt des pri-

mären Perizykelparenchyms geht tangentielle Teilungen ein und bildet sich zu einem Kambium um. Dieses gewinnt seitlich Anschluss an das bereits im interfaszikularen Bereich entstandene Perizykelkambium. Letzteres ist nach aussen abgerückt und verliert allmählich den Zusammenhang mit den faszikularen Kambien. *l* = Blattspur, deren primäres Hadrom, ausgezeichnet durch dünnwandiges Hadromparenchym, ins Mark hineinragt. *ki* = interfaszikular entstandener Teil des Perizykelkambiums. *kp* = über dem Leptom sich gebildeter Teil des Perizykelkambiums. *pi* = nach innen erzeugtes sekundäres Perizykelgewebe. *pe* = nach aussen erzeugtes sekundäres Perizykelgewebe. Vergr. 180.

10. Fig. *Cyathula* cf. *Schimperiana* (Hochst.) Moq. Partie eines Stengelquerschnittes. Das faszikulare Kambium der Blattspur, deren sekundäres Hadrom ganz in der extrafaszikularen Zuwachszone eingebettet liegt, hat aufgehört zu funktionieren. *m* = Mark. *l* = Blattspur. *kp* = Perizykelkambium, das nach innen etwa zwanzig stereomatisch ausgebildete Zellschichten sekundären Perizykelgewebes produzierte. *lz₁* = Leitbündel des ersten extrafaszikularen Dickenzuwachses. *ps* = sekundäres Perizykelparenchym. *b* = Gruppen von Bastfasern. *r* = Rinde. *kl* = Kollenchym. *e* = Epidermis. *o* = oxalsaurer Kalk. Vergr. 90.
11. Fig. *Alternanthera polygonoides* (L.) R. Br. Partie eines Stengelquerschnittes mit in Tätigkeit befindlichem, erstem extrafaszikularen Kambium. *l* = Blattspur des Zentralzylinders. *kp* = Perizykelkambium. *ez* = erste extrafaszikulare Zuwachszone. *ps* = sekundäres Perizykelparenchym. *r* = Rinde. Vergr. 115.
12. Fig. *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze. Partie eines Stengelquerschnittes mit zwei Blattspuren und erster extrafaszikularer Zuwachszone. *l* = Blattspuren des Zentralzylinders. *ms* = Markstrahl. *tzp* = markstrahlähnliches tangentes Zwischengewebe des ersten extrafaszikularen Verdickungsringes. *lz* = Bündel der ersten extrafaszikularen Verdickungszone. *rz* = stereomatisches radiales Zwischengewebe. *kp₁* = erstes Perizykelkambium. *kp₂* = im sekundären Perizykelparenchym sich bildendes, zweites Perizykelkambium. *r* = Rinde. Vergr. 50.
13. Fig. *Cyathula* cf. *Schimperiana* (Hochst.) Moq. Partie eines Stengelquerschnittes, Teile des extrafaszikularen Dickenwachstums darstellend. *l* = Blattspur des Zentralzylinders. *ez₁* = erste extrafaszikulare Verdickungszone. *ez₂* = Ende einer bogenförmigen Zone des zweiten extrafaszikularen Zuwachses, nach dem ersten, inneren Verdickungsring ausgehend. *tz* = parenchymatisches tangentes Zwischengewebe der zweiten extrafaszikularen Verdickungszone. *rz* = stereomatisch ausgebildetes radiales Zwischengewebe der zweiten extrafaszikularen Verdickungszone. *pe* = nach aussen erzeugtes sekundäres Perizykelparenchym. *kp* = Ausläufer des zweiten Perizykelkambiums. *b* = Bastfasern. *r* = Rinde. Vergr. 60.
14. Fig. *Achyranthes argentea* L. Partie eines tiefgeführten Querschnittes durch den Stengel, mit drei vollständig ausgebildeten und einer vierten, sich bildenden extrafaszikularen Verdickungszone. Im ersten

Zuwachsring bildet sich das radiale Zwischengewebe nur im innersten Bereich, im zweiten bis auf die halbe Höhe des Hadroms oder gar noch weiter und im dritten in dessen ganzer Ausdehnung stereomatisch aus. Das tangentielle Zwischengewebe aller Zonen ist parenchymatisch. *rz* = radiales Zwischengewebe. *tz* = tangenciales Zwischengewebe. *kp₃* = drittes extrafaszikulares Kambium. *kp₄* = viertes extrafaszikulares Kambium. Das erste und zweite extrafaszikulare Kambium hat sich vollkommen aufgebraucht. Vergr. 50.

15. Fig. *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze. Partie eines Stengelquerschnittes. *m* = Mark. *l* = Blattspuren. *p* = Perizykel, den Zentralzylinder umscheidend. *r* = Rinde. *kl* = Kollenchym. *h* = Haare. Vergr. 65.
16. Fig. *Pupalia atropurpurea* (L.) Moq. Partie eines Stengelquerschnittes. Der Perizykel wird durch die Leptompartien der an der Peripherie des Markes gelegenen Leitbündel des Zentralzylinders etwas gegen die Rinde vorgebuchtet und nimmt einen mehr oder weniger gewellten Verlauf. *m* = Mark. *l* = Leitbündel des Zentralzylinders. *p* = Perizykel. *r* = Rinde. *kl* = Kollenchym. Vergr. 140.

In den Fig. 17—20, die den Leitbündelverlauf des Zentralzylinders darstellen, sind die vereintläufigen Bündel, die sogenannten Anastomosenbündel, durch Schraffur hervorgehoben. Die dick ausgezogenen Linien der Schemata bezeichnen Anastomosenbündel, die dünngehaltenen getrennt verlaufende Blattspuren und die gestrichelten die aus den Achselsprossen kommenden Leitbündel. Die Kreislinien markieren die Eintrittsstellen der Bündel in die Achse.

17. Fig. *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze. Fig. 17 a, Schnitt durch das Internodium oberhalb des Knotens. Fig. 17 b, Schnitt direkt oberhalb des Knotens. Die Anastomosenbündel haben sich gespalten; ihre Spalthälften weichen auseinander. Fig. 17 c—e, Schnitte durch den Knoten. In 17 c münden die Achselsprosse und Blattspuren ein. Auf Schnitt 17 d haben die Anastomosenbündel die Achselsprosse bereits aufgenommen und in 17 e hat sich bereits auch die äusserste der Blattspuren mit den Anastomosenbündeln, die auf die gegenüberliegende Seite abrücken, verschmolzen. Fig. 17 f, Schnitt direkt unterhalb des Knotens. Nur die mittlere der Blattspuren ist noch frei. Fig. 17 g, Schnitt durch das Internodium unterhalb des Knotens. Die Anastomosenbündel besitzen eine gegenüber 17 a um neunzig Grad gedrehte Stellung. Fig. 17 h, Schema des Leitbündelverlaufes im Stengel. *l₁₋₃* = Blattspuren. *ln* = in den Stengel tretende Blattspuren. *a* = Anastomosenbündel. *la* = Bündel des Achselsprosses.
18. Fig. *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq. Fig. 18 a, Schnitt durch das Internodium oberhalb des Knotens. Fig. 18 b u. c, Schnitte direkt oberhalb des Knotens. Die mittlere, zwischen den beiden Anastomosenbündeln sich befindliche Blattspur spaltet sich in 18 b. Ihre Spalthälften verschmelzen in 18 c mit diesen. Die Bündel der Achselsprosse treten in den Stengel. Fig. 18 d—g, Schnitte durch den Knoten. In 18 d nehmen die Anastomosenbündel die Bündel aus den Achselsprossen auf; die Blattspuren münden in den Stengel. Je die äusserste der zu den eintretenden dekussiert stehenden Blattspuren

ist in 18 e in die Anastomosenbündel übergegangen. In 18 f ist nur noch die mittlere der Blattspuren frei. Fig. 18 h, Schnitt durch das Internodium unterhalb des Knotens. Fig. 18 i, Schema des Leitbündelverlaufes im Stengel. l_{1-3} = Blattspuren, a = Anastomosenbündel. la = Bündel des Achselsprosses.

19. Fig. *Deeringia baccata* (Retz.) Moq. Fig. 19 a, Schnitt durch das Internodium oberhalb des Knotens. Die Anastomosenbündel halten die Grenze zwischen den zu den einzelnen Blättern gehörenden Abschnitten des Stengels besetzt. Fig. 19 b, Schnitt direkt oberhalb des Knotens. Die mittlere der Blattspuren spaltet sich. Ihre Hälften weichen auseinander. Fig. 19 c—e, Schnitte durch den Knoten. In 19 c münden die Bündel des Achselsprosses in den Stengel und verschmelzen mit den Spaltheilften der mittleren Blattspur. Diese rücken in 19 d nach den Flanken ab und vereinigen sich mit der seitlich gelegenen Blattspur. In 19 e treten die Blattspuren in den Stengel. Fig. 19 f, Schnitt direkt unterhalb des Knotens. Fig. 19 g, Schnitt durch das Internodium unterhalb des Knotens. Fig. 19 h, Schema des Leitbündelverlaufes im Stengel. l_1 u. l_2 = Blattspuren. a = Anastomosenbündel. la = Bündel des Achselsprosses.
20. Fig. *Digera alternifolia* (L.) Ascherson. Fig. 20 a, Schnitt durch das Internodium oberhalb des Knotens. Die Anastomosenbündel halten die Grenze zwischen den zu den einzelnen Blättern gehörenden Abschnitten des Stengels besetzt. Die Blattspuren des zu betrachtenden Sektors des Stengelquerschnittes sind schon im zweiten, beziehungsweise dritten Knoten oberhalb dieser Schnittstelle mit den Anastomosenbündeln verschmolzen. Die äusseren Bündel des Achselsprosses sind im Begriff, in diese überzugehen. Fig. 20 b u. c, Schnitte durch den Knoten. In 20 b treten die Bündel des Achselsprosses sowie die Blattspuren in den Stengel. Fig. 20 d, Schnitt direkt unterhalb des Knotens. Die inneren Bündel des Achselsprosses sind von den Anastomosenbündeln aufgenommen worden; die äusseren halten sich peripher und kommen mit ihren Leptom- und sekundären Hadromteilen in den ersten extrafaszikularen Zuwachs zu liegen. Sie verschmelzen in ihrem Niedersteigen sukzessive mit den Anastomosenbündeln. Fig. 20 e, Schnitt durch das Internodium unterhalb des Knotens. Fig. 20 f, Schema des Leitbündelverlaufes im Stengel. Fig. 20 g, Schema des Leitbündelverlaufes im Grenzgebiet von Stengel, Hypokotyl und Wurzel. Fig. 20 h, Schema des Leitbündelverlaufes im Grenzgebiet von Stengel, Hypokotyl und Wurzel von *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze. l_1 u. l_2 = Blattspuren. ln = in den Stengel tretende Blattspuren. a = Anastomosenbündel. le = äussere Bündel des Achselsprosses. li = innere Bündel des Achselsprosses. ez = in Ausbildung begriffene, erste extrafaszikulare Zuwachszone.

Die Fig. 21—32 stellen schematisch gehaltene Querschnitte dar. In allen Abbildungen sind die Leitbündel des Zentralzylinders von einer Linie umrandet und dadurch von denen des extrafaszikularen Zuwachses unterschieden. Das primäre Grundgewebe, also Mark und Rinde, wurde durch Punktierung wiedergegeben. Das sekundäre

Grundgewebe, das sekundäre Perizykelgewebe also, ist, sofern es stereomatische Ausbildung aufweist, durch zwei sich rechtwinklig kreuzende Liniensysteme gekennzeichnet; besitzt es aber parenchymatischen Charakter, so ist es durch radial verlaufende Linien ausgedrückt. Durch zwei parallel dahinziehende, mit Querstrichen verbundene Linien, ist das extrafaszikulare Kambium angedeutet.

21. Fig. *Pleuropetalum costaricense* Wendl. Stengelquerschnitt. Die Bündel des Zentralzylinders umstehen im Kreis das Mark. Das tangentielle Zwischengewebe des ersten und zweiten Zuwachsrings ist parenchymatisch, das radiale stereomatisch ausgebildet. *lc* = Bündel des Zentralzylinders. *m* = Mark. *tz₁* = tangenciales Zwischengewebe des ersten extrafaszikularen Zuwachses. *tz₂* = tangenciales Zwischengewebe des zweiten extrafaszikularen Zuwachses. *rz₁* = radiales Zwischengewebe des ersten extrafaszikularen Zuwachses. *rz* = radiales Zwischengewebe des zweiten extrafaszikularen Zuwachses. *kp* = Perizykelkambium. *ps* = sekundäres Perizykelparenchym. *lz* = Leitbündel des extrafaszikularen Zuwachses. *br* = Brücke zwischen aufeinanderfolgenden Zuwachszonen. *r* = Rinde. *kl* = Kollenchym. *k* = Kork. Vergr. ca. 30.
22. Fig. *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze. Stengelquerschnitt. Das gesamte Zwischengewebe ist stereomatisch, mit Ausnahme schmaler, die Leptopartien der Leitbündel überdeckender Zonen. *lz* = Leitbündel des extrafaszikularen Zuwachses. *ps* = sekundäres Perizykelparenchym. *kl* = Kollenchym. Vergr. ca. 30.
23. Fig. *Deeringia baccata* (Retz.) Moq. Stengelquerschnitt. Es sind drei extrafaszikulare Zonen ausgebildet. Die vierte ist in Entwicklung begriffen. Vergr. ca. 30.
24. Fig. *Alternanthera spinosa* (Hornem.) Roemer et Schultes. Stengelquerschnitt. Die Leitbündel des Zentralzylinders stecken mit ihrem Leptom und sekundären Hadrom ganz im stereomatisch ausgebildeten Gewebe des ersten extrafaszikularen Zuwachses. Nur ihre primären Hadrompartien ragen ins Mark. Die zweite extrafaszikulare Zuwachszone ist noch nicht vollständig erstellt. Das radiale wie tangentielle Zwischengewebe bildet sich in der ganzen Ausdehnung stereomatisch aus. *lc* = Bündel des Zentralzylinders. *kp* = Perizykelkambium. *kl* = Kollenchym. Vergr. ca. 30.
25. Fig. *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. Stengelquerschnitt. Nur das tangentielle Zwischengewebe des ersten extrafaszikularen Zuwachses bildet sich vollständig stereomatisch aus. Vom radialen Zwischengewebe sind in den aufeinanderfolgenden Zonen verschieden grosse Partien stereomatisch entwickelt. *k* = Kork. Vergr. ca. 30.
26. Fig. *Achyranthes argentea* L. Stengelquerschnitt. Die beiden Anastomosenbündel liegen einander genähert im Mark. Die frei verlaufenden Bündel des Zentralzylinders ragen mit ihrer primären Hadrompartie ins Mark; ihr Leptom und ihre sekundäre Hadrompartie liegen in der ersten extrafaszikularen Zuwachszone eingebettet. *a* = Anastomosenbündel. *l* = Blattspuren. *le* = äussere Bündel des Achsel sprosses. *b* = Gruppen von Bastfasern. *kl* = Kollenchym. Vergr. ca. 30.
27. Fig. *Cyathula geniculata* Lour. Stengelquerschnitt. Ausser den Anasto-

mosenbündeln sind je die mittlere der Blattspuren ins Mark verlagert. Die übrigen Bündel des Zentralzylinders liegen peripher, eingekeilt im sich bildenden ersten extrafaszikularen Zuwachs. a = Anastomosenbündel. $l_1, 2, 3$ u. 4 = Blattspuren. le = äussere Bündel des Achselsprosses. b = Gruppen von Bastfasern. kl = Kollenchym. Vergr. ca. 30.

28. Fig. *Pfaffia decipiens* Hooker. Stengelquerschnitt. $l_1, 2, 3$ u. 4 = Blattspuren, die im nächstoberen Knoten in den Stengel traten. Sie stehen auf Eckpunkten einer zickzackförmig gebrochenen Linie und verhalten sich hierin ähnlich wie diejenigen der *Amarantus*-Arten. Von ihnen verlagern sich l_1 u. 2 ins Mark. a_1 u. 2 = Bündel einer Gruppe, die die Blattspuren des vorhergehenden Internodiums in sich begreift. Wahrscheinlich ist a_1 die mittlere, noch frei verlaufende Blattspur. Die mit a_2 bezeichneten Stränge dürften Anastomosenbündel sein. Derart die Verhältnisse aufgefasst, wäre der Leitbündelverlauf, abgesehen von der Verlagerung der Bündel ins Mark, ähnlich dem bei *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq. und von einem diesem ähnlichen Typus abzuleiten. Dieser jedoch ist nicht ursprünglich und lässt sich, wie p. 264 erwähnt, auf einen bei Arten mit dekussierter Blattstellung zwar nicht beobachteten Fall, wo alle Blattspuren getrennt bis zur Stelle nächstgleicher Insertion verlaufen würden und zugleich die Peripherie des Markes einnehmen, zurückführen. Die Verhältnisse bei *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq. erscheinen als direkt von diesem primären Typus abgeleitet. Sie sind aber ihrerseits einer weiteren Modifikation zugänglich. Diese könnte zunächst darin bestehen, dass die die Blattspuren des nächsthöheren Internodiums in sich begreifende Bündelgruppe sich ganz oder teilweise ins Mark verlagert. Die im nächstoberen Knoten in die Stengel eintretenden Blattspuren wären dagegen noch randständig anzunehmen. Diese Form findet sich zwar in den untersuchten Arten nicht realisiert. Von ihr gelangt man jedoch durch die Annahme, dass nun die dort randständigen Blattspuren teilweise in das Mark vordringen, zum Verhalten, wie es *Pfaffia decipiens* Hooker aufweist. Ins Mark gebettete Stränge kommen namentlich bei Arten mit stark entwickeltem Leitungssystem des Zentralzylinders vor. Die Verlagerung einzelner Bündel nach innen hat daraus zu schliessen wohl die Bedeutung des Platzmachens für die neueintretenden und auf der Peripherie des Zentralzylinders sich verteilenden Blattspuren. Es werden daher zunächst nur die Anastomosenbündel, überhaupt die zu den neueintretenden Bündeln übers Kreuz stehenden Stränge ins Mark vorrücken. Dadurch überlassen sie den eigentlich ihnen zugehörigen Raum an der Peripherie des Zentralzylinders den im nächst oberen Knoten einmündenden Blattspuren, die denn tatsächlich auch von ihm Besitz ergreifen. Herrscht trotz dieser Massnahme noch Platzmangel, so werden jetzt erst einzelne Blattspuren ins Mark abgedrängt werden. le = die vereinigten äusseren Bündel des Achselsprosses. ez = erster extrafaszikularer Zuwachs. b = Bastfasern. kl = Kollenchym. Vergr. ca. 30.

29. Fig. *Stilbanthus scandens* Hooker. Stengelquerschnitt. Die Verhältnisse liegen ähnlich wie bei *Pfaffia decipiens* Hooker. $l_1, 2, 3, 4$ u. $5 =$ Blattspuren, die im nächstoberen Knoten in den Stengel traten. $a_1, 2, 3 =$ Bündel einer Gruppe, die die Blattspuren des vorhergehenden Internodiums in sich begreift. Wahrscheinlich ist a_1 die mittlere, noch frei verlaufende Blattspur, während a_2 u. 3 Anastomosenbündel darstellen dürften, oder umgekehrt. le_1 u. $2 =$ wahrscheinlich die teilweise vereinigten Bündel des Achselsprosses. $ez =$ erster extrafaszikularer Zuwachs. $b =$ Bastfasern. $kl =$ Kollenchym. Vergr. ca. 30.
30. Fig. *Sericostachys scandens* Gilg et Lopr. Stengelquerschnitt, $l_1, 2, 3, 4$ u. $5 =$ Blattspuren, die im nächstoberen Knoten in den Stengel traten. $a =$ Anastomosenbündel. $le =$ vereinigte Bündel des Achselsprosses. $ez =$ erste extrafaszikulare Zuwachszone. $b =$ Bastfasern. $kl =$ Kollenchym. Das Verhalten bezüglich der Leitbündelverteilung bei *Sericostachys scandens* Gilg et Lopr. lässt sich von dem von *Froelichia floridana* (Nutt.) Moq. ableiten und somit schliesslich auf den in der Erklärung der Fig. 26 erwähnten primären Typus zurückführen. Statt dass die die Blattspuren des nächsthöheren Internodiums enthaltende Gruppe von Leitbündeln sich ins Mark verlagert, verschmelzen zunächst alle ihre Stränge zu einem einzigen, peripher stehenden Anastomosenbündel und schaffen dadurch Raum für die im nächsthöheren Knoten in den Stengel tretenden Blattspuren. Diese Modifikation findet sich bei *Iresine paniculata* (L.) O. Kuntze und *Pupalia atropurpurea* (Lam.) Moq. ausgebildet. Durch Verlagerung der Anastomosenbündel kann dieser Fall in den von *Achyranthes argentea* L. übergehen. *Alternanthera sessilis* (L.) R. Br. scheint gewissermassen die Brücke zu bilden, in dem seine Anastomosenbündel sich kaum drei Zellen weit von der Peripherie des Markes entfernen. Treten schliesslich noch Blattspuren oder Blattspuren nebst den vereinigten Bündel der Achselsprosse in das Mark ein, so ergibt sich ein Querschnittsbild, wie es *Cyathula geniculata* Lour., beziehungsweise *Sericostachys scandens* Gilg et Lopr. zeigen. *Cyathula geniculata* Lour., *Pfaffia decipiens* Hooker, *Sericostachys scandens* Gilg et Lopr. und *Stilbanthus scandens* Hooker sind also bezüglich des Leitbündelverlaufes als stark abgeleitete Arten zu betrachten. Dasselbe gilt für die Arten der Gattungen *Amarantus*, *Celosia* und *Digera*, überhaupt für alle Arten, die markständige Leitbündel aufweisen. Vergr. ca. 30.
31. Fig. *Aerua sanguinolenta* Blume. Wurzelquerschnitt. Die Bündel des axilen Stranges sind durch stumpfwinklige Sektoren parenchymatischen primären Grundgewebes getrennt. Die Wurzel hat sich durch zwei extrafaszikulare Zuwachszonen verdickt. Das sekundäre Perikambiumgewebe, das sekundäre Grundgewebe also, ist in der Hauptsache parenchymatisch ausgebildet. $gw =$ primäres parenchymatisches Grundgewebe. $lz_1 =$ Bündel der ersten extrafaszikularen Zuwachszone. $lz_2 =$ Bündel der zweiten extrafaszikularen Zuwachszone. $tz =$ parenchymatisches tangenciales Zwischengewebe. $rzp =$ parenchymatisches radiales Zwischengewebe. $rzs =$ stereomatisches radiales Zwischengewebe. $k =$ Kork. Vergr. ca. 30.

32. Fig. *Gomphrena globosa* L. Wurzelquerschnitt. Der axile Strang weist eine mehr oder weniger kompakte Scheibe von Leitungselementen auf. Es ist nur eine extrafaszikulare Zuwachszone voll ausgebildet; die zweite ist in Entwicklung begriffen. *gr* = primäres, parenchymatisches Grundgewebe. *lz* = Bündel der ersten extrafaszikularen Zuwachszone. *kp* = zweites extrafaszikulares Kambium. *tz* = parenchymatisches tangenciales Zwischengewebe. *rzs* = stereomatisches radiales Zwischengewebe. *k* = Kork. Vergr. ca. 30.

Materialverzeichnis.

Die Arten, die im folgenden Verzeichnis die Marke + führen, wurden im Botanischen Garten der Universität Zürich kultiviert und standen mir beliebig zur Verfügung. An ihnen gewann ich die Resultate der vorliegenden Arbeit. Um ihre Gültigkeit für die Familie überhaupt zu prüfen, musste die Untersuchung auf Vertreter weiterer Gattungen ausgedehnt und zum Herbarium des Botanischen Museums der Universität Zürich gegriffen werden. Selbstverständlich konnten den betreffenden Arten, die ich mit * bezeichnet habe, nur kleinste, für ein bis drei Handschnitte ausreichende Proben entnommen werden. Aus dem Querschnittsbild, das oft recht eindeutig war, schloss ich auf die Entwicklung und den Leitbündelverlauf der betreffenden Pflanzen und reihte sie nach meinen Befunden und Mutmassungen alsdann in die Schemata ein. Ihre Stellung ist nicht immer ganz sicher, doch kann ich mit Bestimmtheit sagen, dass sie in den grossen allgemeinen Rahmen hineingehören. Die mit o versehenen Arten des Verzeichnisses sind in der Literatur erwähnt und im Text berücksichtigt.

- * *Acanthochiton Wrightii* Torrey
- + *Achyranthes argentea* L.
- * — *aspera* L.
- * — *avicularis* E. Meyer
- + — *crispa* Desf.
- * *Acnida australis* A. Gray
- * — *cannabina* L.
- * — *tamariscina* A. Gray
- o *Aerua javanica* (Burm.) Juss.
- * — *lanata* (L.) Juss.
- + — *sanguinolenta* Blume
- o — *scandens* (Roxb.) Wall
- * — *tomentosa* Forskål
- * *Allmania albida* R. Br.
- * — *nodiflora* R. Br.
- o *Alternanthera aquatica* (Parodi) Chodat
- * — *ficoidea* (L.) Roemer et Schultes
- * — *gracilis* (Moq.) Loisl.
- * — *Jacquini* (Schrader) O. Kuntze
- * — *maritima* St. Hil.
- * — *nana* R. Br.
- * — *nodiflora* R. Br.
- * — *obovata* (Moq.) Millsp.

- **Alternanthera paronychioides* St. Hil.
 - o — *philoxeroides* (Moq.) Griseb.
 - + — *polygonoides* (L.) R. Br.
 - o — *procumbens* (Zucc.) Roemer et Schultes
 - * — *repens* (L.) O. Kuntze
 - + — *sessilis* (L.) R. Br.
 - + — *spinosa* (Hornem.) Roemer et Schultes
 - * — *straminea* Mart.
- **Amarantus acutilobus* Uline et Bray
 - o — *albus* L.
 - o — *ascendens* Loisl.
 - o — *atropurpureus* Roxb.
 - + — *caudatus* L.
 - * — *crassipes* Schlechtend.
 - o — *cruentus* L.
 - * — *deflexus* L.
 - * — *emarginatus* A. Br. et Bouché
 - o — *glomeratus* Pospichal
 - * — *gracilis* Desf.
 - o — *hybridus* L.
 - o — *lividus* L.
 - * — *melancholicus* L.
 - * — *oleraceus* L.
 - + — *paniculatus* L.
 - * — *patulus* Bertol.
 - + — *retroflexus* L.
 - o — *spinosus* L.
 - o — *strictus* Willd.
 - * — *sylvestris* Desf.
 - o — *tenuifolius* Willd.
 - o — *tricolor* L.
 - o — *tristis* L.
- **Arthraerua Leubnitziae* (O. Kuntze) Schinz
- **Banalia thyrsoflora* (Wall.) Moq.
- **Bosea Amherstiana* (Moq.) Hooker
 - * — *cypria* Boiss.
 - * — *Yervamora* L.
 - + — *spec.*
- **Calicorema squarrosa* Schinz
- **Celosia anthelminthica* Ascherson
 - + — *argentea* L.
 - + — *cristata* L.
 - * — *virgata* Jacq.
- **Centema angolensis* Hooker
 - * — *cruciata* Schinz
- **Centemopsis gracilentia* (Hiern) Schinz
- **Chamissoa altissima* Nees et Mart.
 - * — *macrocarpa* H. B. et K.
 - o — *pyramidalis* (Burm.) Moq.

- **Charpentiera obovata* Gaudich.
- **Chinothrix latifolia* Rendle
- * — *somalensis* Hooker
- **Cladothrix lanuginosa* Nutt.
- **Cyathula capitata* (Wall.) Moq.
- * — *cylindrica* (Bojer) Moq.
- + — *geniculata* Lour.
- + — *globulifera* (Bojer) Moq.
- * — *prostrata* (L.) Blume
- o — *Schimperia* (Hochst.) Moq.
- + — cf. *Schimperia* (Hochst.) Moq.
- **Cyphocarpa orthacantha* (Hochst.) C. B. Clarke
- * — *trichinioides* (Fenzl) Lopr.
- **Dasysphaera Robecchii* Lopr.
- **Deeringia altissima* F. v. Müller
- + — *baccata* (Retz.) Moq.
- + — spec.
- **Dicraurus leptocladus* Hooker fil.
- +*Digera alternifolia* (L.) Ascherson
- +*Froelichia floridana* (Nutt.) Moq.
- * — *gracilis* (Hooker) Moq.
- + — *interrupta* (L.) Moq.
- **Gomphrena aurantiaca* Hort.
- + — *decumbens* Jacq.
- + — *globosa* L.
- **Gossypianthus rigidiflorus* Hooker
- **Guilleminea australis* (Griseb.) Hooker
- * — *illecebroides* H. B. et K.
- o *Hebanthe holosericea* Mart.
- o — *pulverulenta* Mart.
- **Henonia scoparia* Moq.
- **Hermbstaedtia caffra* (Meisner) Moq.
- * — *elegans* Moq.
- * — *glauca* (Mart.) Moq.
- o *Iresine celosioides* L.
- * — *elatior* Rich.
- + — *Herbstii* Hooker
- o — *Lindeni* van Houtte
- + — *paniculata* (L.) O. Kuntze
- * — *vermicularis* Moq.
- **Leucosphaera Bainesii* (Hooker) Gilg
- **Loprioria Ruspoli* (Lopr.) Schinz
- **Marcellia denudata* (Hooker) Lopr.
- **Mechowia grandiflora* Schinz
- * — *quadriflora* Schinz
- **Nelsia quadrangula* (Engler) Schinz
- **Neocentema alternifolia* Schinz
- **Nothosaerua brachiata* (L.) Wight
- **Nototrichium fulvum* Schinz

Fig. 1

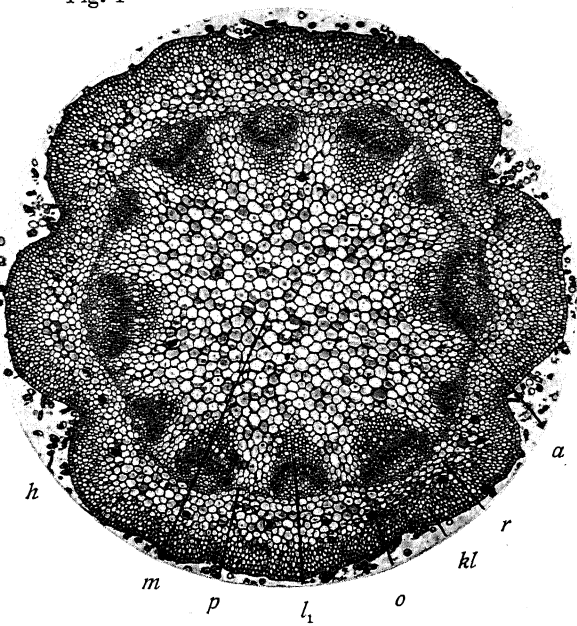


Fig. 2

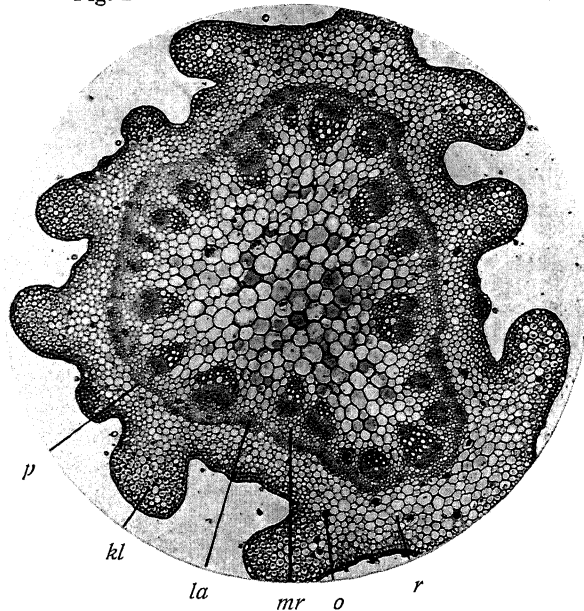


Fig. 5

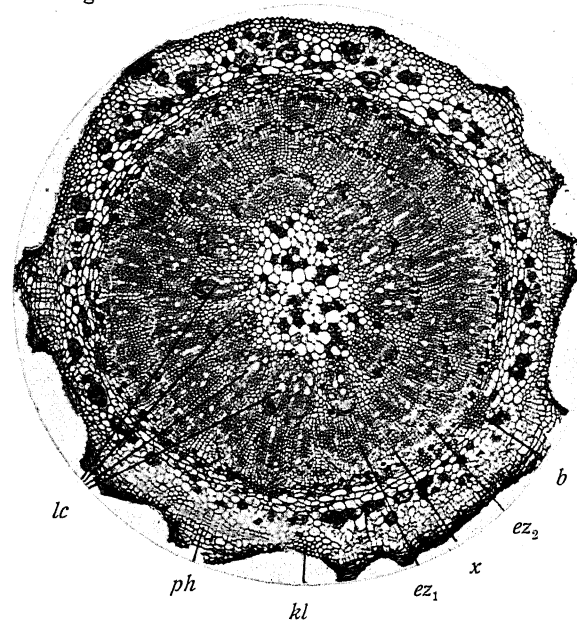


Fig. 6

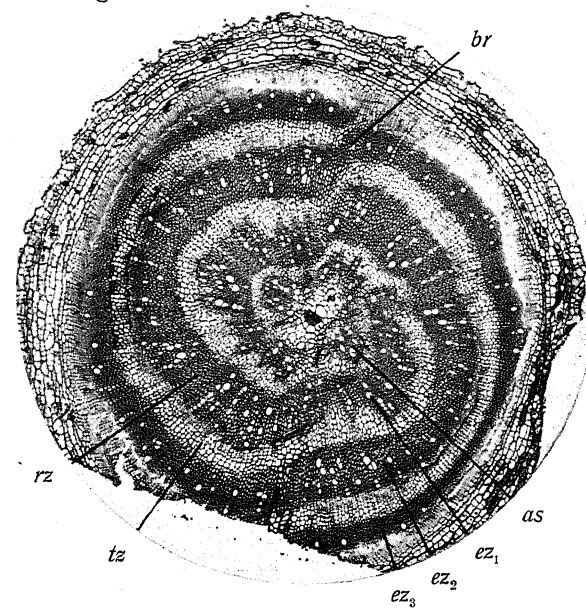


Fig. 3

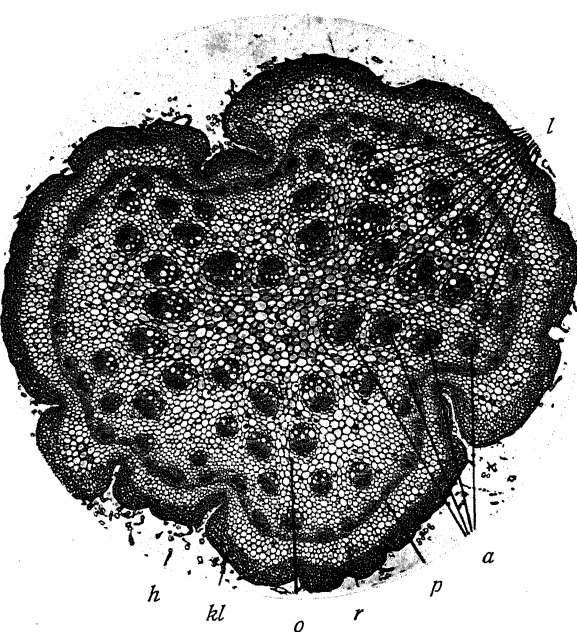


Fig. 4

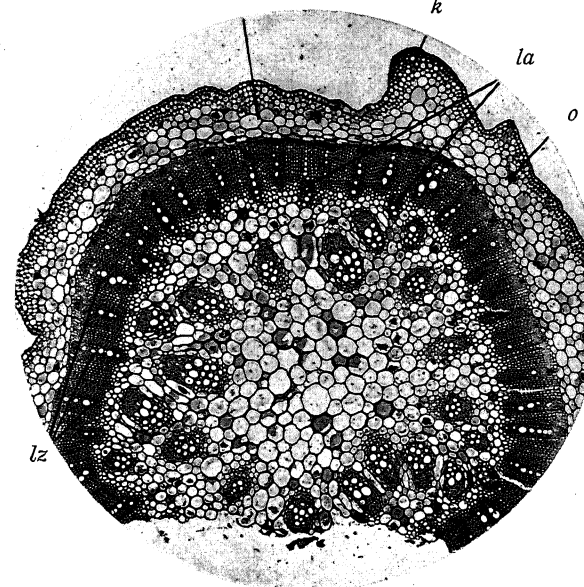


Fig. 7

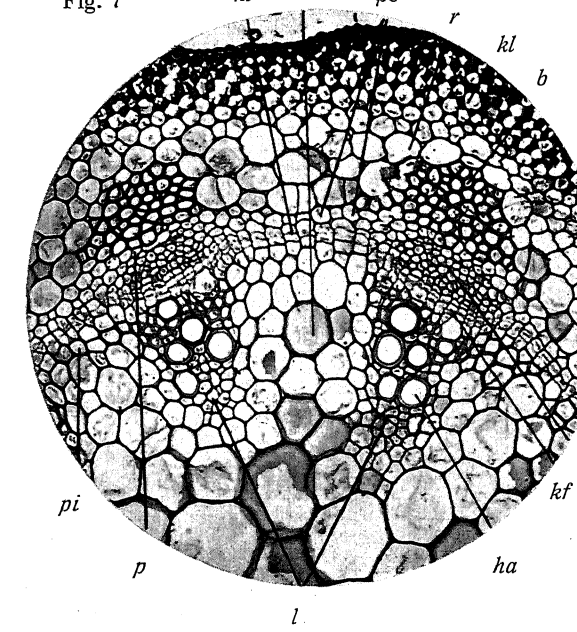


Fig. 8

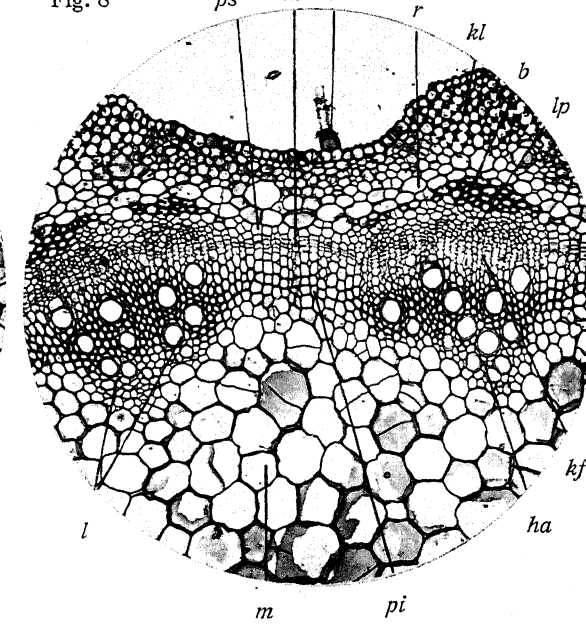


Fig. 1

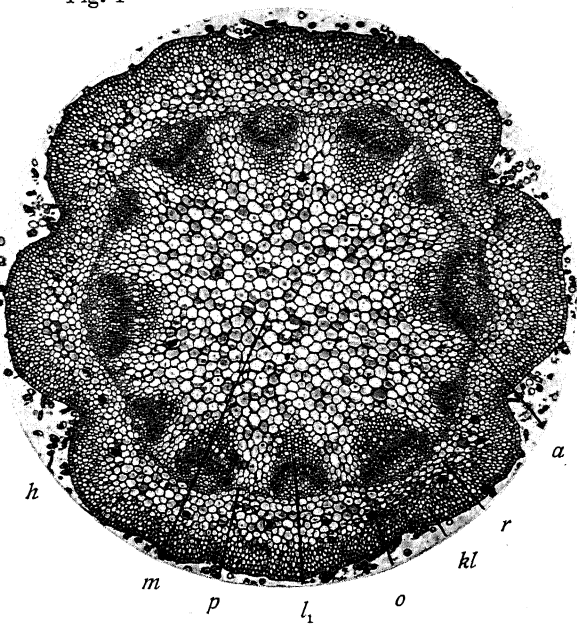


Fig. 2

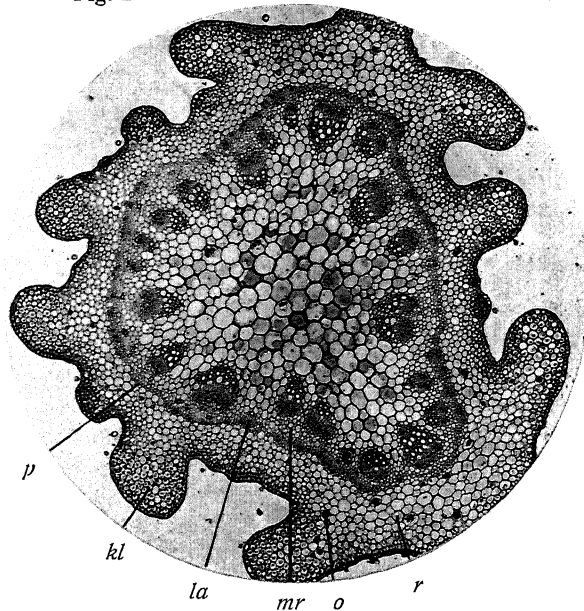


Fig. 5

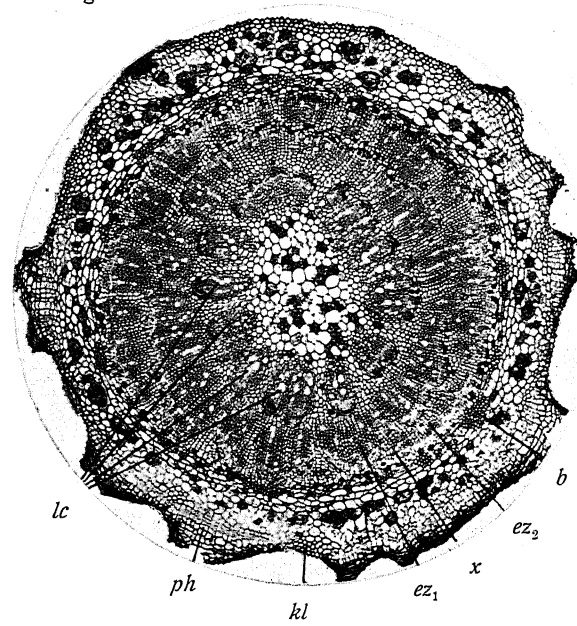


Fig. 6

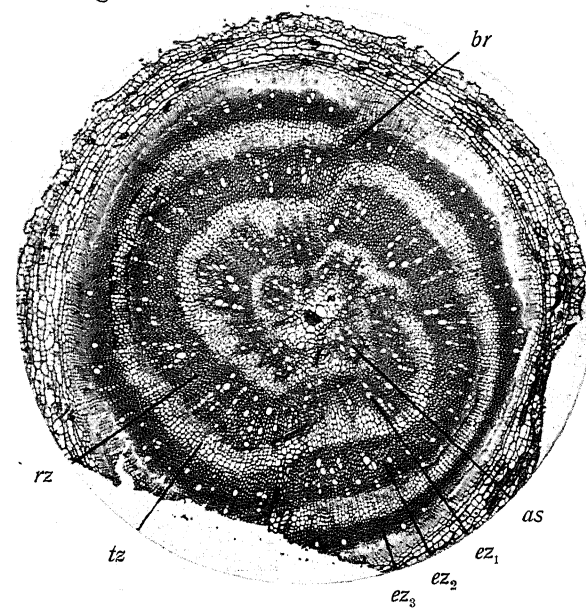


Fig. 3

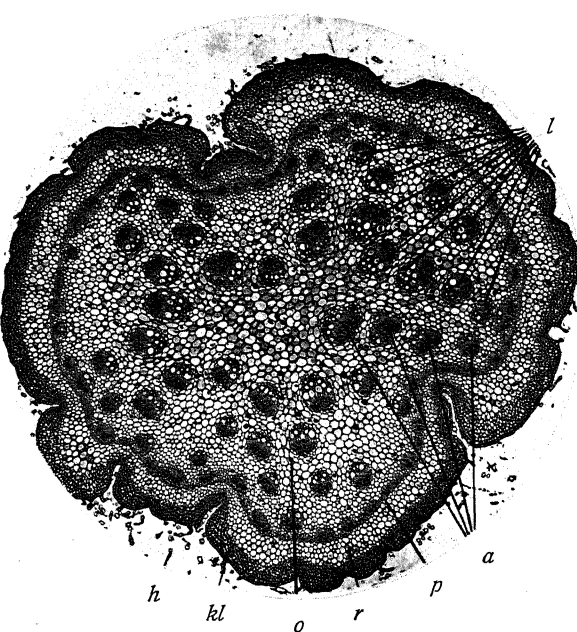


Fig. 4

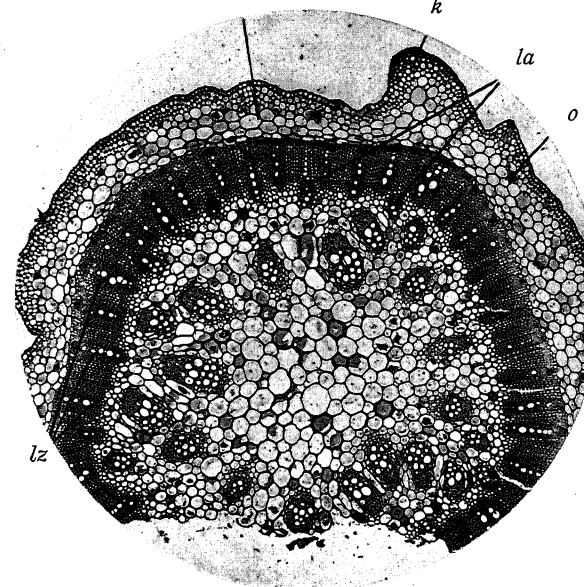


Fig. 7

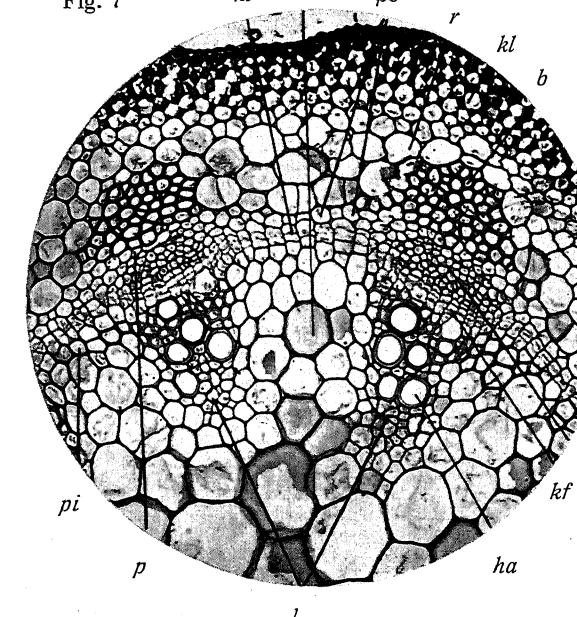


Fig. 8

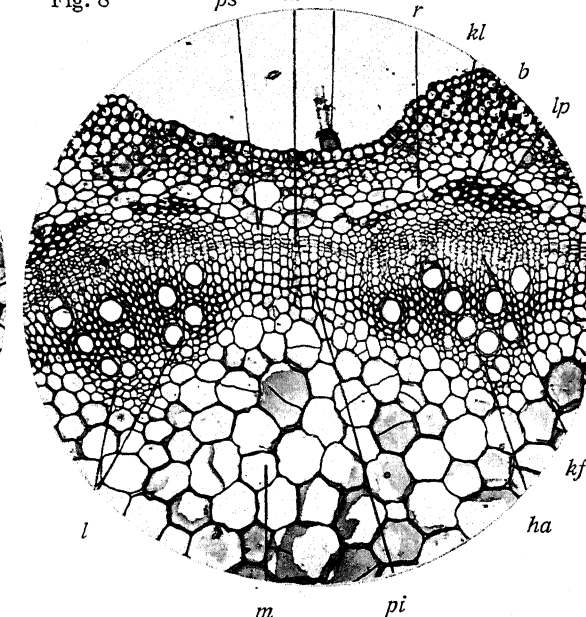


Fig. 9

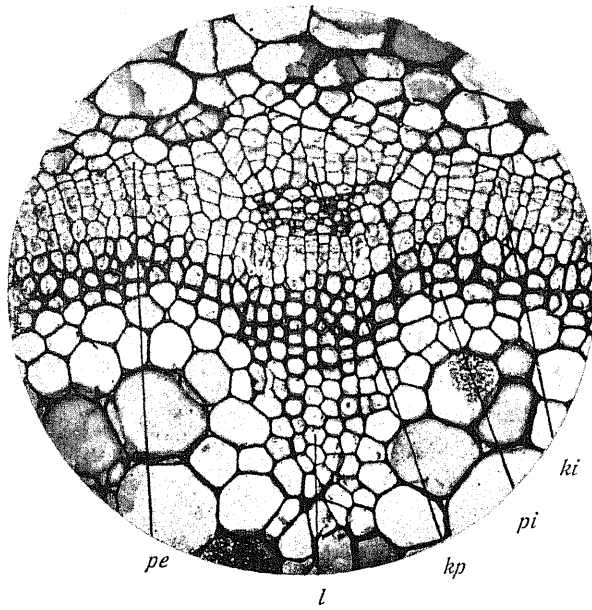


Fig. 10

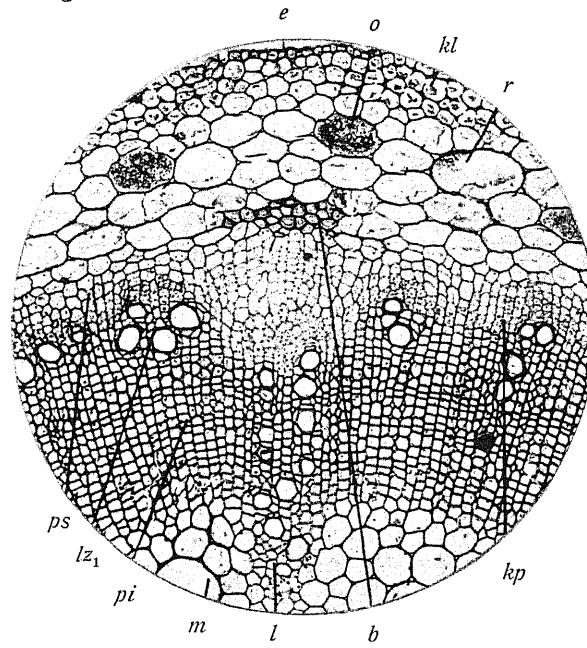


Fig. 13

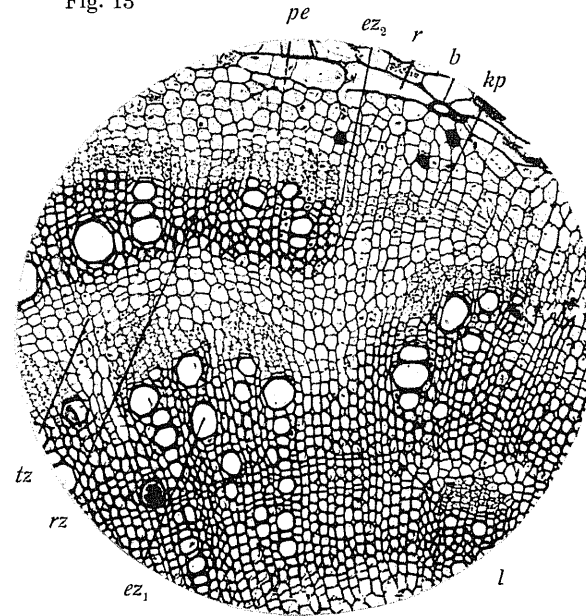


Fig. 14

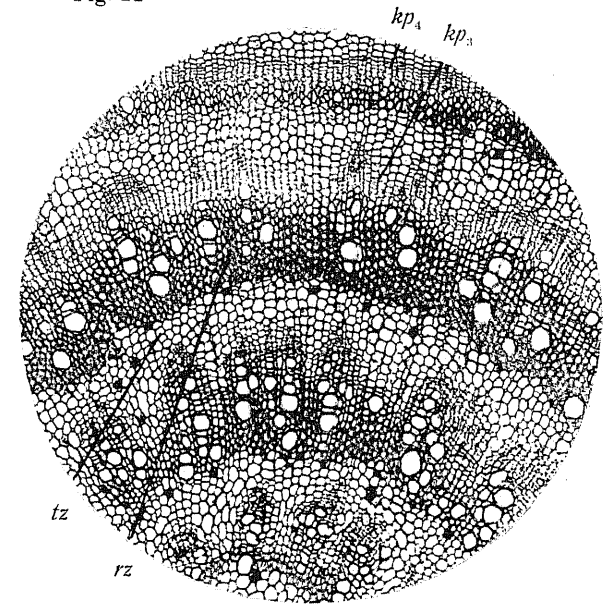


Fig. 11

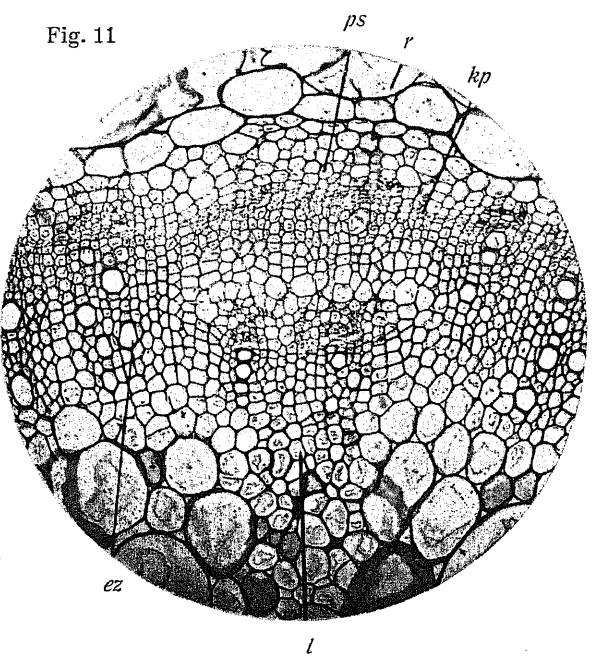


Fig. 12

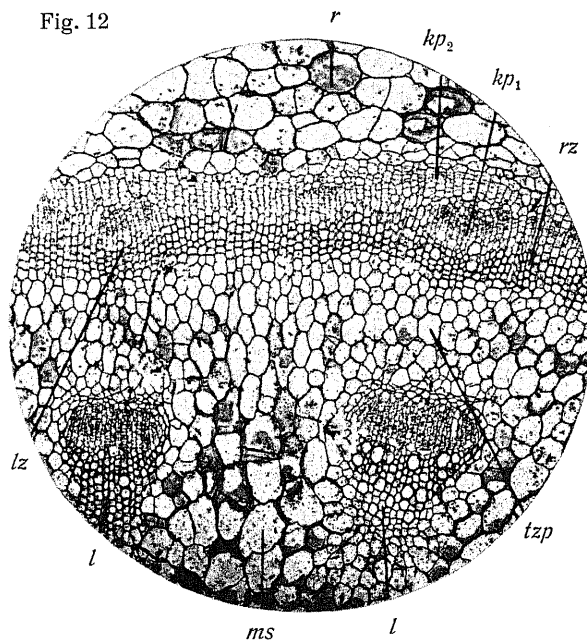


Fig. 15

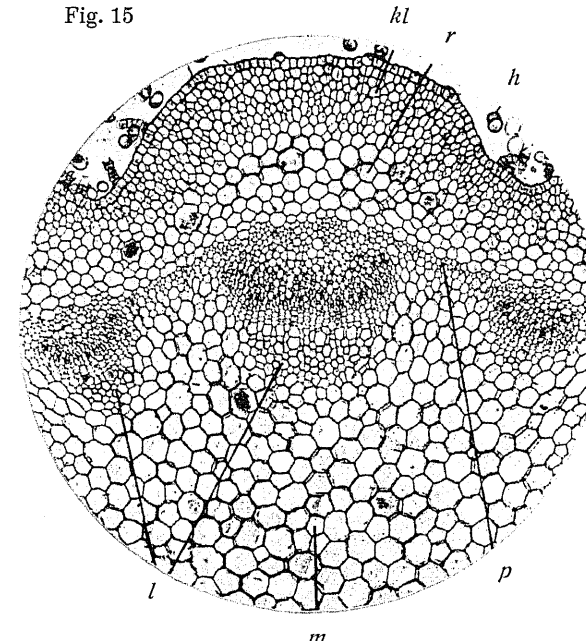


Fig. 16

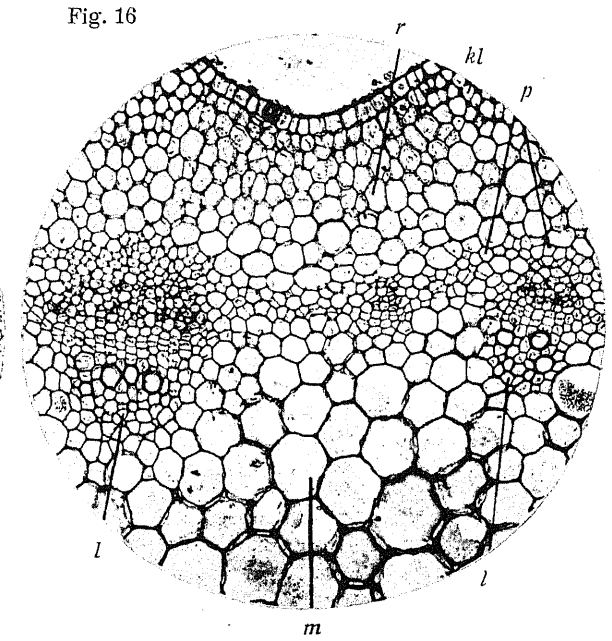


Fig. 17a

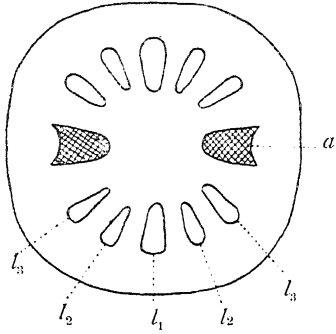


Fig. 17e

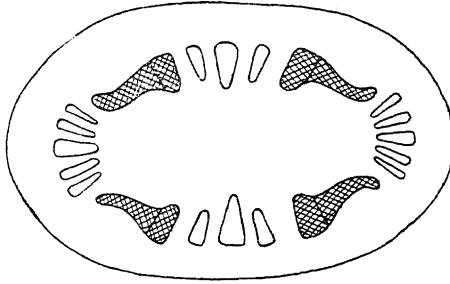


Fig. 17b

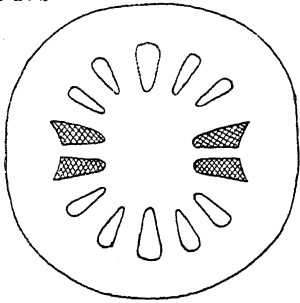


Fig. 17f

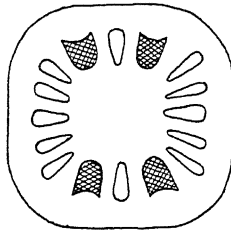


Fig. 17g

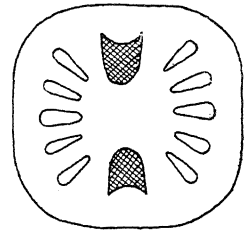


Fig. 17c

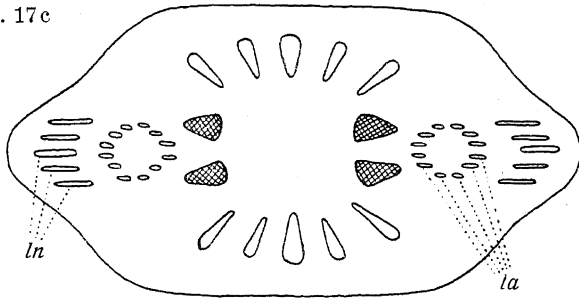


Fig. 17h

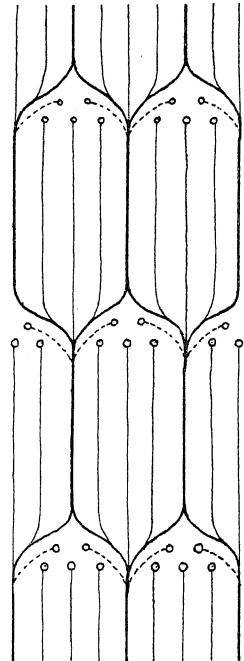


Fig. 17d

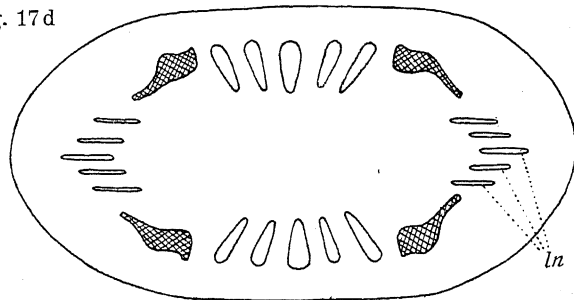


Fig. 18a

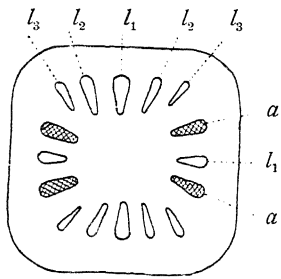


Fig. 18f

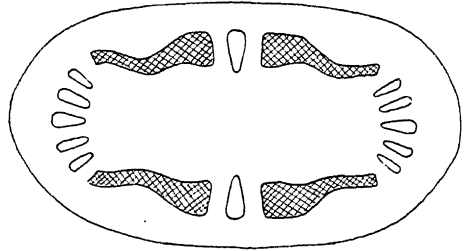


Fig. 18b

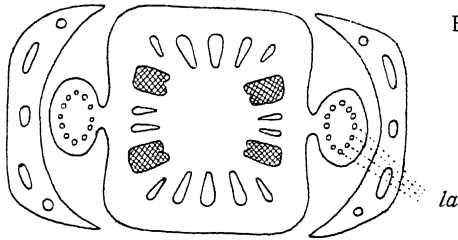


Fig. 18g

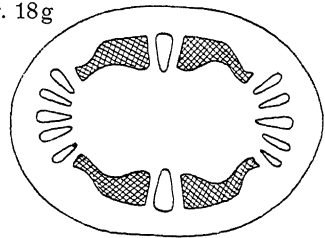


Fig. 18c

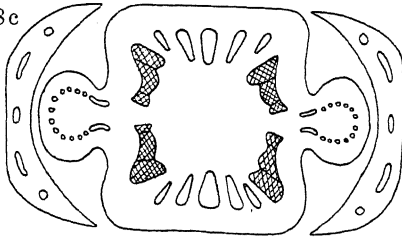


Fig. 18h

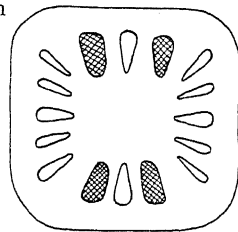


Fig. 18d

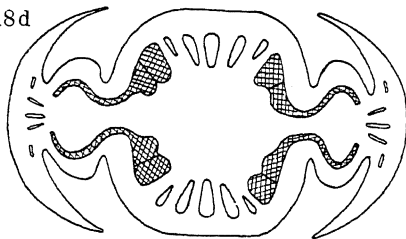


Fig. 18i

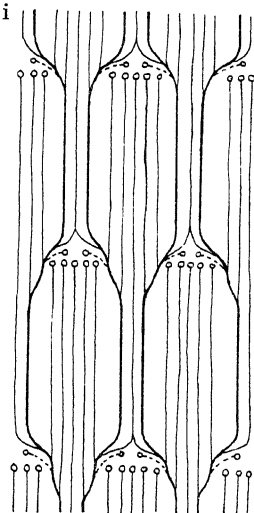


Fig. 18e

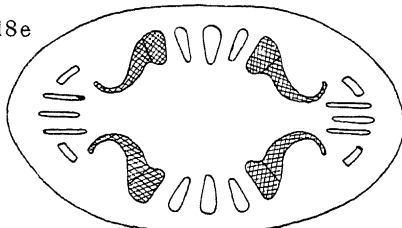


Fig. 19a

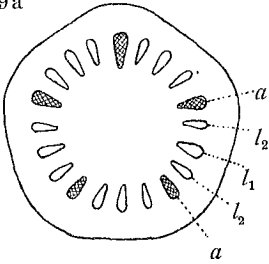


Fig. 19e

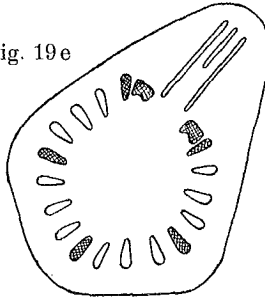


Fig. 19g

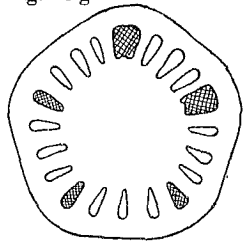


Fig. 19b

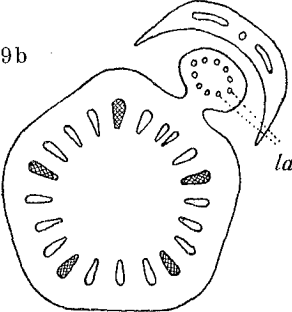


Fig. 19f

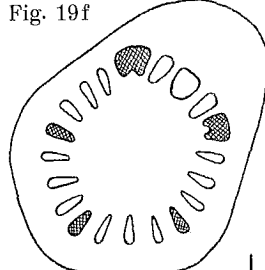


Fig. 19h

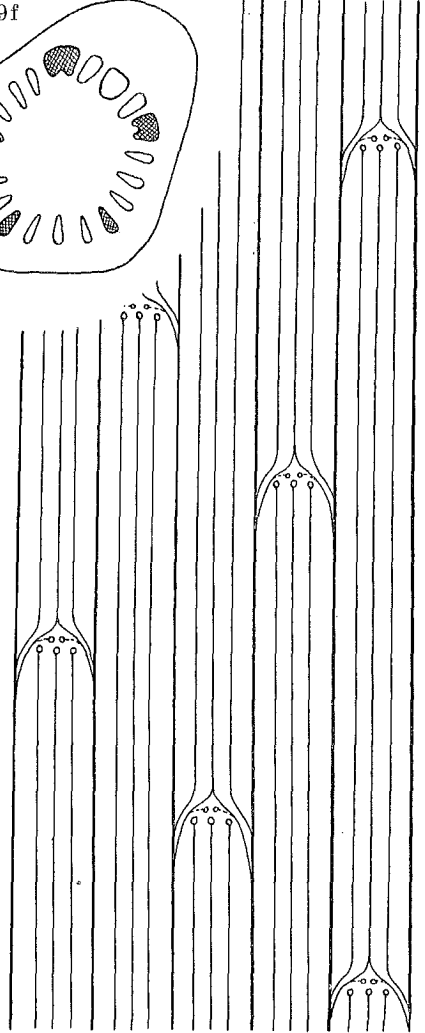


Fig. 19c

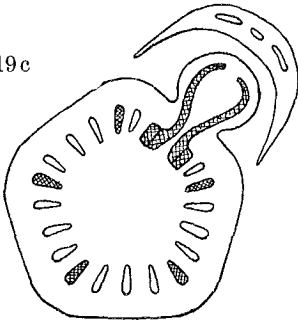
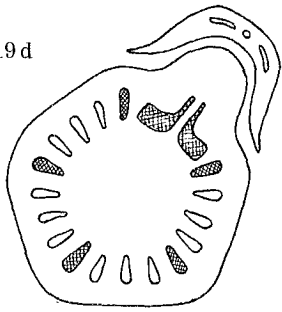


Fig. 19d



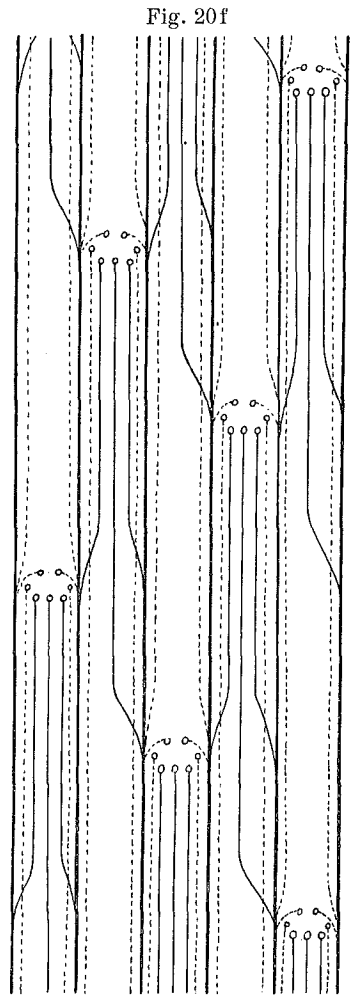
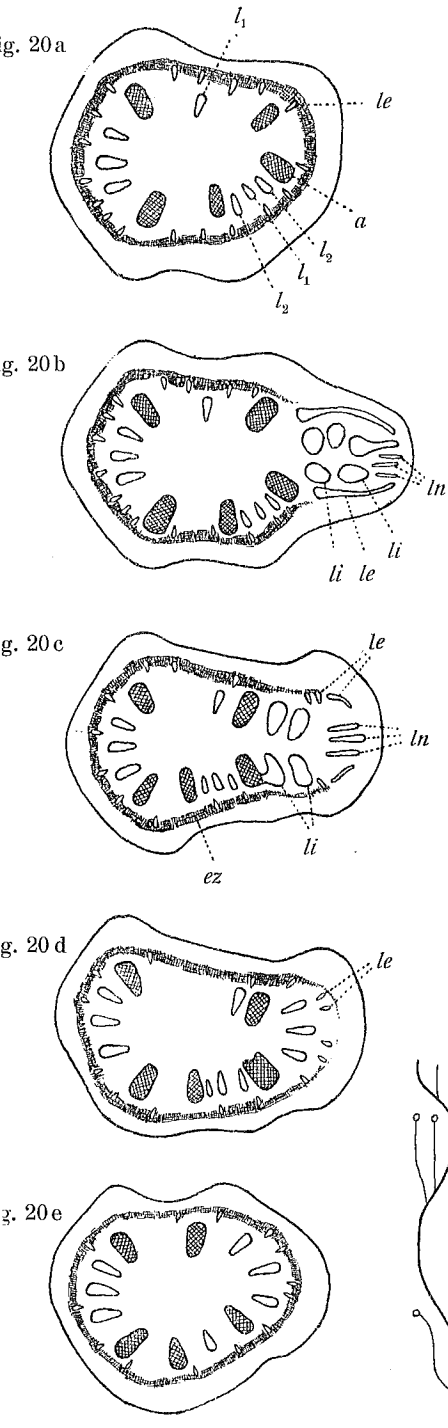


Fig. 20g

Fig. 20h

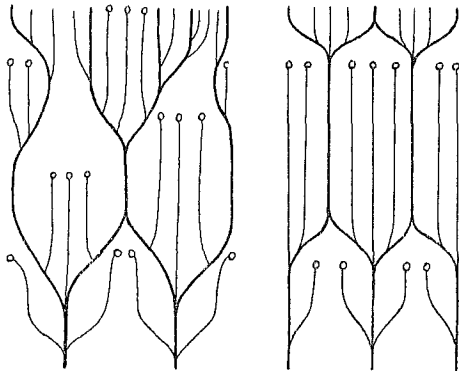


Fig. 21

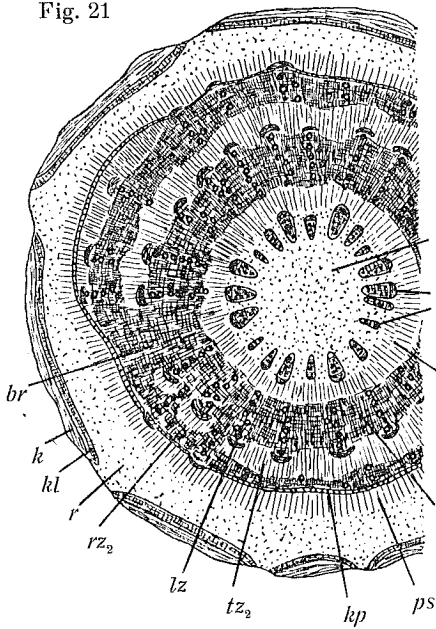


Fig. 22

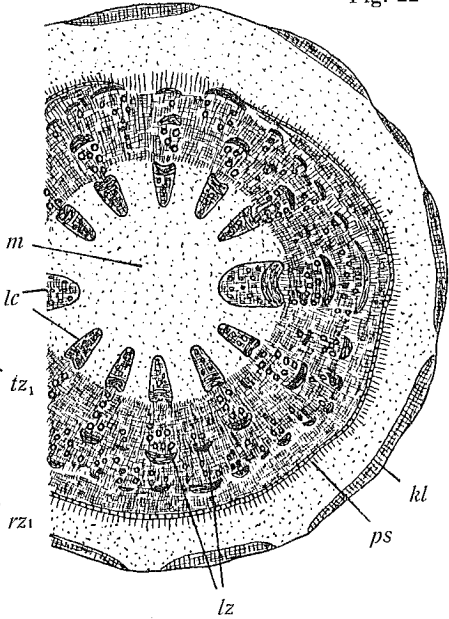


Fig. 23

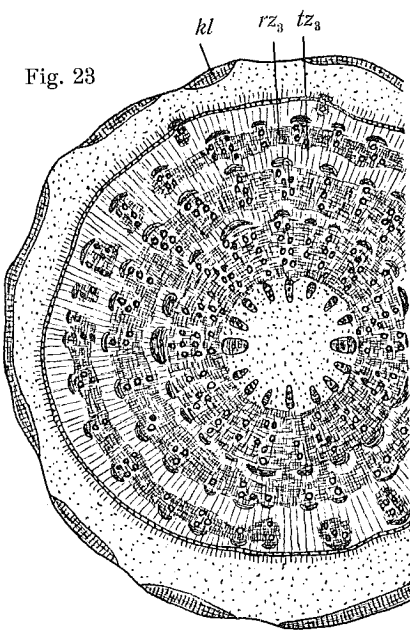


Fig. 24

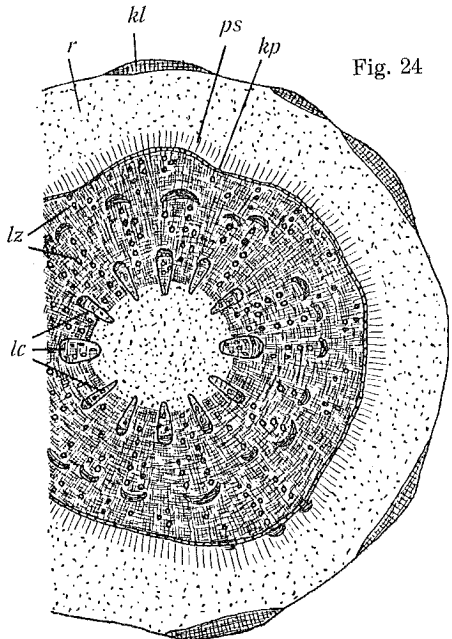


Fig. 25

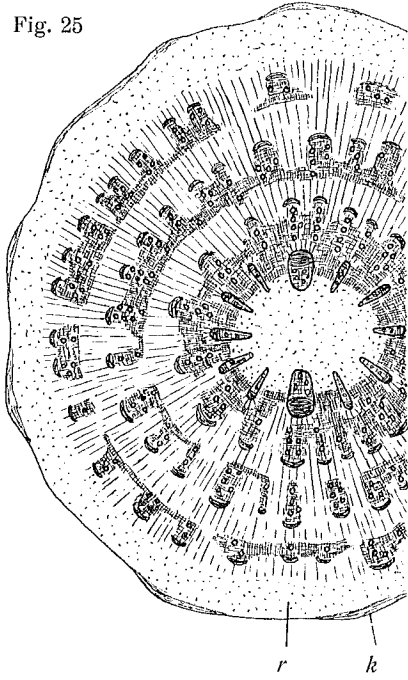


Fig. 26

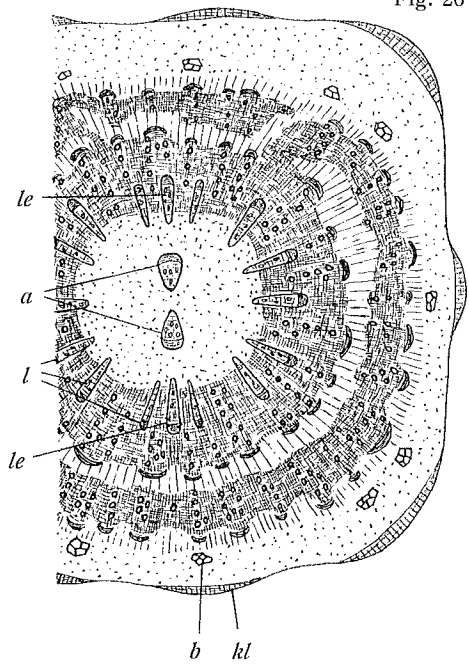


Fig. 27

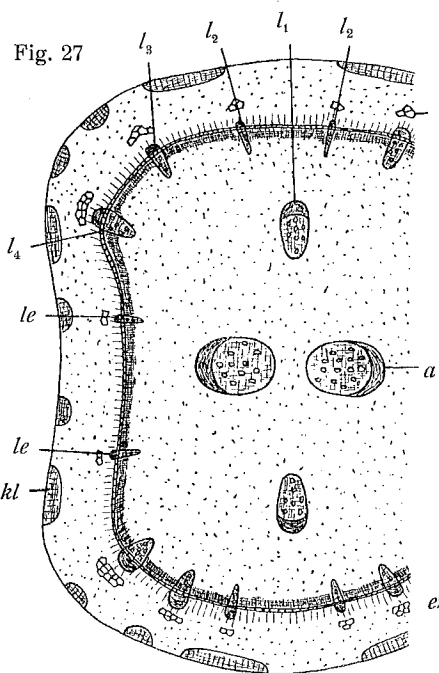


Fig. 28

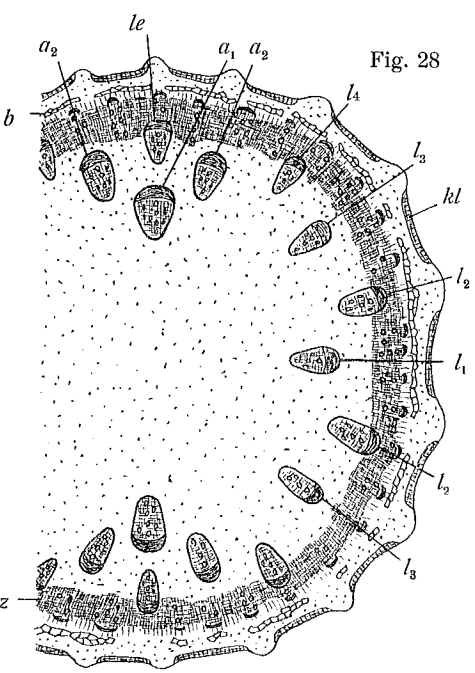


Fig. 29

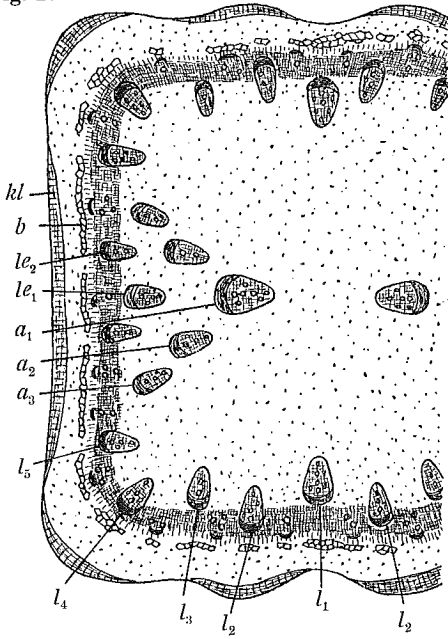


Fig. 30

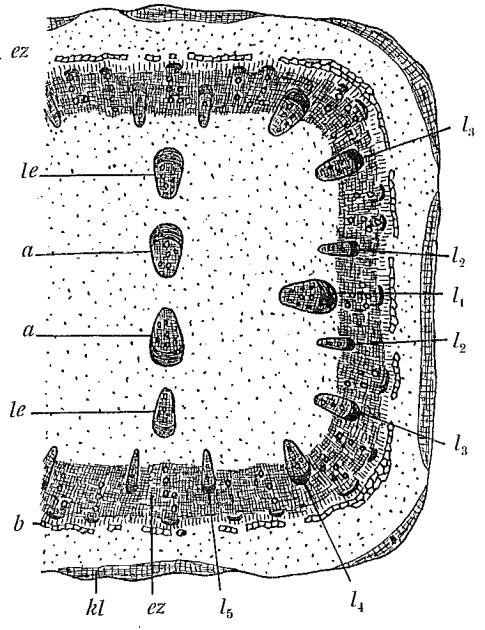


Fig. 31

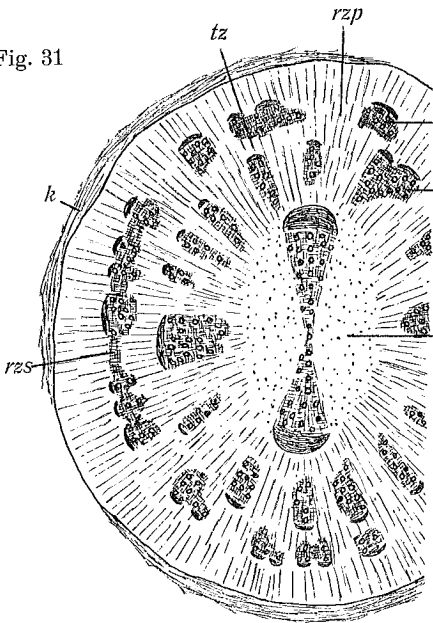
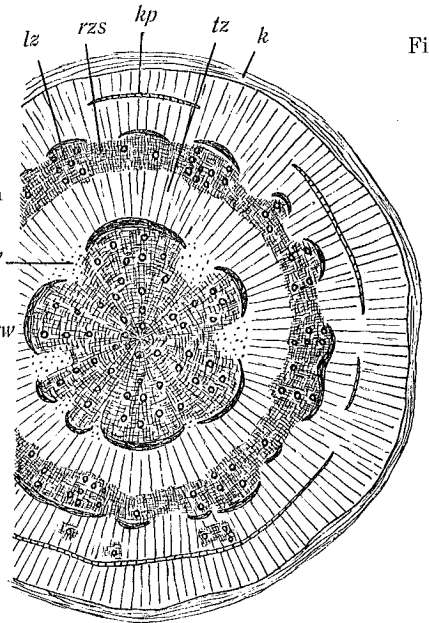


Fig. 32



Inhaltsverzeichnis.

Einleitung	217
I. Die Entwicklung der Wurzel und der Sprossachse	218
a) Die Entwicklung der Wurzel	218
b) Die Entwicklung der Sprossachse	225
c) Geschichtliches	246
II. Der Leitbündelverlauf	262
a) Der Leitbündelverlauf im Zentralzylinder	262
b) Der Leitbündelverlauf im extrafaszikularen Zuwachs	266
c) Geschichtliches	269
III. Die topographische Anatomie der Wurzel und der Sprossachse	271
a) Die topographische Anatomie der Wurzel	271
b) Die topographische Anatomie der Sprossachse	272
c) Geschichtliches	279
Zusammenfassung	283
Verzeichnis der Abbildungen	284
Materialverzeichnis	292
Literaturverzeichnis	295

Die Ausführung und Publikation dieser Arbeit wurde ermöglicht durch eine von Prof. HANS SCHINZ vermittelte, aus den dem Botanischen Museum zufließenden Erträgen einer Schenkung stammenden, erheblichen Subvention; ich bin daher auch dem Kuratorium dieser Schenkung zu Dank verpflichtet.
