

des Gipfels bei Windepflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 31. 1913. - 2. Entwicklungsgeschichte und vergleichende Untersuchung des Stammes und der Uhrfederranke von *Bauhinia* (*Phanera*) sp. Denkschr. d. math. nat. Kl. K. Ak. Wiss. Wien. 1914
 3 Experimentelle Untersuchungen über Regeneration des Gipfels und Kontaktempfindlichkeit bei Windepflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 37. 1919. - 4. Über den Klettervorgang und die Entwicklung von Winde- und Rankenpflanzen. Biol. Centralbl 43. 1923. - 5. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte, der Beere und des Saugorgans der Mistel *Tharandter forstl. Jahrb.* 74. 1923. - 6. Grundlagen, Aufgaben und Ziele einer forstlichen Pflanzenzüchtung. Berlin 1923.

Mit freundlicher Genehmigung des Herrn Verfassers aus "Ber. D. bot. Gesellsch XLII" abgedruckt.

Bau und Entwicklung der Wurzeln
 bei den Osmundaceen
 in Hinsicht auf ihre systematische Stellung.
 Von REGINA WEINREICH (Frankfurt a. Main).

I. SYSTEMATISCHE STELLUNG DER OSMUNDACEEN.

Die Osmundaceen bilden eine Pflanzenfamilie, deren Stellung innerhalb der Farne noch immer nicht endgiltig feststeht.

Eine systematische Einteilung der Farne, die bis heute noch giltig ist, hat GOEBEL im Jahre 1881 aufgestellt. Er kam zu seiner Einteilung durch eine Reihe eingehender Studien über die Bildung der Sporangien. Nach seinen Untersuchungen konnte er zwei Typen aufstellen: (S. 718) "Die Sporangien der ersten Abtheilung zeichnen sich nicht nur durch die Art ihrer Entstehung aus (aus einer Epidermiszelle) ein Umstand, der ja an und für sich noch nicht viel zu bedeuten hätte, sondern durch den ganzen Aufbau der Sporangienanlage, die geregelte Reihenfolge der Theilungen, die Gestalt des Archespors, die Bildung der Tapetenzellen etc. Immerhin aber scheinen mir die Eusporangiaten eine andere Entwicklungsreihe als die Leptosporangiaten." "Auch soll durch die oben getroffene Einteilung keineswegs diese Familie (der Farne) auseinandergerissen werden, sie soll nur Übersicht geben über die Sporangienbildung, ein Vorgang, der, wie ich glaube, bei der systematischen Gruppierung, die aber auch noch andere Momente zu berücksichtigen hat, allerdings bedeutend ins Gewicht fällt."

Nach dem Unterschied in der Bildung des Sporangiums theilte nun GOEBEL die Gefäßpflanzen folgendermassen in zwei Gruppen:

- | | |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <p>I. Leptosporangiaten.</p> <p style="padding-left: 20px;">A. Filices.</p> <p style="padding-left: 40px;">1. Homospor.</p> <p style="padding-left: 40px;">2. Heterospor.</p> <p style="padding-left: 20px;">B. Marsilien.</p> <p>II. Eusporangiaten.</p> <p style="padding-left: 20px;">A. Filicales.</p> | <p>II. A. 1. Marattiaceen.</p> <p style="padding-left: 20px;">2. Ophioglosseae.</p> <p style="padding-left: 20px;">B. Equisetineae.</p> <p style="padding-left: 20px;">C. Sphenophylleae.</p> <p style="padding-left: 20px;">D. Lycopodinen.</p> <p style="padding-left: 20px;">E. Gymnospermen.</p> <p style="padding-left: 20px;">F. Angiospermen.</p> |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

Die Einteilung der Farne in die Leptosporangiaten und Eusporangiaten ist bestehen geblieben. Eine Reihe von Merkmalen bestätigt die Richtigkeit dieser Gruppierung und lässt die zwei Unterklassen innerhalb der Farne als einigermaßen geschlossene Gruppen erscheinen.

In dem grossen Werk: "Die natürlichen Pflanzenfamilien" von ENGLER und PRANTL werden die Farne, *Filicales*, in *Leptosporangiales*, *Marattiales* und *Ophioglossales* eingeteilt. Die Osmundaceen gehören dabei, der Entstehungsweise ihrer Sporangien entsprechend, zu den *Leptosporangiales*.

In dem "Handbuch für systematische Botanik" von WARMING - MÖBIUS werden die Osmundaceen auch zu den Leptosporangiaten gerechnet. LOTSY dagegen behandelt in seiner "Botanische Stammesgeschichte" die Osmundaceen als eine Farngruppe, die den Übergang zwischen den Lepto- und den Eusporangiaten bildet. Er kommt zu dieser Auffassung, indem er alle bisher ausgesprochenen Meinungen über das Alter und die Beziehungen der einzelnen Farngruppen zu einander berücksichtigt.

Bis vor kurzer Zeit, schreibt LOTSY, nahm man allgemein an, die Eusporangiaten, speziell die *Marattiaceen* seien die ältesten Farnformen und hätten im Karbon ihre höchste Entwicklung erreicht, und in dieser Erdperiode den dominierenden Teil der Flora gebildet. Nach und nach hat sich aber herausgestellt, dass viele für *Marattiaceen* gehaltene Blätter in Wirklichkeit zu den *Cycadofilices* gehören. ARBER hat in seiner Arbeit "On the past history of the Ferns" (1906) die Frage genau untersucht und ein Diagramm aufgestellt, das LOTSY auf S. 575 abgebildet hat. Aus diesem Diagramm werden die Ansichten ARBERs klar. Es soll eine Gruppe der "*Primofilices*" gegeben haben, die eher da war, als die ersten Eu- und Leptosporangiaten. Diese beiden Gruppen würden sich dann ebenfalls wie die *Cycadofilices* aus der von ARBER aufgestellten Sammelgruppe der *Primofilices* ableiten lassen. Damit fällt die Nötwendigkeit weg, die Leptosporangiaten von den Eusporangiaten abzuleiten oder umgekehrt. Es soll damit jedoch nichts darüber ausgesagt sein, welche von diesen Farngruppen früher entstanden ist.

Die rezenten Osmundaceen lassen vermuten, dass sie den gemeinsamen Ahnen der Eu- und Leptosporangiaten näher stehen, als diese zwei Gruppen selbst. Sie bilden ja eine sehr alte Pflanzenfamilie, da ihre Reste schon in Kulm gefunden worden sind. In einigen Punkten zeigen die Osmundaceen grosse Übereinstimmung mit den Bryopteriden, der am besten bekannten Familie der *Primofilices*; vor allem in der Beschaffenheit der fertilen Blätter, die bei *Osmunda* gar kein Parenchym besitzen. Dann in dem Annulus der *Osmunda*-Sporangien; er lässt sich leicht aus dem der Bryopteriden entstandenen denken: *Bryopteris* besass auf seinen Sporangien einen mindestens zwei Zellen breiten Ring, der Annulus war also multiserial; bei den Osmundaceen wäre dann infolge der Reduktion ein Annulus geblieben, der aus einer Zellgruppe in der Nähe des Scheitels besteht und als Rest des multiserialen Annulus anzusehen wäre. Daneben leitet auch der Bau des Gefässsystems der Botryopterideen, wie TANSLEY (1907) sagt, u.a., auch zu den Osmundaceen über. Auf die zahlreichen Untersuchungen und Betrachtungen über diese verwickelte Frage kann ich hier aber nicht weiter eingehen.

All diese oben genannten Umstände rechtfertigen die Ansicht von LOTSY, nach der er die Osmundaceen nicht, wie es sonst üblich war, zu den Leptosporangiaten rechnet, sondern sie als eine Gruppe betrachtet, die eine vermittelnde Stellung zwischen den Eu- und Leptosporangiaten einnimmt. Zumal da die Osmundaceen, wie wir eben gesehen haben, eine recht alte Familie sind.

Nun führt LOTSY eine ganze Reihe von anatomischen Merkmalen an, die seine Ansichten bestätigen; aus ihrer Aufzählung ergibt sich, worin die Unterschiede zwischen den lepto- und den eusporangiaten Farnen bestehen (unter den eusporangiaten Farnen versteht man die *Marattiaceen* und *Ophioglossaceen*).

LOTSY zählt folgende neun Merkmale auf:

1. Die Form der primären Archesporozelle schwankt zwischen der viereckigen der Eusporangiaten und der dreieckigen der Leptosporangiaten.
2. Das Sporangium, genau ausgedrückt, geht nicht aus einer einzigen Zelle hervor, da auch Zellen, welche neben der eigentlichen Initialzelle liegen, am Aufbau desselben, zumal an dem des dicken Stells, teilnehmen.

3. Die Teilungen im Archespor verlaufen meistens mehr nach dem Typus der Eusporangiaten, als nach dem der Leptosporangiaten.
4. Die unterhalb des Archespors gelegenen Zellen tragen bisweilen zur Bildung des Tapetums bei, wie das für die Eusporangiaten charakteristisch ist.
5. Bisweilen kommen Synangien vor.
6. Die Scheitelzelle des *Osmunda*- und *Todea*-Blattes ist dreiseitig wie bei den Marattiaceen, und nicht zweiseitig wie bei den Leptosporangiaten.
7. Die Wurzel weist nur selten, wie bei den Leptosporangiaten eine Scheitelzelle, sondern meistens wie bei den Marattiaceen mehrere Initialen auf.
8. Das Prothallium ist langlebig, wie das der Marattiaceen, hat einen an das *Metzgeria*-Blatt erinnernden Mittelherv, und bildet, wie das der Marattiaceen, Adventivknospen.

9. Der Embryo ist zwar in seiner ersten Teilung typisch leptosporangiat, sodass die erste Wand in der Axo des Archespors liegt, in seinen weiteren Teilungen ist er aber unregelmässig und nähert sich dadurch dem Marattiaceen-Typus.

Beim aufmerksamen Lesen dieser Punkte fällt zunächst ins Auge, in wie vielen Beziehungen die Organisation der Osmundaceen schwankend ist: "die Form der Archesporzelle schwankt ...", "... bisweilen tragen die unterhalb des Archespors gelegenen Zellen" ..., "... die Teilungen im Archespor sind meistens" ... usw.; ich brauche all die Beispiele nicht noch ein Mal aufzuzählen. Wir sehen, dass in vielen Organisationsmerkmalen der Osmundaceen keine feste Regel festzustellen ist, dass für die Anordnung und Funktion der Zellen immer einige Möglichkeiten bestehen. Die hier in einzelnen Punkten zum Ausdruck kommende Unregelmässigkeit der Organisation ist sehr typisch für die ganze Familie.

Dieser Umstand könnte darauf beruhen, dass die Osmundaceen eine synthetische Pflanzenfamilie bilden, wie es LOTSY u.a. bemerkt. Es kann aber auch auf andere Weise erklärt werden: in mancher Hinsicht bilden ja die Osmundaceen die Mittelgruppe zwischen zwei anderen, und wenn man die einzelnen schwankenden Merkmale genauer untersucht, so stellt sich heraus, dass es keine zufälligen Schwankungen sind, sondern dass da kontinuierliche Übergänge zwischen zwei fest geprägten Typen vorhanden sind. Dies zu beweisen, sei nun das Ziel dieser Arbeit; dabei werde ich hauptsächlich an den Punkt 7 von LOTSY anknüpfen, der folgendermassen lautet: "Die Wurzel weist nur selten, wie bei den Leptosporangiaten, eine Scheitelzelle auf, sondern meistens, wie bei den Marattiaceen, mehrere."

Ich stellte mir zunächst die Aufgabe, die Scheitelzellenverhältnisse in den Wurzelspitzen der Osmundaceen genauer zu studieren. Dieses Studium sollte zeigen, ob es regellose Schwankungen sind, oder ob kontinuierliche Übergänge zwischen den zwei Typen der Leptosporangiaten und der Marattiaceen bestünden. Eine solche Untersuchung kann manches in den noch dunklen Verwandtschaftsverhältnissen dieser Farngruppen ans Licht bringen.

Das Studium der Embryonalentwicklung ist besonders dazu geeignet, Aufschlüsse über unklare phylogenetische Beziehungen zu geben.

Das biogenetische Grundgesetz, das sich im Tierreich so glänzend bewährt hat, findet in der Entwicklung der Pflanzen scheinbar keine Bestätigung - es herrschen im Pflanzenreich andere Gesetze. Eingehende Untersuchungen über dieses hochinteressante Problem stehen noch aus. Trotzdem ist der Vergleich der Entwicklungsstadien von grösster Wichtigkeit, und die Schlüsse, die daraus gezogen werden können, sind von grosser Bedeutung für die Systematik. Es sind dann meistens solche Organisationsverhältnisse, die vor äusseren Einflüssen mehr oder weniger geschützt sind. Deshalb kann man die hier vorhandenen Verschiedenheiten kaum als Anpassung deuten und erklären. Sind es aber keine Anpassungen an die äusseren Bedingungen, so müssen die Merkmale seit sehr alter Zeit unverändert erhalten geblieben sein. Während der äussere Habitus nahe verwandter Pflanzen aus Anpassung an die verschiedenen äusseren Bedingungen verschiedene Gestalten angenommen haben kann, bleiben andere Merkmale, die bei der Entwicklung der Pflanze, wenn sie noch vor äusseren Einwirkungen geschützt ist, tätig sind, unverändert. Dann verraten sie dem Beobachter ihre Verwandtschaftsverhältnisse, die mitunter äusserlich ganz verwischt sein können. Auf diese Weise kann eine kleine Beobachtung, wie etwa über die Richtung

der ersten Teilungswand im Embryo, komplizierte Probleme aufklären oder wenigstens den Weg zu ihrer Lösung weisen. Aus diesen Gründen ist das Studium der Scheitelzellen und Meristeme bei den Osmundaceen von grosser Wichtigkeit: die Zahl und Beschaffenheit der Scheitelzellen kann als unabhängig von äusseren Bedingungen angenommen werden.

Dieser Standpunkt birgt aber grosse Gefahren in sich: allzu leicht kann man die Abhängigkeit dieses oder jenes Merkmals von den Aussenfaktoren übersehen oder einen Vorteil ausser acht lassen, den diese oder jene Veränderung der Pflanze bietet. Darum sollen hier auch allzu weit gehende Deutungen vermieden werden.

Die Aufgabe der Arbeit erweitert sich naturgemäss dahin, dass die Wurzeln der Osmundaceen überhaupt zu untersuchen sind, ihr Wachstum, ihre Entwicklung und der Bau der ausgebildeten Wurzel zu beschreiben ist. Dabei soll immer die Vergleichung der beiden Typen, der leptosporangiaten Farne und der Marattiaceen, im Auge behalten werden. Dieser vergleichend-anatomischen Studie sei noch ein Kapitel über den Gerbstoff in den von mir untersuchten jungen Wurzeln der Osmundaceen beigegeben.

II. VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN DER WURZELSPITZEN DER OSMUNDACEEN UND ANDERER FARNE.

1. ÜBERSICHT ÜBER DIE ENTWICKLUNG DER SCHEITELZELLE BEI DEN KRYPTOGENEN.

Eine kurze Übersicht über die Scheitelzelle, ihre Form und Lage bei den Kryptogamen wird zeigen, wie Hand in Hand mit der Steigerung der ganzen Organisation der Pflanze sich auch die Form und Lage der Scheitelzelle verändert.

Bei den Algen finden wir nicht immer eine Scheitelzelle, auch interkalares Wachstum ist bei ihnen vertreten.

Haben sie aber wohl eine Scheitelzelle, so ist sie, die Fucaceen ausgenommen, immer einschneidig. Bei den fadenförmigen Grünalgen ist auch nichts anderes zu erwarten, denn sie bestehen ja nur aus einer Zellreihe, wie *Cladophora* z.B. Aber auch die komplizierter gebauten Chraceen haben eine typische einschneidige Scheitelzelle.

Die Rotalgen haben, da man ihren Bau und Wachstum auf einzelne Fäden zurückführen kann, auch eine einschneidige Scheitelzelle an der Spitze jedes Fadens.

Bei den Braunalgen finden wir nicht nur beim fadenförmigen Thallus, wie *Sphaetelaria*, eine einschneidige Scheitelzelle, sondern auch beim flachen Thallus von *Dictyota*. Die Scheitelzelle hat hier allerdings eine andere Form angenommen: sie ist bikonvex linsenförmig geworden; die Wand, welche die Segmente abschneidet, ist nicht mehr gerade, sondern gewölbt. Die Segmente sind gross, flach, und teilen sich bald in der Mitte durch.

Eine derartige Scheitelzelle bildet schon den Übergang zu einer weiteren Form: man braucht sich nur zu denken, dass statt einer gebogenen Wand zwei gerade Wände unter einem Winkel entstehen - und da hätte man eine zweiseidige Scheitelzelle. Diese Stufe finden wir nicht bei Algen, wohl aber bei den Blättern der Laubmoose.

Bei den Fucaceen ist entsprechend der höheren Organisation des Thallus auch die Form der Scheitelzelle komplizierter. Bei den höchst entwickelten Fucaceen, bei *Sargassum* z.B. ist sogar schon eine richtige dreiseidige Scheitelzelle vorhanden, die im Querschnitt sich kaum von der der Moose und Farne unterscheidet. Im Längsschnitt ist sie allerdings nicht dreieckig, sondern eher linsenförmig. Diese Form ist vielleicht durch die eingesenkte Lage der Scheitelzelle zu erklären.

Eine ganz eigentümliche, fünfschneidige Scheitelzelle hat *Fucus*. Ihre Form entspricht einem Pyramidenstumpf mit viereckiger Basis. Die Seiten convergieren dabei nach der oberen, freien Fläche zu; vielleicht ist das analog der Scheitelzelle von *Sargassum* durch die Einsenkung der Zelle entstanden.

Ganz besonders interessant sind schliesslich die Scheitelzellen der *Hormostira*-Gruppe. Nach der Beschreibung von GRUBER (1896) sind hier drei bis vier Scheitelzellen vorhanden. Die von ihm abgebildeten Querschnitte zeigen eine überraschende

Ähnlichkeit mit den Farnen. Die systematische Stellung dieser Gruppe ist noch unklar; man weiss nicht, ob man sie als primitive oder reduzierte Formen betrachten soll.

Vielleicht könnte ein genaueres Studium der Scheitelzellen und ihrer Entwicklung eine Aufklärung der Verwandtschaftsverhältnisse auch dieser Reihe gewähren, die für den ersten Blick der Farnreihe ganz analog zu sein scheint.

Innerhalb der Moose macht die Entwicklung einen grossen Schritt vorwärts. Eine Zellfläche wird bei den Moosen nur in Einzelfällen algenähnlich mit Hilfe einer einschneidigen Scheitelzelle gebildet, nämlich bei der Blattbildung von *Andraea*; in der Regel entsteht aber eine zweiseidige Scheitelzelle.

Eine besonders grosse Mannigfaltigkeit herrscht in Bezug auf das Scheitelwachstum bei den Lebermoosen. Es kann entweder mit Hilfe mehrerer Scheitelzellen geschehen (*Ricciaceae*, *Marchantiaceae*) oder mit einer einzelnen. Sie ist dann entweder zweiseidig, oder sie kann prismatisch-tonnenförmig werden und dann nach drei Seiten Segmente abgeben. Von dieser Form kann man die keilförmige und schliesslich die dreiseidig-pyramidale Scheitelzelle ableiten. Dieser letzte Typus tritt zum ersten Male schon bei den anacrogynen Jungermanniaceen auf, er kehrt bei den acrogynen Jungermanniaceen wieder und bildet für die Laubmoose die Regel.

Diese dreiseidig-pyramidenförmige Scheitelzelle scheint dem Spitzenwachstum besonders günstig zu sein; denn einmal entstanden, erhält sie sich durch die ganze mächtige Reihe der Laubmoose und der Gefässkryptogamen. Sie findet sich in der Spross-Spitze der Laubmoose, ebenso wie in den Spross- und Wurzelspitzen der echten Farne und Equiseten mit geringen Modifikationen wieder.

In zwei Gruppen der Gefässkryptogamen tritt jedoch ein Verschwinden der Scheitelzelle ein: innerhalb der Lycopodiaceen und an der Grenze der Lepto- und der eusporangiaten Farne. Innerhalb der Selaginellen allein finden sich, wie WAND gezeigt hat, die verschiedensten Formen des Scheitelwachstums, von einer zweiseidigen Scheitelzelle an, über drei- und vierscheidige, zu solchen Wachstumskegeln, in denen mehrere Initialien nebeneinander liegen. Von dieser Art des Scheitelwachstums aus fällt es schon nicht mehr schwer den Übergang zu dem der typischen Phanerogamen aufzuzeigen. Wird ja doch allgemein angenommen (WARMING - MÖBIUS), dass die phylogenetische Entwicklung von den *Lycopodinae* über die Koniferen zu den Phanerogamen geführt hat.

Die andere Gruppe, in der diese Auflösung der einzelnen Scheitelzelle stattfindet, sind die Marattiaceen. Bei ihnen wird die Scheitelzelle durch vier oder viele ersetzt, und da glaubt man auch den Übergang zu den *Cycadinae* zu sehen.

Nachdem wir die Umwandlung der Scheitelzelle in der phylogenetischen Entwicklung verfolgt haben, liegt auch die Möglichkeit nahe, umgekehrte Schlüsse zu ziehen und aus dem Vergleich der Veränderungen der Scheitelzelle auf die Verwandtschaft der Form zu schliessen. Nicht immer sind solche Vergleiche fruchtbar, aber in manchen Fällen lassen sich doch ziemlich stetige Reihen aufstellen; und gerade die Farne bieten dazu gute Gelegenheit.

2. GESCHICHTE DER UNTERSUCHUNGEN DER WURZELMERISTEME:

Die erste grundlegende Arbeit über das Wachstum der Farnwurzeln gehört NÄGELI und LEITGEß (1868). Sie haben das Scheitelwachstum der Wurzeln der Gefässkryptogamen untersucht und neben speziellen Beschreibungen dieser Vorgänge für einzelne typische Vertreter auch ein Schema aufgestellt, das als "Farnotypus" allgemein bekannt ist.

Ihre zahlreichen Beobachtungen haben sich mit wenigen Ausnahmen durch spätere Untersuchungen als richtig erwiesen, aber erst SACHS' (1893) berühmte gewordene Arbeit hat den ganzen Fragenkomplex ins richtige Licht gerückt. Er hat nämlich die Gesetze formuliert, nach denen die Meristeme aufgebaut sind, und mit seinen Schematen die Regelmässigkeit in dessen Aufbau veranschaulicht. Vor allem hat er aber gezeigt, dass die Scheitelzelle nicht diejenige Bedeutung hat, die ihr NÄGELI und LEITGEß zugeschrieben hatten. Sie baut nicht das ganze Gewebe auf, sondern fügt

sich nur in das nach den bestimmten Gesetzen aufgebaute Meristem hinein Ihre abweichende Grösse und Form kann nur als Lücke im Konstruktionssystem gedeutet werden.

Mit diesen theoretischen Erörterungen war der Boden für weitere genauere Untersuchungen der Meristeme geschaffen.

Zahlreiche Untersuchungen liessen auch nicht lange auf sich warten Sie haben bewiesen, dass das SACHSsche Schema richtig ist, und dass die verschiedensten Meristeme trotz ihrer Mannigfaltigkeit die von SACHS aufgestellten Gesetze bestätigen.

Der Auffassung von SACHS schliesst sich u. a. auch BOWER an, und seine Arbeiten zeigen, wie nötig und fruchtbar die SACHSschen Schemata sind.

BOWER (1889) vergleicht die verschiedenen Farneristeme und folgert daraus, dass hier eine einheitliche Entwicklungsreihe von den Leptosporangiaten über die Osmundaceen zu den Eusporangiaten vorhanden ist. Die anatomischen Veränderungen werden dabei als Ergebnis biologischer Anpassung aufgefasst, und die Marattiaceen als vom Wasser und Feuchtigkeit weniger abhängig und dadurch höher entwickelt dargestellt. Später kam er aber zu anderen Ansichten und hält nun wieder die Marattiaceen für ältere Formen. Die einzelnen vergleichenden Kapitel haben jedoch dadurch ihren Wert nicht eingebüsst.

An SACHS anknüpfend vergleicht BOWER die Osmundaceen-Wurzeln mit den Konstruktionsschematen der Leptosporangiaten einerseits und der Marattiaceen andererseits.

Der Vegetationspunkt der typischen Farne zeigt, dass die Periklinen alle konfokal sind, und ihr gemeinsamer Focus in der Scheitelzelle selbst liegt; die sie rechtwinklig schneidenden Antiklinen sind unterhalb der Wurzelhaube mit der konkaven Seite zur organischen Axe der Wurzel gewandt. Anders ist es in der Wurzelhaube; dort sind die Periklinen nicht mehr konfokal, sondern nur koaxial; dementsprechend ist auch die Richtung der Antiklinen eine andere: sie sind nunmehr mit ihrer konvexen Seite der Axe zugekehrt (Fig. 4).

So wie die Richtungslinien bei den echten Farnen nur in der Wurzelhaube angeordnet sind, liegen sie bei den Marattiaceen in der ganzen Wurzelspitze, die demnach dem fächerförmigen Typus von SACHS entspricht (Fig. 3).

Die Periklinen sind alle nur koaxial, und der Focus der in den Scheitelzellen entstehenden Wände liegt nunmehr nicht in der Scheitelzelle selbst, sondern unterhalb der Scheitelzellen.

Mit dieser Senkung des Focus ist nun auch ein anderer Verlauf der die Scheitelzellen begrenzenden Wände verbunden; sie konvergieren nicht mehr so stark, sondern verlaufen nunmehr fast parallel. Dementsprechend werden auch die Scheitelzellen länger und schmaler. Da der Focus der die Scheitelzellen bildenden Periklinen nun unterhalb der Zellen selbst liegt, so werden sie auch von innen von einer perikliner Wand begrenzt und enden nicht mehr spitz, sondern sind abgestutzt.

BOWER unterlässt dabei zu betonen, dass bei den Marattiaceen nun im Verlauf der Richtungslinien kein prinzipieller Unterschied zwischen der Wurzelspitze selbst und der Wurzelhaube besteht, während bei den echten Farnen ein Gegensatz zwischen den konfokalen Periklinen, der Wurzelspitze und den koaxialen der Haube deutlich zum Ausdruck kommt.

Die Osmundaceen nehmen nun eine Zwischenstellung zwischen den zwei geschilderten Typen ein, Ihre Periklinen sind zwar auch nur koaxial, allein die Foci liegen nicht mehr so tief. Dementsprechend neigen die Längswände der Scheitelzellen stärker zueinander, als bei Marattiaceen, und die Scheitelzelle oder -zellen liegen höher. Prinzipiell stehen sie aber mit ihrem koaxialen Aufbau dem Marattiaceentypus viel näher als dem echten Farntypus.

Die übrigen Resultate, die BOWER aus dem Vergleich der genannten Wurzelmeristeme gewonnen hat, gebe ich wörtlich wieder:

"1. Die Wurzelspitzen der leptosporangiaten Farne sind von relativ kleiner Masse, die von den Osmundaceen sind massiger, und die von den Marattiaceen erst recht.

2. Obgleich der Strukturtypus der Wurzelspitzen mit einer tetraedrischen Scheitelzelle stereotyp und regelmässig ist, ist die Regelmässigkeit bei den Osmundaceen

geringer, da dort oft 3 oder sogar 4 Scheitelzellen vorhanden sind."

Der auf diese Weise angestellte Vergleich ist durchaus einleuchtend. Allein die Wachstumsverhältnisse in den Marattiaceenwurzeln sind inzwischen anders gedeutet worden. BOWER glaubte die Beobachtungen SCHWENDENERS (1882) durch seine eigene Beobachtung bestätigt zu finden, dass in dem Scheitel der Marattiaceenwurzeln ständig vier Scheitelzellen vorhanden sind. 1895 erschien aber eine Arbeit von KOCH, die diese Verhältnisse anders auffasst und deutet.

KOCH versucht auf Grund genauer Untersuchungen der Wurzelspitzen von *Angiopteris* Klarheit in die sich widersprechenden Angaben zu bringen; denn während viele Forscher die Zahl der Scheitelzellen in den Wurzeln von Marattiaceen auf zwei bis viele schätzen, fehlte es auch nicht an Angaben, dass auch hier eine einzelne Zelle vorhanden sei.

Nach KOCH geht das Wurzelwachstum bei *Angiopteris* folgendermassen vor sich: Am Scheitel der Wurzel bildet sich eine grosse viereckige Scheitelzelle. Durch wiederholte Teilungen entstehen aus ihr vier zunächst gleiche Tochterzellen. Während dann aber drei von ihnen durch weitere Teilungen in kleinere Zellen zerfallen, rückt die vierte unter starker Grössenzunahme in die Mitte des Scheitels und ersetzt so die Mutterzelle. Dann beginnt der Vorgang von neuem.

Obwohl diese Vorgänge sehr stark von den für die Farne typischen abweichen, kann auch hier der Scheitelzellen-Komplex (von Scheitelzelle kann man hier schon kaum reden) als Lücke im Konstruktionsystem aufgefasst werden; denn die in ihm entstehenden Wände entsprechen der Richtung der Periklinen und Antiklinen und sind bestrebt, die Lücke auszufüllen.

Es finden sich aber bei *Angiopteris* solche interessante Fälle, in denen diese Lücke überhaupt nicht mehr ausgefüllt wird. Die scheitelständige Zellgruppe wird funktionell untätig, ihr Wachstum und ihre Teilungen hören auf, und die Bildung des neuen Gewebes und somit das Wachstum der Wurzel wird vom anschliessenden meristematischen Gewebe übernommen. So ist nach KOCH der Sachverhalt bei den dicken Wurzeln von *Angiopteris*. Der Verfasser deutet diesen Vorgang als einen Übergang von dem Wachstum mit einer Scheitelzelle, das bei *Angiopteris* schon fehlt, zum Wachstum der Phanerogamen. In manchen Punkten erblickt er bei *Angiopteris* schon eine Anlehnung an den höheren Typus, an die Angiospermen. Ähnliche Kreuzteilung der scheitelständigen Zelle hat er auch bei Angiospermen beobachten können, allerdings in etwas anderer Form. Diese Frage soll hier aber nicht erörtert werden, denn hier interessiert uns der Übergang von dem *Angiopteris*-Wachstum zu dem Farnwachstum mit einer Scheitelzelle oder vielmehr umgekehrt der Übergang von der einen Scheitelzelle der typischen Farne zu den mehreren Scheitelzellen der Marattiaceen.

Nach den Untersuchungen von KOCH verlaufen die Vorgänge des Scheitelwachstums, wie eben gezeigt, doch komplizierter, als es SCHWENDENER und BOWER abgenommen hatten. Trotzdem trifft das von BOWER konstruierte Schema zu, und seine Vergleiche bleiben im grossen und ganzen bestehen.

Die Angaben über die Osmundaceen-Wurzeln in später erschienenen Werken beruhen hauptsächlich auf BOWERS Untersuchungen, denn seiner vergleichenden Untersuchung der Meristeme hatte er schon 1884 eine Arbeit vorausgeschickt, die sich mit den Wurzelspitzen von *Osmunda* und *Todea* eingehend beschäftigt, und deren Resultate er dann zum Vergleiche herangezogen hatte. Trotzdem blieb aber für die Vermutung Raum, dass noch manches in der Entwicklung dieser Meristeme der Aufklärung bedürfe.

CAMPBELL (1891) hat das Scheitelwachstum der Wurzeln von *Osmunda Claytoniana* und *O. cinnamomea* untersucht. Die wichtigsten Ergebnisse haben dann in seinem Buch "Mosses and Ferns" (1895) Platz gefunden.

Damit wäre der Überblick über die wichtigsten Arbeiten gegeben, die zur Erforschung des Scheitelwachstums der Osmundaceenwurzeln beigetragen haben. Andere Autoren werden bei den weiteren Ausführungen erwähnt werden.

3. EIGENE UNTERSUCHUNGEN.

a. Material und Methode.

Zu meinen eigenen Untersuchungen benutzte ich die Wurzeln von *Osmunda regalis*

und *Todea barbara*, die mir vom Botanischen Garten in Frankfurt a.M. freundlichst zur Verfügung gestellt wurden. Von *Osmunda regalis* kamen dabei ein im Freien wachsendes Exemplar und zwei Topfpflanzen in Frage. Das Erstere ist bedeutend grösser, seine fertilen Blätter erheben sich bedeutend höher über den Boden, als die ca. 25 cm hohen der Topfpflanzen. Während das im Freien wachsende Exemplar etwa Anfang August reichlich Sporen bildete, entstanden auf den anderen Pflanzen nur vereinzelte kümmerliche Sporangien, die ich auf ihren Sporengelalt nicht weiter untersuchte. Auch auf manchen *Todea*-Blättern habe ich Reste von sehr spärlichen Sporangien beobachtet. *Todea barbara* ist ein recht grosser Farn, von etwa 50 cm Blattohöhe; seine Wurzeln sind bedeutend massiver als die von *Osmunda*. Ausser den unterirdischen Wurzeln entstehen auf dem oberirdischen Teil des Rhizoms sehr reichlich Luftwurzeln. Sie sind auf der Oberfläche des Rhizoms ganz regellos verteilt und wachsen auch in den verschiedensten Richtungen, besonders die oberen Wurzeln, bei denen man den positiven Geotropismus vollständig vermisst; die unteren dagegen wachsen oft in den Boden hinein, wo sie sich dann verzweigen können. Die übrigen verzweigen sich nicht oder kaum, entstehen aber in solchen Mengen nebeneinander, dass sie das Rhizom ganz bedecken. Die Wurzeln sind dicht mit langen, glänzenden, braunen Haaren bedeckt. Da die Haare lebendig und in Verbindung mit der Epidermiszelle bleiben, so dienen sie wohl wie alle Wurzelhaare durch Vergrösserung der Oberfläche zur Absorption der Feuchtigkeit. Diese Wurzeln erreichen aber keine bedeutende Länge und auch keine grosse Lebensdauer. Es ist allerdings möglich, dass an ihrem Absterben die für die Pflanze doch abnormen Verhältnisse schuld sind.

Ausser diesen zwei genannten Farnen untersuchte ich noch die Wurzeln einiger *Leptopteris*-Arten, die ich der Freundlichkeit des Berliner Botanischen Gartens verdanke. *Leptopteris* wird nicht von allen Forschern als eine Gattung für sich aufgefasst; oft wird sie mit *Todea* zusammengestellt, wie es z.B. BOWER, LOTSY u.a. tun. Wir wollen aber nach ENGLER - PRANK und WARMING - MÖBIUS bei dem Namen *Leptopteris* bleiben, da die Ansicht über die Selbständigkeit dieser Gattung gerade durch Untersuchung der Wurzelmeristeme unterstützt wird. Es sind Farne, die sehr feuchten Orten angepasst sind; ihre Blätter erinnern ihrem Bau nach an die Hymenophyllaceen, denn sie sind äusserst dünn und zart.

Die Luftwurzeln können an *Leptopteris superba* einen dichten verflochtenen Filz um den ziemlich hoch sich erhebenden Stamm bilden.

Ich habe die Spitzen der Luftwurzeln ebenso wie die der Erdwurzeln untersucht und fand in dem inneren Aufbau der Meristeme keine prinzipiellen Unterschiede. Die Spitzen waren aber nicht hell und glasartig, wie es für wachsende Wurzelspitzen so typisch ist, auch vermisste ich auf den Schnitten die Kernteilungen und fand die Zellen sehr plasmaarm. Solche Spitzen, deren Wachstum scheinbar stillgelegt war, waren auch in der Mehrzahl in den unterirdischen Spitzen zu beobachten, die ich zu derselben Zeit den Pflanzen entnahm. Die betreffenden Wurzeln waren im Monat November abgeschnitten.

Zum zweiten Mal fixierte ich Wurzeln von *Leptopteris* etwa Mitte Juni - diesmal fand ich sehr viele helle, im lebhaften Wachstum begriffene Wurzelspitzen. Ihre Dicke war immerhin noch recht gering; die Wurzeln sind bei *Leptopteris* dünner als bei *Osmunda* und bei weitem dünner als bei *Todea*.

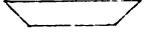
Was nun die Technik der Untersuchung anbelangt, so habe ich mit Mikrotom- und mit Handschnitten gearbeitet. Die Handschnitte haben, abgesehen davon, dass sie rascher herzustellen sind, den Mikrotomschnitten gegenüber den Vorteil, dass sie eher die Möglichkeit bieten, mehr in die Tiefe eines Schnittes hineinzuschauen und dadurch die räumliche Vorstellung des Ineingreifens der Gewebe und Zellen zu erleichtern. Die Mikrotomschnitte dagegen geben grössere Klarheit und Exaktheit der Bilder; auch gestatten sie einen Einblick in die Zell- und Kernstruktur.

Als Fixierflüssigkeit benutzte ich die Chromessigsäure, in der ich die Wurzelspitzen 48 Stunden fixierte; durch längeres Fixieren wurde das Gewebe mazeriert. Die sonst viel benutzte JUELsche Fixierlösung erwies sich als unpraktisch, da sie Verzerrungen in der Kernstruktur verursachte. Das Kernplasma ballte sich zu einem Klumpen zusammen, der sich in dem dem Zentrum zugekehrten Teile ansammelte, als ob es vor der eindringenden Fixierflüssigkeit flüchtete. Das Fixieren mit Chrom-

essigsäure bietet noch einen grossen Vorteil, indem die Chromsäure eine bleibende Verbindung mit dem Gerbstoff ergibt, worauf ich noch zu sprechen komme.

Die Mikrotomschnitte waren in der Regel 8 - 12 μ dick und wurden mit Haematoxylin nach HAIDENHAIN gefärbt; eine Nachfärbung mit Tannin machte die Zellwände noch deutlicher und das Bild klarer.

b. Vergleichende Beschreibung der Scheitelzellen der typischen Farne, der Osmundaceen und der Marattiaceen.

Die Scheitelzelle eines typischen leptosporangiaten Farnes, wie sie von NÄGELI und LEITGEB beschrieben wurde, besitzt die Gestalt einer dreiseitigen Pyramide mit etwas vorgewölbter Basis. Im Querschnitt sieht man sie als ein regelmässiges, oft sphärisches Dreieck in der Mitte liegen, und auch im Längsschnitt zeigt sie oft die Form eines Dreiecks, dessen Basis auch länger sein kann, als die Schenkel. Die Teilungen erfolgen in dieser tetraedrischen Zelle abwechselnd parallel zu jeder Wand. Nach den drei den Seiten parallelen Teilungen erfolgt die vierte, die der Basis parallel ist; allerdings ist diese Wand meist eben, während die basale Wand der Scheitelzelle gewölbt ist, sodass das entstehende Segment etwa eine solche  Form bekommt.

Dieses Segment wird dann zu einer der Kappen, aus denen die Wurzelhaube aufgebaut ist. In der Pause zwischen zwei Teilungen ergänzt die Scheitelzelle ihre Grösse und Form. Die abgeschnittenen Segmente bleiben zunächst neben der Scheitelzelle ungeteilt liegen und lassen sich auf den Schnitten ohne weiteres erkennen. Über die räumlichen Beziehungen der Scheitelzelle zu dem Zentrum des Konstruktionssystems habe ich oben die Worte BOWERs zitiert.

Bei den Osmundaceen findet sich, wie schon wiederholt erwähnt, nicht immer eine dreischneidige Zeitelzelle. BOWER weist darauf hin, und meine eigenen Untersuchungen haben es aufs Beste bestätigt, dass oft Wurzeln, die sogar von derselben Pflanze abstammen, verschiedene Scheitelzellen zeigen. Ich hatte eine ganze Reihe von Wurzeln gleichzeitig einer Pflanze entnommen und gruppierte sie möglichst nach ihrer Dicke und Lage, indem ich die Seitenwurzeln extra behandelte - und trotz alledem fand ich keine konstante Form der Scheitelzelle, nicht einmal für küsserlich sehr ähnliche Wurzeln. Im allgemeinen kann wohl behauptet werden, dass sich bei dünneren Wurzeln meistens eine Scheitelzelle findet, und dass sie bei dickeren Wurzeln durch einen Komplex ersetzt wird; aber irgendwelche genaueren Regeln lassen sich nicht aufstellen.

Innerhalb der Osmundaceen verhalten sich, der verschiedenen durchschnittlichen Dicke der Wurzeln entsprechend, nicht alle Gattungen gleich.

Bei *Leptopteris* findet sich in der Mehrzahl der Fälle eine einzige Scheitelzelle; bei *Osmunda* ist eine Scheitelzelle nicht seltener als mehrere. BOWER behauptete zunächst (1889), dass bei *Todea* immer 4 Scheitelzellen vorhanden seien; etwa gleichzeitig behaupteten VAN TIEGHEM und DOULIOT (1888), sie hätten bei *Todea* wie bei *Osmunda*, immer nur eine einzige Scheitelzelle gefunden. BOWER erwähnt auch selbst in einem Postscriptum, dass VAN TIEGHEM und DOULIOT inzwischen auch bei *Todea* eine einzige Scheitelzelle beobachtet hätten, "wie bei anderen Farnen". Er bemerkt dazu mit Recht, dass sich dadurch nichts an seinen Schlüssen geändert hätte, denn es sei ihm dabei nicht nur auf die Zahl der Scheitelzellen, sondern auf das ganze Konstruktionssystem angekommen. Er fügt dann hinzu, dass er nicht den Typus für *Todea* und *Osmunda* festlegen wolle. "It will be noticed that I lay down no type of structure in *Todea* and *Osmunda*, but point out rather that there is no such strict uniformity in these plants as is found in the roots of typically leptosporangiate Ferns."

Aber wenn sich auch kein einheitlicher Typus für die Osmundaceen aufstellen lässt, so ist die Zahl der möglichen Fälle schliesslich auch nicht unbeschränkt, sondern sie lassen sich nach gewissen Gesichtspunkten gruppieren.

Sehen wir uns zunächst diejenigen Fälle an, in denen eine einzige Scheitelzelle im Scheitel der Wurzel liegt, unabhängig davon, welcher der obengenannten Osmundaceen sie angehören.

Diese Scheitelzelle hat auch die Form einer Pyramide, die aber mit der der typischen Farne wenig Ähnlichkeit hat. BOWER (1889) beschreibt sie folgendermassen: "Among the many sorts of *Osmunda regalis*, which I have examined, some few show a certain similarity in the confocal type: thus in transverse sections a single threesided pyramidal apical cell may occasionally be found, but even when is the case, the structure does not show that diagrammatic regularity which is the characteristic of the root of the leptosporangiate Ferns."

Die Basis der Pyramide ist kleiner als die Seiten, und dementsprechend ist auch der Spitzenwinkel kleiner, als bei den typischen Farnen (Fig. 1), sodass sich im Längsschnitt die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks mit manchmal ziemlich kleiner Basis ergibt (Fig. 19, 38).

"... it is in *Osmunda* proportionally narrower and deeper, that is, more elongated in a longitudinal direction, and consequently the prinzipal walls by which it is bounded laterally are less inclined, to the longitudinal axis" (BOWER 1889).

Die Segmente entbehren der typischen regelmässigen Form; sie teilen sich sehr bald nach ihrer Entstehung und erleiden dabei oft beträchtliche Verschiebungen, sodass man sie viel schwerer erkennen kann, als bei den typischen Farnen, bei denen die jüngsten und auch ebenso die älteren, schon geteilten Segmente sehr deutlich erkennbar sind. Der Vergleich zwischen Fig. 1 und Fig. 24 zeigt deutlich den Unterschied.

Nicht selten nimmt die Scheitelzelle die Form einer verstümmelten Pyramide an, indem ihre Spitze fehlt (Fig. 24). Dies geschieht dann, wenn sie ausser den vorhin genannten Richtungen auch an ihrer Spitze Segmente abschneidet (Fig. 25). In Fig. 17 ist nach dem Spitzensegment schon wieder ein Seitensegment entstanden, aber man kann von dieser Wand b absehen, und dann zeigt sich, wie die Wand a die Pyramide verstümmelte.

Solche Fälle beobachtet man recht häufig, und ich habe sie an vielen Exemplaren wiedergefunden. Es ist mir schwer, mit Bestimmtheit zu sagen, ob die Scheitelzelle, nachdem sie eine Anzahl von Seitensegmenten abgeschnitten hat, ihre spitze Form wieder gewinnt, um dann von neuem Spitzensegment zu erzeugen, oder ob sie verstümmelt bleibt. Das erstere erscheint mir wahrscheinlicher, und in der Fig. 17 könnte man den Anfang dieses Zyklus erblicken.

Die Basis dieser pyramidenförmigen Scheitelzelle kann drei- oder viereckig sein. Obwohl CHAUVEAUD (1903) auch von einer "cellule initiale pentaédrique ou hexaédrique" spricht, habe ich für eine Basis mit mehr als 4 Seiten keine Beispiele finden können. Man trifft wohl manchmal auf den Querschnitten Zellen, die ihrer Lage nach der Scheitelzelle entsprechen müssten, deren Form aber sehr schwankend und unregelmässig und deren Zellwände sehr ungleich sind. Auch aus den Schnittserien kann man die Form dieser "Scheitelzelle" schwerlich durch Rekonstruktion erkennen. Aber solche vereinzelte Unregelmässigkeiten, die vielleicht auch nur zeitweilig sind, können bei allen Formen vorkommen und dürfen wohl als Ausnahmefälle ausser acht gelassen werden.

Dreischneidige Scheitelzellen, also solche mit einer dreieckigen Basis, habe ich öfters bei *Leptopteris* und *Osmunda* beobachten können (Fig. 22), bei *Todea* sind sie zwar seltener, kommen aber auch vor (Fig. 39); öfters sieht man eine vierschneidige Scheitelzelle, deren Basis quadratisch bis oblong sein kann (Fig. 29), mehr oder weniger regelmässig gestaltet.

Aber auch diejenigen Querschnitte, die eine dreiseitige Scheitelzelle aufweisen, sehen ganz anders aus als die der typischen Farne. Man braucht nur die Fig. 9 mit der Figur 39 zu vergleichen. Die Scheitelzelle ist im Vergleich zu den übrigen viel kleiner, ihre Wände sind alle gerade, während sie bei *Blechnum* etwas convex sind; ihre Segmente liegen nicht regelmässig und sind in ihrer Grösse und Zellenzahl nicht allmählig abgestuft, wie bei dem leptosporangiaten Farn.

Nun kommen wir zu solchen Fällen, in denen die eine Scheitelzelle durch mehrere ersetzt ist oder sich in mehrere aufgelöst hat. Die Längsschnitte zeigen dann zwei neben einander liegende gleiche Zellen (Fig. 36), und ihnen entsprechen diejenigen Querschnitte, die vier Scheitelzellen ausweisen.

BOWER beschreibt für *Osmunda* auch solche Fälle, in denen drei Scheitelzellen

neben einander liegen. Mir sind solche Bilder leider nicht begegnet. Die Anordnung dieser Zellen ist von grösstem theoretischem Interesse BOWER zieht den Vergleich zwischen einem Querschnitt durch eine solche Wurzelspitze und dem Schnitt durch einen typischen Farn, aber etwas unterhalb der Scheitelzelle. Diese zwei Bilder sind einander ausserordentlich ähnlich, man muss nur von der für *Osmunda* typischen Unregelmässigkeit absehen. Die Wände, welche die drei Scheitelzellen bilden, sind den Haupt- und Sextantenwänden analog - und man kann diese drei Scheitelzellen so deuten, dass die Lücke im Konstruktionsystem, die bei den typischen Farnen erst unterhalb der Scheitelzellen ausgefüllt wird, hier schon am Scheitel selbst teilweise aufgeteilt ist, sodass die eine Scheitelzelle in drei zerfallen ist.

" ... in other words, accepting the view of SACHS that the apical cell is a gap in the system of constructions, such roots these of *Osmunda regalis* show the gap less complete, and the three prinzipal walls continued through it, so as to divide it into three parts." (BOWER 1889).

Von der vorhin beschriebenen Form der einzelnen Scheitelzelle ist der Übergang zu einer Scheitelzellgruppe viel eher möglich, als von einer charakteristischen Farnscheitelzelle. Besonders günstig ist dafür die vierschneidige Zelle. Nach dem von SACHS formulierten Gesetze der rechtwinkligen Teilung ist es einleuchtend, dass eine derartige vierseitige Pyramide durch zwei gleiche aufeinander folgende sich kreuzende Wände leicht in vier gleiche Tochterzellen zerfällt. Dieser Vorgang ist demjenigen sehr ähnlich, den man in einem viereckigen Basalsegment oft beobachtet: auch dieses zerfällt durch zwei rasch aufeinander folgende Teilungen in vier gleiche Zellen (Fig. 31). Gerade bei solchen Fällen läuft man übrigens Gefahr, diese vier Zellen für vier Scheitelzellen zu halten; es ist dann eine besonders genaue Prüfung der ganzen Schnittserie vonnöten.

Ebenso wie die viereckige Basis scheinen auch einige andere Eigentümlichkeiten der Scheitelzelle ihre Auflösung in mehrere Zellen zu begünstigen. So die ganze Form ihres Profils und die Fähigkeit, Segmente auch von der Spitze abzuschneiden.

Je grösser der Spitzenwinkel der pyramidalen Scheitelzelle ist, einen umso grösseren Teil der Scheitelfläche nimmt ihre Basis ein. Unter solchen Umständen kann man sich nicht einige typische Farnscheitelzellen am Scheitel neben einander gelagert denken, da ihre basalen Teile dann eine zu convexe Fläche bilden würden. Die schmale Form der Scheitelzellen ermöglicht es aber, dass einige Zellen neben einander liegen können, ohne eine allzu grosse Wölbung zu verursachen. Das Schema (Fig. 11, 12) mag diesen Umstand veranschaulichen.

Ebenso bewirkt der recht kleine Neigungswinkel der Seitenwände zu einander, dass die Lage des Segments nicht so stark von der Lage der Scheitelzelle selbst abweicht, wie es bei den Zellen mit breiter Basis der Fall ist. Dieser Unterschied tritt bei den Figuren 1 und 32 deutlich hervor. Während in Fig. 1 das kleine Segment an der Seite der Scheitelzelle liegt und die letzte noch immer den Mittelpunkt behauptet, liegt in Fig. 32 bei *Osmunda* das Seitensegment ebenso gut im Mittelpunkt, wie die Scheitelzelle, ist sogar grösser als die letztere, trotzdem keine jüngeren Seitensegmente noch vorhanden sind; nur die Richtung der Zellwände $a' - aa''$ lässt erraten, welche Zellen das Segment bilden und welche von ihnen die Scheitelzelle selbst ist.

Gleichzeitig werden auch die Funktionen der Scheitelzelle und der Seitensegmente einander ähnlicher. Einerseits sind die Seitensegmente auch an der Bildung der Wurzelhaube mitbeteiligt, wovon später auch ausführlicher die Rede sein wird, andererseits trägt wiederum die Scheitelzelle das ihrige zur Bildung des Pleromzylinders bei, indem sie die Spitzensegmente abschneidet, die zu Initialen des künftigen Zentralzylinders werden.

Eine solche schmale, relativ kleine Scheitelzelle in Form einer verstümmelten vierseitigen Pyramide kann also als Übergang zu einem Wachstum mit mehreren Scheitelzellen aufgefasst werden.

Da sie sich aber so wenig, auch in der Grösse, von ihren Segmenten unterscheidet, wird dadurch die Deutung der Schnitte besonders schwer. Es ist fast ebenso leicht, ein Seitensegment für eine Scheitelzelle zu halten, wie umgekehrt eine der

mehreren Scheitelzellen für eine einzige zu halten. Und ist denn auch wirklich eine absolut scharfe Grenze vorhanden? Soll man die vier Zellen, in die die Scheitelzelle von *Angiopteris* zerfällt, für vier gleiche Scheitelzellen halten (Fig. 13) oder im Hinblick auf die Entwicklung, die ihnen bevorsteht, für eine Scheitelzelle mit zwei Segmenten (Fig. 14), von denen das Ältere schon auch aus zwei Zellen besteht?

Die eben beschriebenen Merkmale, die bei den einzelnen Scheitelzellen der Osmundaceen häufig beobachtet werden, finden sich bei jeder der Scheitelzellen auch dann, wenn sie als Gruppe am Scheitel liegen - und auch dieser Umstand bestärkt uns in der Vermutung, dass diese Form der Scheitelzelle für den Übergang zu mehreren günstig ist.

Dies ist natürlich nur eine Hypothese, die nicht etwa experimentell zu beweisen ist, die aber auf Grund der Beispiele überaus wahrscheinlich wird.

Dass die Osmundaceen wirklich diejenige Gruppe sind, die den Übergang zum Wachstum mit mehreren Scheitelzellen zeigt, das beweist die Betrachtung des nächsten Gliedes der Reihe, der Marattiaceen, denen einige Worte gewidmet sein mögen.

Ich habe schon oben bei der Literaturübersicht das Wurzelwachstum der Marattiaceen und dessen Deutungen erwähnt. Die Ansicht von KOCH über diesen Gegenstand ist bisher, soweit mir bekannt ist, nicht widerlegt worden. Seine Beispiele und Zeichnungen bestätigen sie auch recht gut. Ohne deshalb auf den Grund seiner Theorie einzugehen, will ich nur die Form der Scheitelzellen, wie man sie bei den Marattiaceen trifft, mit der der Osmundaceen vergleichen.

Die Abbildungen KOCHs zeigen auf den Längsschnitten (Fig. 2) einige neben einander liegende Zellen, die als abgestutzte Pyramiden bezeichnet werden können; der Neigungswinkel der Wände ist verschieden: von beinahe parallelem Verlauf bis zu stark divergierenden Wänden. Die beinahe parallelen Wände zeigen sich in den Fällen, in denen mehrere Scheitelzellen neben einander liegen; wenn sich aber eine der Zellen stark vergrößert und, wie KOCH es beschreibt, in die Mitte rückt, so fächert sie sich, und der Winkel zwischen den Wänden wird grösser. Fast immer ist die Pyramide abgestutzt, da sie auch nach dem Zentrum der Wurzel gerichtete Spitzensegmente abschneidet. Dieses ist nötig, damit oberhalb des Scheitelzellen-Komplexes keine Lücke entsteht; denn während bei einer einzigen Scheitelzelle der oberste Teil des Seitensegmentes (Fig. 32, 1) die Initialen für den Zentralzylinder liefert, sind diese Teile, wenn viele Scheitelzellen vorhanden sind, bei den Seitensegmenten zu weit von einander entfernt; und es müsste da eine Lücke entstehen, die eben durch die Spitzensegmente der Scheitelzelle ausgefüllt wird.

Wir sehen also, dass die Scheitelzelle der Osmundaceen ihrer Form nach jeder einzelnen der vielen Scheitelzellen der Marattiaceen näher steht als diejenige eines typischen Farne. Eine Reihe nach der Natur gezeichneter Scheitelzellen illustriert sehr hübsch (Fig. 7) den allmählichen Übergang von *Elechnum* zu *Marattia*.

c. Vergleichung der entsprechenden Meristeme.

Diesen drei Typen von Scheitelzellen - einer breiten pyramidalen von den leptosporangiaten Farnen, einer schmälere, oft abgestutzten der Osmundaceen und einer aus dem Scheitelzellen-Komplex der Marattiaceen entsprechen auch drei Typen von Meristemen. Sie unterscheiden sich von einander in einer ganzen Reihe von Punkten; dabei steht der mittlere Typus, derjenige der Osmundaceen, dem letzten näher als dem ersten.

BOWER hat den Vergleich zwischen ihnen an Hand von konstruierten Schemata ausgeführt; ich möchte ihn mit Hilfe von naturgetreuen Abbildungen genauer ausführen.

Der erste Typus, der der leptosporangiaten Farne, ist durch die Untersuchungen von NÄGELI und LEITGEB allgemein bekannt geworden. In einigen Punkten wurden ihre Darlegungen von VAN TIEGHEM und DOULIOT (1888) angefochten, ohne aber, dass sie im wesentlichen dadurch geändert wurden. Mit diesem als Farntypus bekannten Bau der Wurzelmeristeme stimmen die Osmundaceen nicht überein. Vergleicht man

einen Längsschnitt durch eine Wurzelspitze etwa von *Osmunda* mit einem entsprechenden Schnitt von einem leptosporangiaten Farn, so fällt der grosse Unterschied sofort ins Auge. Besonders auffallend ist die allgemeine Unregelmässigkeit im Aufbau der Osmundaceen; sie wurde auch von allen, die die Meristeme der Osmundaceen untersucht hatten, betont; auch ich muss auf sie immer wieder aufmerksam machen. Ich erwähnte auch schon, dass die Scheitelzelle relativ kleiner ist: fällt sie bei einem leptosporangiaten Farn sofort ins Auge, so ist die Scheitelzelle der Osmundaceen durchaus nicht sofort unterscheidbar (vgl. Fig. 1 und Fig. 24).

Vor allem aber vermisst man die Grenze zwischen der Wurzelhaube und dem Wurzelkörper selbst; man braucht nur beliebige zwei Schnitte dieser beiden Typen anzusehen, um den Unterschied zu bemerken.

Bei den Leptosporangiaten wird die Wurzelhaube bekanntlich nur aus den dazu bestimmten Basalsegmenten aufgebaut. Diese Segmente teilen sich auf ganz bestimmte Weise: zunächst wird die Zelle durch zwei sich kreuzende Wände in vier geteilt; dann entstehen weitere Wände, die den ersten zwei parallel sind. Gleichzeitig wächst das Segment, und aus jeder Zelle wird eine Kappe, deren mehrere in einander geschichtet die Wurzelhaube bilden. Ausserdem kann sich jede Kappe durch tangentiale Wände noch in zwei Schichten spalten, sodass aus einer Segmentzelle zwei Kappen entstehen.

Nach NÄGELI und LEITGEB soll es in einzelnen Fällen möglich sein, dass mehr als eine Basalzelle den drei Seitensegmenten entspricht, dass also Basalsegmente öfter entstehen. VAN TIEGHEM und DOULIOT bestreiten es aber und führen alles auf Verdoppelung der Kappen zurück.

Für jeden Fall bleibt jedoch die Grenze zwischen der Wurzelhaube und Wurzelkörper sehr scharf. Die Seitensegmente und die Haubensegmente greifen mit ihren Enden in einander und es entsteht eine zickzack- oder treppenförmige Grenze, die sich später ausgleicht. Diese Grenzlinie erleichtert die Deutung der Bilder und das Erkennen einzelner Segmente überaus.

Die seitlichen Segmente teilen sich in ganz bestimmter Reihenfolge. Zu allererst entsteht in jedem Segment eine radiale Wand, die als Sextantenwand bezeichnet wird. Ihre Lage wird am besten an Hand der schematischen Abbildung veranschaulicht (Fig. 6). Die Art und Weise, wie sie sich an die Seitenwände des Segments ansetzt, bietet ein hübsches Beispiel für das "Gesetz der rechtwinkligen Teilung."

Die zweite Wand im Segment ist tangential. Über ihre Lage gehen die Ansichten auseinander. Nach NÄGELI - LEITGEB entsteht zunächst die "Cambiumwand", die dem Segment eine Cambiumzelle abschneidet, welche zur Bildung des Zentralzylinders bestimmt ist, und als dritte Wand im Segment entsteht diejenige, welche der Epidermiszelle den Ursprung gibt. Die Epidermiszelle teilt sich nun in der Mehrzahl der Fälle nicht mehr tangential, sondern nur radial und ergibt die einzellige Epidermisschicht, die als Abschluss des Wurzelkörpers beinahe bis an die Scheitelzelle unterhalb der Wurzelhaube zu verfolgen ist. Zwischen diesen zwei Wänden entsteht nunmehr in der von ihnen begrenzten Periblemszelle eine grössere oder kleinere Anzahl von weiteren parallelen Tangentialwänden, die der entsprechenden Zahl von Rindenschichten den Ursprung geben.

Nach VAN TIEGHEM und DOULIOT treten die tangentialen Wände in einer anderen Reihenfolge auf. Die erste tangentiale Wand ist die Epidermiswand; als zweite erst entsteht die Cambiumwand.

Dieser Widerspruch ist, solange es sich um die Polypodiaceen handelt, leicht erklärlich, denn die erste Wand entsteht bei ihnen etwa in der Mitte des Segments und es fällt nicht leicht zu entscheiden, ob dadurch der Epidermis- oder der Cambiumzelle der Ursprung gegeben wurde. An einigen Präparaten von *Blechnum* dagegen habe ich sehr deutlich sehen können, dass die Epidermiswand als erste entsteht (Fig. 8); nur sind meine Beobachtungen darüber nicht zahlreich genug, um daraus weitere Schlüsse zu ziehen.

In einer Familie haben allordings auch VAN TIEGHEM und DOULIOT die Cambiumwand als erste Tangentialwand im Segment beobachtet und zwar bei den Osmundaceen; diese sind aber von NÄGELI und LEITGEB garnicht untersucht worden.

Was nun die weitere Reihenfolge der Rindenwände anbetrifft, so möchte ich da-

rauf und auf die damit verbundenen Unklarheiten nicht weiter eingehen; denn diese ganzen Vorgänge interessieren hier nur so weit, als sie mit den Osmundaceen verglichen werden können, und bei diesen lässt sich über die Aufeinanderfolge der tangentialen Rindenzellen nichts Bestimmtes aussagen.

Als für die Leptosporangiaten typisch soll nur noch betont werden, dass die ersten radialen Teilungen im Segment erst entstehen, wenn sich bereits eine Anzahl von tangentialen Wänden gebildet hat (Fig. 8), von der Sextantenwand abgesehen, die immer durch die erste Teilung im jungen Segment zustande kommt.

Bei den Osmundaceen fehlt, wie schon erwähnt, zunächst die Grenze zwischen der Wurzelhaube und dem Wurzelkörper. Will man sie auf diese Weise feststellen, dass man der Epidermisschicht bis zu ihrem Entstehungspunkt nachgeht, so kann man sie nicht bis zur Scheitelzelle verfolgen. Die Epidermis differenziert sich nämlich erst in einem gewissen Abstand von der Scheitelzelle (Fig. 15 - 16). Über dem Scheitel selbst findet man dagegen eine Schicht von embryonalem Gewebe, das einen typischen meristematischen, Cambium-ähnlichen Charakter trägt: die Zellen sind plasmareich, ziemlich gleich gross, in tangentialer Richtung etwas abgeplattet. Aus diesem Gewebe differenziert sich nun die Epidermis und die Wurzelhaube. Erneuert wird die Schicht durch die basalen Elemente der Scheitelzelle, ebenso durch die basalen Teile der seitlichen Segmente. Von jedem Segment werden durch tangentiale Wände flache Zellen von der Basis abgeschnitten; diese, ebenso wie die Basalsegmente der Scheitelzelle, teilen sich wiederholt radial und tangential. Das Basalsegment zerfällt oft zunächst durch zwei sich kreuzende Teilungen in vier Zellen, wie dies auch bei den Leptosporangiaten der Fall ist und wie es die Fig. 31 für *Todea* zeigt. An den Längsschnitten sieht man dann zwei gleiche Zellen unter der Scheitelzelle liegen, und bei einer Schnittserie oder bei etwas dicker ausgefallenen Schnitten (Fig. 32) sieht man unter diesen zwei Zellen noch zwei oder wenigstens ihre Kerne durchschimmern (1, 2, 3, 4).

BOWER behauptet (1889), das Basalsegment zerfalle immer auf die eben beschriebene Weise in vier Zellen; diese Teilung verlaufe unabhängig von der Form der Scheitelzelle (incongruity), also auch des Basalsegments, nicht nur bei den Scheitelzellen mit viereckiger Basis, sondern auch bei solchen mit einer dreieckigen. Den ersten zwei Teilungen folgen dann zahlreiche weitere, die nach allen Richtungen orientiert sind. Mir ist es nicht gelungen, unter meinen Präparaten Belege dafür zu finden.

Auch in dem ganzen Aufbau der Wurzelhaube weichen die Osmundaceen von den Leptosporangiaten ab. Ihrer Entstehung gemäss vermisst man da die einzelnen von einander unterscheidbaren Kappen, denn die Schichten gehen alle in einander über. Allerdings varriert auch das sehr stark; in einzelnen Fällen gelingt es, die Grenzen des Basalsegmentes auch dann zu verfolgen, wenn es in mehrere Zellen zerfallen ist; in diesem Falle wäre das Segment den Kappen analog. Solche Fälle sind aber nur bei Wurzeln möglich, die sehr klein und aus wenigen Zellen bestehen, wie es Fig. 20 zeigt, aber auch hier selten deutlich. Bei grösseren Wurzeln, die aus vielen Zellen bestehen, verwischen sich die Grenzen der Basalsegmente sehr bald.

Jeder Basalteil des Seitensegmentes teilt sich denn auch ähnlich wie das Basalsegment: zuerst in vier Zellen, dann wiederholt tangential und radial. Fig. 21 zeigt dies auf einem Querschnitt, der das Basalsegment B und den basalen Teil C des Seitensegmentes getroffen hat. Für diese Form der Entstehung der Wurzelhaube kann man eine Analogie finden in dem zweiten Typus der Phanerogamenwurzeln. HABERLANDT teilt in seinem "Lehrbuch für anatomische Pflanzenphysiologie" S. 83 im Anschluss an HANSTEIN u.a. die Wurzeln der Phanerogamen ja nach der Entstehung der Wurzelhaube in 6 Typen. Während man die Leptosporangiaten mit keinem dieser Typen vergleichen könnte, besitzen die Osmundaceen und ebenso die Marattiaceen, bei denen die Wurzelhaube auf dieselbe Weise gebildet wird, gewisse Ähnlichkeit mit dem zweiten Typus. HABERLANDT (1918) beschreibt ihn folgendermassen:

(S. 83 "Das Bildungsgewebe der Wurzelhaube läuft rückwärts vom Scheitel des Wurzelkörpers in das Protoderm (Dermatogen) aus. Oder mit anderen Worten: die Protodermis spaltet sich nach der Spitze der Wurzel hin zunächst in zwei, dann in drei und mehrere Zellagen, von welchen die innerste stets das Protoderm erganzt,

während die äusseren Lagen als ineinander geschachtelte Kappen zur Wurzelhaube gehören. Von ERIKSSON wurde dieses Bildungsgewebe seiner genetischen Beziehungen zur Haube und zum Protoderm halber als "Dermacalyptrogen" bezeichnet. Nach einer anderen Auffassung dagegen ist die Wurzelhaube, soweit es sich um diesen Typus handelt, nichts anderes als das Produkt einer Protodermwucherung. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese letztere Auffassung dem historischen Vorgange der Erwerbung der Wurzelhaube in höherem Grade Rechnung trägt, als die Annahme eines Dermacalyptrogens."

Auch für unseren Fall wäre die Bezeichnung dieser Schicht als "Dermacalyptrogen" nicht ganz zutreffend, da es keine selbständige Zellschicht ist, die sich durch eigene Teilungen erneuert, sondern von dem Wurzelkörper selbst immer wieder ergänzt wird. Man kann sie auch nicht gut nur als Dermatogenwucherung bezeichnen, da die Epidermis selbst sich erst aus dieser Schicht heraus differenziert. Der Übersicht halber soll aber der Name Dermacalyptrogen beibehalten werden.

Es knüpft sich überhaupt an diesen Typus eine lange Diskussion über den genetischen Zusammenhang zwischen Epidermis und Wurzelhaube an, auf den einzugehen nicht in meine Aufgabe gehört. Ich wollte nur auf die Ähnlichkeit zwischen dem Osmundaceen-Typus und dem oben genannten hinweisen, denn aus den Veränderungen im Bau der Wurzelhaube sind bereits weitere phylogenetische Folgerungen gezogen worden. Allerdings beruht diese ganze Einteilung in sechs Typen zum Teil auf sehr alten Untersuchungen, die noch nachzuprüfen wären. "Die Berechtigung zur Aufstellung dieser sechs Typen sowie die daraus gezogenen Folgerungen sind in der neueren Zeit zweifelhaft geworden", meint HABERLANDT.

KROLL veröffentlichte 1912 eine "Kritische Studie über die Verwertbarkeit der Wurzelhaubentypen für die Entwicklungsgeschichte"; nach einer langen Reihe von Vergleichen kommt er zu folgendem Schluss: "Da die Reihenfolge der Familien im natürlichen System in keiner Weise sich mit einer konstruierten Entwicklungsweise von Wurzelhauben deckt - eine Ausnahme machen nur die Gefässkryptogamen - so folgt daraus, dass die Wurzelhaubentypen auf die systematische Bedeutung der einzelnen Pflanzen und damit auf die Entwicklungsgeschichte ebenfalls ohne Einfluss sind." Nur für die Gefässkryptogamen lässt KROLL also gelten, dass ihre Wurzelhaubentypen sich für die systematische Deutung der einzelnen Pflanzen verwerten lassen. Dies steht auch im Einklang mit den vorhin dargelegten Beobachtungen: die Entstehungsweise der Wurzelhaube ist eines der wichtigsten Merkmale, welche die Ähnlichkeit zwischen den Wurzelmeristemem der Osmundaceen und der Marattiaceen bedingen im Gegensatz zu denen der leptosporangiaten Farne.

Die weiteren Merkmale sind die Teilungen in den Scheitelsellen und ihren seitlichen Segmenten, ihre Reihenfolge und räumliche Anordnung.

Die Form der Scheitelzelle ist schon zur Genüge besprochen worden. Was nun ihre Teilungen anbetrifft, so verlaufen sie im grossen und ganzen so, dass einem basalen Segment eine Anzahl von Seitensegmenten folgt, welche der Zahl der Seitenwände entspricht. In manchen Fällen lässt sich mit Sicherheit feststellen, dass diese Segmente in spiraliger Reihenfolge entstehen. Bei einer dreisehnigen Scheitelzelle ist es wohl immer der Fall (Fig. 22 und Fig. 30). Bei anderen Exemplaren ist man dagegen geneigt anzunehmen, dass hier eine andere Reihenfolge Platz gegriffen hat; dies kann bei einer vierschnidigen Scheitelzelle eintreten. Fig. 29 zeigt einen Querschnitt durch eine vierschnidige Scheitelzelle, deren Segmente spiralig angeordnet sind; die Grenzen der vier ältesten Segmente sind zwar nicht mehr ganz zu verfolgen, aber ihre Reihenfolge kann man noch an der Grösse der Segmente ablesen. Fig. 33 zeigt dagegen eine Scheitelzelle, deren Segmente an entgegengesetzten Seiten entstehen. Über ähnliche Fälle berichtet auch CAMPBELL.

Wohin nun das Segment einzureihen wäre, das von der Spitze der Scheitelzelle abgeschnitten wird, ob es nämlich dem basalen unmittelbar folgt oder in einem anderen Moment entsteht - darüber lässt sich nichts Bestimmtes aussagen. Auf der Fig. 17 sieht man, wie einem Spitzensegment ein Seitensegment und anscheinend ein Basalsegment folgte: die Reihe der Seitensegmente wurde also durch ein Spitzensegment unterbrochen. Vermutlich enthält auch nicht jeder "Segmentsatz" ein Spitzensegment, sondern diese entstehen seltener. Andererseits sieht es mitunter so aus.

als ob Basalsegmente öfter entstehen würden als nach je 3 (oder 4) Seitensegmenten auf Fig. 32 sieht man, dass die Scheitelzelle A B C durch die Wand D E dem Haubensegment B E C D den Ursprung gab; ihm folgte das Seitensegment A e a C; vielleicht entstand noch ein Seitensegment, das ausserhalb dieser Schnittfläche liegt, jedenfalls entstand schon das nächste Basalsegment b c D c, obwohl ein der Seite a D paralleles Segment noch fehlte. Wir sehen also, dass scheinbar auch darin die bei Leptosporangiaten übliche Regelmässigkeit von den Osmundaceen eingebüsst worden ist.

Die Aussage über die zeitliche Aufeinanderfolge der Segmente wird noch dadurch erschwert, dass die Seitensegmente sich so rasch nach ihrem Entstehen zu teilen beginnen; dabei müssen naturgemäss Verschiebungen eintreten, und die Grenzen zwischen den Segmenten werden verwischt. Während man bei Fig. 29 noch kaum das vierte Segment erkennen kann, kann man bei *Blechnum* (Fig. 10) bis zum siebenten Segment zählen.

Die Teilungen im Segment selbst sind ebenso schwer zu verfolgen. CHAUVEAUD hat in seiner Arbeit über die Entstehung der Siebröhren bei Farnen an einer ganzen Reihe von Beispielen ganz genau die Teilungen verfolgt, von der ersten Segmentwand an bis zu der Ausbildung der Siebröhren. Nur bei *Osmunda palustris* war er gezwungen, auf solche eingehende Untersuchung zu verzichten. S. 201 ... "les segments qu'elle (Scheitelzelle) produit sont plus nombreux et leur alternance n'offre aucune régularité susceptible d'être décrite".

Teils ist die Unregelmässigkeit der Osmundaceen daran schuld, dass man die Vorgänge in den Segmenten so schlecht beobachten kann, teils aber der Winkel, unter dem die Segmente zur Wurzelaxe geneigt sind. Er ist, entsprechend dem Spitzenwinkel der Scheitelzelle, viel kleiner als bei den leptosporangiaten Farnen. In diesen stehen die Segmente bald nach ihrer Entstehung unter einem Winkel von beinahe 90°, sodass ein Querschnitt durch die Wurzelspitze gleich oberhalb der Scheitelzelle einen Flächenschnitt durch die Segmente ergibt. Unter diesen Umständen ist der Einblick in ihren inneren Bau nicht schwer. Bei den Osmundaceen ist der Neigungswinkel kleiner, und infolgedessen spaltet weder der Längs- noch der Querschnitt das Segment der ganzen Länge nach. Man muss daher auf den nicht ganz median oder etwas schräg geführten Schnitten die Segmente beobachten.

Die ersten Teilungen haben schon VAN TIEGHEM und DOULIOT bei *Osmunda regalis* beobachtet (1888). Diese Arbeit ist zwar hauptsächlich der Entstehung der Seitenwurzeln gewidmet, aber auch die Vorgänge in der wachsenden Wurzelspitze sind nicht unbeachtet geblieben. Ich erwähnte schon vorhin, dass nach diesen Autoren die Osmundaceen von den leptosporangiaten Farnen dadurch abweichen, dass bei ihnen die Cambiumzelle früher entsteht als die Epidermiszelle. Dieses entspricht, wie Fig. 15 und 16 zeigen, auch meinen Beobachtungen.

Den weiteren Verlauf der Teilungen schildern die eben erwähnten Autoren folgendermassen: (S. 379) "La cellule destinée à la zone corticale externe ne prend qu'une cloison tangentielle, l'autre au contraire, après avoir séparé l'endoderme, se dédouble à plusieurs reprises, la zone corticale externe est donc mince, l'interne épaisse" ... Der mittlere Teil des Segments soll also durch eine Reihe von tangentialen Wänden den Rindenschichten den Ursprung geben. Trotzdem VAN TIEGHEM und DOULIOT sogar über die Anzahl der Rindenwände und ihre Verteilung in der äusseren und inneren Rinde zu berichten wissen, bleibt bei ihrer Beschreibung eine Eigentümlichkeit unbeachtet, welche gerade für die Osmundaceen so typisch ist und den Aufbau des Segments verwickelt macht. Nach den zwei ersten tangentialen Wänden, welche die Cambium- und die Dermacalyptrogenzelle abgeteilt haben, entsteht nämlich im Segment eine antikline Wand, welche die Rindenzelle in zwei Zellen der Länge nach spaltet. Im zweiten Segment sehen wir senkrecht zu der Sextantenwand a - a eine zweite antikline Wand b - b, auch auf dem Längsschnitt Fig. 37 kann man sie sehen. Wie aber der Querschnitt zeigt, entsteht sie meistens nur in einem von den zwei Sextanten; in dem anderen fehlt sie. Die Figuren 39 Segment III und 34 Segment V zeigen dasselbe Bild. Daher kommt es, dass man wie z.B. auf Fig. 43, im Längsschnitt ein Segment sieht, dessen Cambium- und Basalzelle schon geteilt sind, während die Rindenzelle noch keine inneren Wände zeigt. Verfolgt man ein solches

Segment in einer Schnittserie weiter, so sieht man auf dem nächsten Bild die Längswand auftauchen (Fig. 42).

Erst jetzt folgen weitere tangentielle Wände, die die Rinde in mehrere Schichten zerklüften (Fig. 19) und die bei den Leptosporangiaten vor der Längswand auftreten (Fig. 1). Die Cambiumzelle hat sich inzwischen auch einige Male geteilt und zwar in verschiedenen Richtungen; sie ist jetzt in einige vieleckige Zellen zerfallen, deren Angehörigkeit zu einem Segment sich nur in günstigen Fällen noch feststellen lässt (Fig. 17), da hier besonders starke Verschiebungen und Grössendifferenzen entstehen.

Gleichzeitig teilt sich auch die basale Zelle des Segmentes und zwar unabhängig von dem Rindenteil. Obgleich es manchmal so aussieht, als ob eine antikline Wand das Segment geteilt hätte, und erst dann die basalen Zellen abgeschnitten wären, z.B. Figur 42, so zeigen die nächsten kleineren Sextanten (Fig. 43), dass die basalen Zellen sich für sich teilen. Durch wiederholte tangentielle Teilungen werden sie in mehrere Schichten geteilt, die in das Dermacalyptrogen übergehen.

Jede dieser Schichten scheint in den meisten Fällen bei Wurzeln von mittlerer Dicke aus vier Zellen zu bestehen (Fig. 33 und 35). Diese zwei Figuren übrigens, die die nächsten Schnitte von Fig. 30 und 34 darstellen, zeigen sehr schön, wie das Segment III, das im Rindenteil nur noch eine Längswand hat, in dem Basalteil schon zwei sich kreuzende Wände besitzt.

Ich habe versucht, den ganzen eben beschriebenen Bau des Segmentes durch ein Schema zu veranschaulichen: Fig. 5 - 6 zeigt das Schema für das Segment eines typischen Farne (wir sehen, dass es viel einfacher gebaut ist). Die Seitensegmente der Marattiaceen dagegen teilen sich auch so, wie die Osmundaceen. Vor allem treffen wir hier diese eigentümliche Art der Entstehung der Wurzelhaube wieder. Entsprechend der bedeutend grösseren Dicke der Wurzeln zerfällt das Segment in eine grössere Zahl von Zellen, und dadurch wird es umso schwieriger, die genetischen Zusammenhänge aufzudecken.

Innerhalb der Osmundaceen selbst lassen sich sämtliche Übergänge finden. Ebenso wie in der Form der Scheitelzelle stehen die *Leptopteris*-Arten auch in dem Aufbau des Segmentes dem üblichen Farntypus relativ am nächsten, während *Osmunda* und *Todea* mit ihren dickeren Wurzeln sich den Marattiaceen nähern, denn die Teilungen in der Wurzelhaube und den Seitensegmenten hängen inniger mit dem ganzen Umfang der Wurzel zusammen, als die Beschaffenheit der Scheitelzellen; während die letzteren schliesslich doch nur einzellige Segmente in unbegrenzter Zahl abschneiden, muss im anliegenden Meristem eine genügende Anzahl von Teilungen erfolgen, um die Masse der Wurzel zu bilden.

Die Figuren 16 und 20 zeigen Längsschnitte durch die Wurzelspitzen von *Leptopteris Fraseri*, die dem typischen Farne noch relativ nahestehen, besonders was die Teilungen im Segment anbetrifft. Denn, wenn hier auch die Cambiumzelle zuerst entsteht und die basale Zelle sich in der Dermacalyptrogenschicht auflöst - so vermissen wir hier doch die typischen Längswände in dem Seitensegment. Erst nachdem das Segment III in der Fig. 16 drei Rindenzellen und das Segment 5' in Fig. 20 ca. 5 Rindenzellen zeigt, entstehen zwei Reihen (im Längsschnitt) von Rindenzellen. Im Segment III der Fig. 16 sieht man, dass die basale Zelle des Segmentes sich wie bei allen Osmundaceen teilt - sie ist schon im Längsschnitt in zwei, in Wirklichkeit in vier Zellen zerfallen, und im Segment IV sind die Grenzen der Basis schon nicht mehr kenntlich.

Fig. 17 gibt ebenfalls *Leptopteris Fraseri* wieder, nur schliessen sich ihre Segmente schon mehr dem Osmundaceentypus an. Die relativ kleine Anzahl der Zellen erlaubt aber hier noch eine Deutung ihrer Lage. Im ersten Segment rechts von der Scheitelzelle sieht man, dass die Cambiumzelle schon in drei Zellen zerfallen ist welche von den Pleromzellen zum nächsten Segment gehören - kann man schon nicht sagen. Wir sehen auch schon in demselben Segment V eine antikline Wand in der Periblemzelle und Segmente VI und VII zeigen, wie dann die tangentialen Rindenwände liegen.

An das Ende dieser kurzen aber sehr einheitlichen Reihe kann die Fig. 32 ge-

stellt werden, die einer recht dicken *Osmunda*-Wurzel entspricht und die unter den übrigen analogen Figuren durch ihren regelmässigen Aufbau auffiel. Der Pleromteil des Segmentes V ist schon in fünf Zellen zerfallen, deren vier noch ihren gemeinsamen Ursprung aus einer Zelle verraten. Auch im Segment VI kann man noch die Grenzen des Pleromteils feststellen; man sieht auch, wie verschieden die einzelnen Pleromzellen in ihrer Grösse werden, scheinbar entsprechend der ihnen bestimmten Funktion. Der basale Teil des Segmentes V besteht schon ebenfalls aus mehreren Zellen. Während man im Segment V vier Schichten zählt, sind es im Segment IV fünf bis sechs. Den Beginn dieser Teilungsserie sieht man im basalen Teil des Segmentes II, der sich übrigens genau so teilt, wie das basale Segment I. Bei diesem Schnitt sind merkwürdigerweise die Zellen 1 - 4 besonders gross geblieben (die Kerne 3 - 4 schimmern nur durch). Diese vier Zellen scheinen zusammen als ein Basalsegment entstanden zu sein; aus irgend welchen Gründen sind die weiteren Teilungen noch ausgeblieben und die Zellen haben eine abnorme Grösse erreicht.

Die Scheitelzelle hat sich inzwischen weiter geteilt und auch ein neues Basalsegment geliefert, das dem basalen Teil des jüngsten der sichtbaren Seitensegmente vollkommen ähnlich erscheint. (Die zwei grossen Zellen können vielleicht auch als zwei gleichwertige Scheitelzellen aufgefasst werden.) Diese kleine Abnormität zeigt aber ausserordentlich anschaulich, wie sich die Basalsegmente mit den basalen Teilen der Seitensegmente zu einer einheitlichen Dermocalyptrogenschicht mischen.

Damit wären die drei wichtigsten Unterschiede zwischen den Meristemtypen besprochen: die Teilungen der Scheitelzelle, die Bildung der Wurzelhaube und der Bau der Seitensegmente. Nun sollen noch die Unterschiede zwischen den einzelnen Osmundaceengattungen dargelegt werden.

d. Die Unterschiede der Wurzelmeristeme innerhalb der Osmundaceen.

Während *Osmunda* und *Todea* schon des öfteren als Objekte für anatomische Untersuchungen gedient haben, ist es bei *Leptopteris* nicht der Fall. Da der Name *Leptopteris* nicht von allen akzeptiert ist, so findet man oft die Angabe über diese Gruppe unter dem Namen *Todea*. So erwähnen SEWARD und FORD (1902) *Todea superba*, *T. hymenophylloides* usw. Es kann auch möglich sein, dass manche Beobachtungen, die über *Todea* mitgeteilt werden, auch *Leptopteris* mit einbegriffen haben.

Wie ich aber schon oben angedeutet hatte, unterscheidet sich *Leptopteris* in dem Bau ihrer Meristeme doch recht stark von *Todea*, und *Osmunda* nimmt die vermittelnde Stellung zwischen ihnen ein.

Zunächst unterscheiden sich die *Leptopteris*-Wurzeln schon äusserlich durch ihre geringe Masse. Es standen mir leider keine Topfexemplare zur Verfügung, die den Vorzug haben, dass man bei dem Austopfen das ganze Wurzelsystem überblicken kann. Ich versuchte aber an den Pflanzen möglichst tief zu graben, so weit es ohne sie zu beschädigen ging und fand trotzdem nur vereinzelt Wurzeln, die etwa 0,4 mm im Durchmesser hatten, was einer mittelgrossen *Todea*-Wurzel entsprechen würde. Die meisten blieben hinter den Wurzeln von *Osmunda* und *Todea* beträchtlich zurück, geschweige denen von *Marattia* und *Angiopteris*, die bis 7 - 8 mm im Durchmesser haben können.

Um den Zusammenhang zwischen der Dicke der Wurzeln und der Grösse und Zahl ihrer Zellen aufzudecken, ist die folgende Tabelle aufgestellt worden. Jede der Zahlen ist als Durchschnitt aus 10 - 20 Messungen gewonnen. Um möglichst gleichwertige Zellen zu vereinigen, wurde stets die Scheitelzelle in ihrer grössten Länge und Breite gemessen, ebenso einige Zellen aus der Wurzelhaube, etwa an der Stelle, wo sie ihren meristematischen Charakter aufgeben und aufhören sich zu teilen. Gleichzeitig wurden auch die entsprechenden Kerne gemessen, gleichfalls in ihrer grössten Länge und Breite. Die Zahlen sind ausser dem Durchmesser in μ^2 angegeben und als Produkt der zwei Messungen gewonnen. Sie sind aber nicht absolut zu nehmen, denn bei dem Fixieren erleiden die Objekte vielleicht doch irgendwelche Schrumpfungen; da aber alle untersuchten Spitzen auf dieselbe Weise behandelt wurden, so ist anzunehmen, dass man sie auch mit einander vergleichen kann, ohne Fehler zu begehen.

Aus dieser Tabelle lassen sich weitgehende Schlüsse über den inneren Aufbau der Wurzelspitzen der untersuchten Osmundaceen ziehen.

	<u>Scheitel-</u> <u>zelle</u> μ^2	<u>Kern</u> μ^2	<u>Verhältn.</u>	<u>Hauben-</u> <u>zelle</u> μ^2	<u>Kern</u> μ^2	<u>Durchm.</u> μ	<u>Durchm</u> <u>Schz.</u>
Leptopteris	3,48 μ^2	0,44 μ^2	7,90	1,77 μ^2	0,25 μ^2	261 μ	75
Osmunda	5,01 μ^2	0,44 μ^2	6,05	1,80 μ^2	0,23 μ^2	339 μ	67,6
Todea	8,05 μ^2	1,25 μ^2	6,44	3,40 μ^2	0,50 μ^2	417 μ	51,8
Marattia	6,46 μ^2	0,92 μ^2	7,03	2,30 μ^2	0,37 μ^2	580 μ	90,9
1.							
2.	33,72 μ^2	0,99 μ^2	34,06	3,56 μ^2	0,52 μ	1425 μ	42,2

Die vorletzte Reihe bezeichnet den Durchmesser in μ gemessen. Wir sehen, wie er von *Leptopteris* über *Osmunda* und *Todea* gleichmässig bis *Marattia* steigt. Es sei nebenbei bemerkt, dass nur die dünnsten jungen Wurzeln von *Marattia* dabei gemessen worden sind, hauptsächlich eben erscheinene junge Seitenwürzelchen; die zweite Zahlenreihe von *Marattia* ist schon an etwas dickeren Wurzelspitzen gewonnen, die aber bei weitem noch nicht die stärksten sind, - und trotzdem sind die Unterschiede schon sehr gross. Die Wurzeln von *Angiopteris* sind hier überhaupt nicht mehr in Betracht gezogen worden, da mir nur sehr dicke Exemplare zur Verfügung standen, die garnicht mit den untersuchten Wurzeln verglichen werden konnten.

Die ersten zwei vertikalen Reihen gehören den Scheitelzellen und ihren Kernen.

Auch hier lässt sich eine Vergrösserung in derselben Richtung feststellen.

Osmunda hat eine grössere Scheitelzelle als *Leptopteris*, und *Todea* eine grössere als *Osmunda*. Ihre Kerne wachsen mit, aber nur bis *Marattia*, hier sehen wir die Scheitelzelle auf einmal kleiner werden. Dieses Ergebnis überrascht nicht, wenn man bedenkt, dass bei *Marattia* die Scheitelzelle sich in einige Zellen aufgelöst hat; das allmählig ansteigende Volumen hat sich jetzt auf einige Zellen verteilt, die also nicht mehr so gross sein können. Allerdings können auch *Todea* und *Osmunda* schon mehrere Scheitelzellen haben, aber die eine Scheitelzelle ist doch häufiger, und in diesen Übergangsstadien scheint die Grösse der Zellen doch noch zu steigen; ebenso die Grösse der übrigen Zellen, denn auch die Wurzelhaubenzellen sehen wir mit dem wachsenden Durchmesser der Wurzel immer grösser werden, aber auch das nur bis zu den Marattiaceen. Die Zunahme des Umfangs der Wurzel kann nicht bis ins Unendliche auf der Grössenzunahme der Zellen beruhen. Zwischen *Todea* und *Marattia* schlägt die Richtung um: die Zellen nehmen nun sehr rasch an Zahl zu und büssen dabei an ihrer Grösse ein. Und wirklich, die Bilder zeigen es ja anschaulich genug, wie die spärlichen Zellen einer *Leptopteris*-Wurzel den unzähligen Zellen der Marattiaceen-Meristeme Platz machen.

Denn auch bei den dicksten Wurzeln sind, wie die letzte Zeile der Tabelle zeigt, die Wurzelhaubenzellen kaum grösser als bei *Todea*, obwohl der Durchmesser dreiund einhalb Mal so gross ist.

Die Scheitelzellen dieser Wurzeln zeigen allerdings eine etwa zehn Mal grössere Schnittfläche als diejenigen von *Leptopteris*; auch dafür liegen aber bestimmte Gründe vor. Diese Riesenzellen haben nämlich dünne Wände, die meistens geschrumpft und gerissen sind, sehr spärliches Plasma und relativ kleine Kerne; sie sehen ganz hell aus und fallen unter den übrigen Meristemzellen stark ins Auge (Fig. 41). Das Verhältnis der Zellgrösse zur Kerngrösse ist für die Scheitelzellen in der dritten vertikalen Reihe der Tabelle berechnet und daraus ersieht man, wie stark die eben besprochenen Zellen von den übrigen abweichen; denn während sich das Grössenverhältnis bei den übrigen zwischen 6,44 und 7,90 bewegt, ist es hier 34! Diese gestörte Korrelation zwischen Kern- und Zellgrösse spricht dafür, dass die Zellen nicht mehr funktionsfähig sein können. Sie sind also den von KOCH beschriebenen Zellkomplexen in den Scheiteln der dicken *Angiopteris*-Wurzeln analog.

Die letzteren erscheinen "wasserhell", sie werden schlaff, verlieren ihre Turgeszenz und reissen leicht. Ihre Wachstumstätigkeit hat aufgehört, schliesslich fallen sie zusammen, und es entsteht dadurch eine Lücke im Gewebe. Diese dem Zerfall nahe stehenden Zellen dürfen also mit den übrigen lebhaft funktionierenden Scheitelzellen nicht verglichen werden.

Die letzte vertikale Reihe endlich, die das Verhältnis des Durchmessers zu der Grösse der Scheitelzellen umfasst, unterstützt die Schlüsse, die wir aus der ersten Reihe gezogen haben. Sie zeigt, dass die Scheitelzellen nicht nur absolut von *Leptopteris* bis *Todea* grösser werden, sondern auch relativ, im Vergleich mit dem Durchmesser der Wurzel, trotzdem der letztere ja auch wächst; aber auch hier nur bis *Marattia*; bei diesem Farn ist das Verhältnis des Durchmessers zur Scheitelzelle beinahe doppelt so gross wie bei *Todea*. Allerdings gilt das nur für die noch funktionsfähigen Scheitelzellen; die letzte Zahl zeigt, wie die riesigen absterbenden Scheitelzellen auch im Verhältnis zur beträchtlichen Dicke der Wurzel noch gross erscheinen.

Diese ganzen Berechnungen sind nicht frei von Fehlerquellen. Es kam mir aber dabei nur darauf an, die Richtung der Entwicklung zu kennzeichnen. Und für diese Anforderungen genügen sie; sie beweisen zahlenmässig, was schon bei der Betrachtung der Bilder auffällt.

Dieser Vergleich kann aber nur innerhalb eines bestimmten Meristemtypus durchgeführt werden. Deshalb konnten wohl die *Marattiaceen*, nicht aber die leptosporangiaten Farne zum Vergleich herangezogen werden. Bei den letzteren steht die Grösse der Scheitelzelle in einem ganz anderen Verhältnis zu der Grösse der übrigen Zellen, wovon schon vorhin die Rede war. Ebenso kann man nicht bestimmen, welche Zellen der Wurzelhaube den oben angemessenen analog sind; denn es wurden zu den Messungen die an der äusseren Grenze des Dermacalyptrogens liegende Zellen benutzt, und bei den leptosporangiaten fehlt ja überhaupt diese Schicht.

Nun soll noch das Wurzelmeristem von *Leptopteris* etwas genauer beschrieben werden.

Ich habe drei Arten von *Leptopteris* untersucht: *L. Fraseri*, *L. superba* und *L. hymenophylloides*, fand aber keine Unterschiede zwischen ihnen.

Zwei Wurzelspitzen unter den etwa 30 - 40, die ich geschnitten habe, hatten einen Durchmesser, der 0,5 mm überstieg. Leider waren sie aber nicht mehr frisch und zart, und durch das Einbetten und Schneiden schrumpften und rissen viele Wände. Eine von ihnen besass vielleicht mehrere Scheitelzellen, die andere liess aber noch deutlich eine einzelne Scheitelzelle erkennen. Alle übrigen Wurzelspitzen, die ich untersucht habe, hatten eine Scheitelzelle, meist mit dreieckiger Basis; es waren aber auch welche mit einer viereckigen darunter (Fig. 23). Die Form im Längsschnitt ist dreieckig, oft verstümmelt; die Basis ist meist kleiner als die Schenkel (Fig. 17, 20).

Die Segmente sind infolge der kleineren Zahl der Zellen längere Zeit zu verfolgen. Unter den *Leptopteris*-Schnitten fand ich die oben besprochenen Beispiele für solche Teilungen in den Seitensegmenten, die den typischen Farnen am nächsten stehen (Fig. 16). In einzelnen Fällen erwecken die Bilder den Anschein, als ob die Epidermis aus den basalen Zellen der Seitensegmente entstehen würde, wie bei leptosporangiaten Farnen, z.B. Fig. 20 rechts oder Fig. 18 rechts. Wahrscheinlich ist es nur eine zufällige Anordnung, denn andere Figuren zeigen sie nicht, vielleicht aber entsteht auch wirklich bei manchen Wurzeln von *Leptopteris* die Epidermis aus bestimmten Zellen, die man auf das Seitensegment zurückführen kann. Von einer Dermato-Calyptrogenschicht kann hier bei so geringer Zellenzahl kaum die Rede sein. Zwischen der Scheitelzelle und der äussersten Schicht der Wurzelhaube liegen ja im ganzen etwa 5 - 6 (Fig. 16, 17) Zellschichten, die eigentlich der Wurzelhaube gehören. Der Gerbstoff, der für die Zellen der Wurzelhaube charakteristisch ist, zeigt sich schon in der zweiten oder dritten Schicht.

Es bleibt also nur übrig zu konstatieren, dass bei *Leptopteris* die Grenze zwischen Wurzelkörper und Wurzelhaube verwischt ist, und dass an ihrer Stelle Zellen liegen, die den Übergang vermitteln und die bei einer grösseren Zahl der Zellen bei den übrigen Osmundaceen die Derma-Calyptrogenschicht bilden. Der Ursprung der

Epidermis ist unter diesen Zellen zu suchen.

Erwähnenswert ist noch die relative Plasmaarmut der Meristemzellen mancher *Leptopteris*-Wurzeln. Ihr Zellinhalt zeichnet sich dann durch geringe Tinktionsfähigkeit aus, die Zellkerne sind relativ kleine; während bei *Osmunda* und *Todea* sich die Schnittflächen der Scheitelzellen und ihrer Kerne wie 6,05 : 1 und 6,44 : 1 verhalten, wäre das Verhältnis bei *Leptopteris* durch die Zahlen 7,9 : 1 auszudrücken. Das liegt nicht etwa an der Grösse der Zellen, denn diese sind bei *Leptopteris* relativ klein, sondern eben an den Kernen. Solche Wurzeln sehen dann auch von aussen undurchsichtig aus. Ihr Wachstum scheint dann stillgelegt zu sein; entweder handelt es sich um eine zeitweilige Ruheperiode oder um den ersten Schritt zum Verwelken. Im Juni waren die Wurzeln anscheinend nicht so häufig wie im November; aber zur Entscheidung der Frage bedarf es zahlreicherer Beobachtungen.

In Bezug auf den Aufbau der Wurzelmeristeme bilden also die Osmundaceen eine stetige Reihe: *Leptopteris* - *Osmunda* - *Todea*; und dieser Umstand spricht dafür, dass der Name *Leptopteris* beibehalten werden müsste.

Die Untersuchung der einzelnen Arten würde vielleicht erlauben, auch sie in bestimmter Ordnung in diese Reihe einzustellen, mir fehlte aber leider das dazu nötige Material.

CAMPBELL (1891) hat das Scheitelwachstum bei *Osmunda cinnamomea* und *Osmunda Claytoniana* untersucht. Er gibt an, dass *O. cinnamomea* dem gewöhnlichen Farntypus näher steht, während *O. Claytoniana* sich mehr der Beschreibung BOWERS für *O. regalis* nähert.

Nach diesen Angaben müssten die *Osmunda*-Formen in unseren Reihen folgendermassen aufeinanderfolgen: *O. Claytoniana*, *O. cinnamomea*, *O. regalis*.

III. BAU DER AUSGEWACHSENEN WURZEL.

1. LITERATUR.

Nachdem ein Einblick in den Bau der Scheitelzelle und der Meristeme der Osmundaceenwurzeln gewonnen ist, könnten wir zur Beschreibung der Entwicklung der einzelnen Gewebe übergehen. Es erscheint mir jedoch ratsam, der grösseren Anschaulichkeit halber zuerst den Bau der ausgebildeten Wurzel zu schildern und erst dann den Weg darzustellen, den eine Meristemzelle bis zu ihrer vollständigen Differenzierung zu machen hat.

Die Literatur über die Histologie der Farnwurzeln ist ziemlich reich. Sie bezieht sich hauptsächlich auf den Bau der Gefässbündel. Seltener sind Werke, die den Farnwurzeln speziell gewidmet sind; die meisten behandeln das ganze Leitungs- gewebe der entsprechenden Pflanzengruppe.

Das grundlegende Werk über die Anatomie der Leitbündel der Gefässkryptogamen ist die Arbeit RUSSEWS (1872). Sie enthält zwar nur spärliche Angaben über die Osmundaceen, aber ihr verdanken wir die allgemeine Kenntnis über den Bau der Leitbündel bei den Gefässkryptogamen, ebenso wie die erste klare Definition und eingehende Beschreibung der sie aufbauenden Gewebe. RUSSEW begann mit der Beschreibung der Marsiliaceen, dehnte aber seine Untersuchungen über eine ganze Reihe von Gefässkryptogamen aus.

Zeitlich ist der Arbeit von Russow eine Untersuchung von TRECUL (1869) vorausgegangen. Er behandelt aber nur die Anordnung der Tracheen in den Blättern ohne genauer auf die Histologie der Leitbündel einzugehen. RUSSEWS Arbeit dagegen bringt sehr reiches Material über Lage, Funktion und teilweise auch Entstehungsweise einzelner Gewebe. Ich werde seine Angaben öfters zu Vergleichen heranziehen müssen. Von den Osmundaceen hat er nur *Osmunda regalis* untersucht und über ihre Wurzeln sagt er nun folgendes (S. 99): "Die Wurzel stimmt im Bau und Entwicklung mit den Polypodiaceenwurzeln überein; die Rinde besteht aus dünnwandigen, gelbbraun tingierten, weitlichtigen Parenchymzellen, die keine regelmässige Anordnung zeigen."

1870 - 71, also beinahe gleichzeitig mit RUSSEWS Arbeit erschien eine Arbeit von VAN TIEGHEM, die auch reiches Material über den Bau der Farnwurzeln bringt und

zur Charakterisierung der einzelnen Gewebe viel beigetragen hat, wie auch verschiedene andere Arbeiten desselben Autors.

Die meisten Untersuchungen über die Anatomie der Farnwurzeln sind von den Franzosen gemacht worden; sehr viele von ihnen verlaufen auch in derselben Richtung wie die Arbeiten VAN TIEGHEMS.

Es sind alles Arbeiten, deren Inhalt sich nicht kurz zusammengefasst wiedergeben lässt. Deshalb sollen hier diejenigen Veröffentlichungen, die auch den Bau der Farnwurzeln besprechen, nur genannt werden. In den weiteren Ausführungen werde ich auf die meisten zurückkommen müssen.

1882 wurde in Ann. des sc. naturelles die Arbeit JANCZEWSKI's gedruckt über die Siebröhren, die schon früher in polnischer Sprache erschienen war und daneben in französischer Übersetzung die Arbeit von RUSSOW (1884) über dasselbe Thema, die viele von JANCZEWSKI's Behauptungen bestreitet.

Eine Veröffentlichung von VAN TIEGHEM und DOULIOT im Jahre 1888 ist der Entstehung der Seitenwurzeln gewidmet.

Eine Arbeit von POIRAULT aus dem Jahre 1893 ist rein anatomisch; dagegen ist eine zehn Jahre später erschienene Arbeit von CHAUVEAUD (1903) nur entwicklungsgeschichtlich. Aber in einer späteren Veröffentlichung (1911) gibt derselbe Autor auf Grund seiner zahlreichen Studien eine Übersicht über das Leitungsgewebe aller Gefäßpflanzen. Sehr ausführlich behandelt er dabei die Geschichte der Untersuchungen.

Nicht unerwähnt darf hier das klassische Werk von DE BARY bleiben. Seine vor fast 50 Jahren erschienene "Vergleichende Anatomie" (1877) bringt auch sehr reiches Material.

Von deutschen Arbeiten sei noch die von ZENETTI (1895) erwähnt, die sich zwar nur auf den Stamm von *Osmunda* bezieht, aber für Vergleiche mit der Wurzel Stoff liefert. Auch die Arbeit von RUMPF (1904) mag noch genannt werden, die auch sehr viele Beobachtungen über zahlreiche Farnwurzeln enthält; nur machen sie die vielen neu eingeführten Bezeichnungen sehr schwerfällig.

2. EIGENE UNTERSUCHUNGEN.

a. Methode.

Meine Untersuchungen über die Wurzelanatomie der Osmundaceen führte ich an Handschnitten aus. Die Mikrotomschnitte sind zu diesem Zweck kaum zu gebrauchen; es sei denn, dass durch irgend welche spezielle Behandlung das Holz weich gemacht und die dicken Membranen anderer Zellen vor Schrumpfung und Zerreißen bei dem Entwässern geschützt wären. Den Zellinhalt kann man auch an den Handschnitten erkennen, und die schönsten Bilder der Zellwände bekommt man, indem man nach der alten Methode die Schnitte zunächst mit Javellwasser bleicht, dann mit Chlorzinkjod färbt. Das Material kann vorher auch mit Kalilauge behandelt werden; die Zellwände quellen dann noch mehr an, was für die Betrachtung der Poren sehr günstig sein kann. Die Färbung mit Chlorzinkjod ergibt ausserordentlich klare Bilder. Das Holz wird bekanntlich braun, Phloem und Parenchym tief blau. Die Rindenzellen werden nicht so rein blau gefärbt, sondern eher etwas rötlich, obwohl die typische braune Färbung ihrer Zellwände nach der Behandlung mit Javellwasser vollständig verschwindet. Anscheinend sind sie eben chemisch von den anderen Zellulosewänden verschieden. Überaus deutlich tritt dabei die sonst sehr schwer erkennbare Endodermis hervor. Auf dem blauen Grund der Zellulosewand hebt sich die gelbe Korklamelle scharf ab. Die so übersichtlich gefärbten Präparate können dann ohne auszutrocknen längere Zeit in der Chlorzinkjodlösung aufbewahrt werden. Sie mazerieren dabei allerdings sehr stark und zerfallen schliesslich schon bei geringem Druck in einzelne Zellen.

Sehen wir uns nun zunächst das Leitbündelgewebe etwas näher an.

b. Kylem.

Die meisten Farne weisen in ihren Wurzeln diarche Gefässbündel auf. Die Tra-

cheiden bilden dann eine Platte, die im Querschnitt etwa rhombisch erscheint. An ihren beiden Seiten liegen die Phloemkörper. Genauere Beschreibungen der typischen Gefässbündel der Farnwurzeln sind bei oben genannten Autoren zu finden.

Hin und wieder stösst man aber auf Ausnahmen von einem solchen diarchen Typus. So sind nach RUSSOW (S. 82) bei den Hymenophyllaceen und Gleicheniaceen "die axilen Stränge der Wurzeln meist nicht diarch, sondern triarch bis pentarch". DE BARY behauptet zwar (S. 377) über den axilen Strang der Wurzel: "Sein Gefässkörper ist mit Ausnahme der Marattiaceen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle diametral-diarch", doch schreibt er einige Zeilen weiter: "Triarche und tetrarche Bündel kommen bei starken Wurzeln gewöhnlich diarcher Spezies zuweilen vor", und nennt eine Reihe von Spezies.

Derartige Beispiele sind auch von anderen Autoren öfters erwähnt worden, ich will sie hier nicht aufzählen. Eins gilt aber für all diese Fälle und zwar, dass die nur ausnahmsweise bei dickeren Wurzeln hin und wieder beobachtet werden können. Nicht als Ausnahme dagegen, sondern als Regel kann die ausserordentlich grosse Zahl von Gefässplatten bei den Wurzeln von Marattiaceen angesprochen werden. Es versäumt denn auch keiner der Forscher, der die Farnwurzeln untersucht hat, dieses Falles Erwähnung zu tun.

RUSSOW schreibt auf S. 106, der Xylemkörper der dickeren Luftwurzeln sei dem der dünneren Erdwurzeln nicht ganz gleich. (Der Unterschied zwischen Luft- und Erdwurzeln kam auch bei der Beschreibung der Scheitelzellen zur Geltung). "In dem axilen Strang bildet der (quer durchschnittene) Xylemkörper bei *Angiopteris* einen 12 - 20, bei *Marattia* 8 - 12 strahligen Stern; in den unterirdischen Wurzeln einen, wie es scheint, konstant 5-strahligen Stern". Die Zahlenangaben variieren bei verschiedenen Autoren; DE BARY spricht von 18 - 20 Radialplatten (S. 379). VAN TIEGHEM und DOULIOT haben "huit faisceaux ligneux" beobachtet (S. 385). Jedemfalls aber weicht die Form des polyarchen Gefässkörpers der Marattiaceen sehr stark von dem der übrigen Farnwurzeln ab.

Die Angaben über den Xylemkörper der Osmundaceen-Wurzeln widersprechen einander sehr stark. RUSSOW erwähnte nur, dass der Bau der Osmundaceenwurzeln mit dem der Polypodiaceen übereinstimme, und bei diesen (S. 103) "hat das diarche Xylem im Querschnitt stets die Gestalt eines Rhombus mit schwach gekrümmten Seiten". RUSSOW scheint also angenommen zu haben, dass die Wurzeln der Osmundaceen immer diarch seien.

VAN TIEGHEM (1870 - 71) schreibt darüber folgendes (S. 69): "Cette structure se retrouve dans la tribu des Osmundées, car les racines, même les plus épaisses de l'*Osmunda regalis* ont dans leur cylindre central deux faisceaux vasculaires cuneiformes et confluentes et elles sont aplaties dans le sens de ces deux faisceaux."

Die ersten Angaben über mehrzählige Xylemkörper bei den Osmundaceen finden sich bei POIRAUT: "La très grande majorité des racines des Polypodiées présente ordinairement la structure binaire qui est aussi celle des Ophioglosses à racines normales et du *Botrychium Lunaria*, lequel possède également des racines ternaires. Celles-ci se montrent dans le *Todea*, chez les Osmundacées, l'*Ophioglossum decipiens*, les *Ophioglossum pendulum* et *palmatum*; l'*Helminthostachys seylanica*, les Gleicheniacées, les Hymenophyllacées, peuvent posséder dans leurs racines un nombre de faisceaux bien supérieur à 3; mais c'est dans les Marattiacées que ce nombre s'élève le plus, puisque dans les grosses racines d'*Angiopteris* on peut compter jusqu'à 15 faisceaux libériens en alternance régulière avec autant de faisceaux ligneux". (S. 135).

SEWARD und FORD (1902) schreiben über die Wurzeln der von ihnen untersuchten *Todea*-Arten folgendes: (S. 248) "They are usually diarch or triarch, and in few instances a tetrarch stipe was met with."

VAN TIEGHEM und DOULIOT behaupten schliesslich, die Wurzeln von *Todea* hätten "trois faisceaux ligneux confluentes et trois faisceaux libériens alternés". (S. 378).

Damit wären wohl die Literaturangaben über die Form des Xylemkörpers bei den Osmundaceen-Wurzeln erschöpft. Die scheinbaren Widersprüche beruhen darauf, dass bei den Osmundaceen in Wirklichkeit grosse Mannigfaltigkeit herrscht; die zitier-

ten Aussagen beruhen scheinbar auf Beobachtungen an einer ungenügenden Zahl von Exemplaren.

Ein Xylemkörper, der dem der Polypodiaceen tatsächlich sehr ähnlich ist, findet sich bei *Osmunda* nicht selten, besonders bei dünnen Wurzeln. Bei den *Leptopteris*-Arten ist er die Regel, denn unter den etwa 15 von mir untersuchten Wurzeln fand ich nur einmal ein triarches Gefässbündel. Das diarche Gefässbündel ist im Querschnitt elliptisch, von einer deutlich sichtbaren gut entwickelten Endodermis eingeschlossen.

Bei *Osmunda regalis* habe ich öfters triarche Bündel gesehen, tetrarche sind mir kaum begegnet. Bei *Todea* dagegen sind die triarchen und tetrarchen Bündel die häufigsten; auch pentarche habe ich öfters gesehen. Im allgemeinen nimmt ja die Dicke der Wurzel von *Leptopteris* über *Osmunda* zu *Todea* beträchtlich zu. Mit dem Grösserwerden des Durchmessers der Wurzel steigt auch die Zahl der Xylemplatten; nicht nur innerhalb der Osmundaceen, sondern bei allen Farnen. VAN TIEGHEM (1870) bemerkt darüber folgendes: "S'il est vrai, que ce nombre deux domine la structure du cylindre central dans la grande majorité des Fougères, et qu'il se retrouve dans tout les tribus, il n'est pas moins certain qu'il est en relation avec le diamètre du cylindre central, et que l'on trouve ça et là dans tout ces groupes, des plantes qui, en même temps qu'elles développent des racines plus épaisses présentent un type numérique plus élevé, et dès lors assez variable" (S. 69).

In den meisten Fällen wird die Zahl der Kanten des Xylemkörpers schon durch die Protoxylemgruppen bestimmt, die sich als erste in dem Xylemteil differenzieren. Man müsste daher annehmen, dass die Zahl der Protoxylemgruppen prädestinierend ist für den späteren Aufbau der Wurzel und damit auch bis zu einem gewissen Grade für ihre Dicke. Allein es scheint, dass die Wurzeln auch auf etwas späteren Entwicklungsstadien noch die Fähigkeit besitzen, die Zahl ihrer Protoxylemgruppen zu vergrössern. Die ersten Protoxylemzellen differenzieren sich etwa 0,5 - 1 mm über der Wurzelspitze. Ich habe aber bei *Todea* beobachten können, wie noch etwa 3 cm von der Spitze die Zahl der Protoxylemgruppen sich vergrösserte.

Die zwei abgebildeten Querschnitte (Fig. 44, 45) sind etwa 0,5 mm voneinander entfernt geführt. Sie zeigen, wie zunächst drei Punkte von den Protoxylemgruppen festgelegt wurden; zwischen ihnen waren die Protoxylemstreifen angelegt. Der zweite Schnitt zeigt nun, wie die Protophloemzellen auseinander weichen (Fig. 44a, 45a) und zwischen ihnen ein noch undifferenziertes Gewebe mit dünnen Zellwänden sichtbar wird. Aus diesem Gewebe entsteht dann die vierte Gruppe von Protoxylemzellen. Die Lage der vier Gruppen (Fig. 45) zeigt noch deutlich, dass ursprünglich nur drei in regelmässigem Dreieck gelagerte Gruppen vorhanden waren. Wenn nicht dieser Umstand wäre, so hätte man ebenso gut annehmen können, dass die vierte Protoxylemgruppe ursprünglich schon angelegt war und dann aus irgend welchen Ursachen zugrunde ging. Diese Möglichkeit würde aber andere Anordnung der Xylemgruppen voraussetzen.

Analoge Fälle scheinen bei Phanerogamen nicht selten zu sein. So schreibt DE BARY über die Monocotylen: "Stärkere Hauptwurzeln und die stambürtigen Nebenwurzeln behalten in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle den typischen Bauplan allerdings bei, werden aber in dem Masse, als ihr Bündel an Mächtigkeit zunimmt, polyarch" (S. 371).

Da sich aus den schon differenzierten Phloemzellen keine Xylemzellen bilden können, so muss man annehmen, dass hier eine Einschlebung neuer Zellen zwischen die Phloemzellen stattfindet.

Das Xylem bildet in den in ihrer Entwicklung vollendeten Wurzeln einen einheitlichen Körper, indem die einzelnen Gefässplatten in der Mitte aneinander stossen. Es dauert allerdings längere Zeit, bis das ganze Xylem verholzt; wie lang das dauern muss, konnte ich nicht feststellen. Ich hatte aber bei *Osmunda* Wurzeln untersucht, die schon etwa 10 cm lang waren, reichlich verzweigte Nebenwurzeln hatten und trotzdem einen noch nicht vollständig verholzten Xylemkörper aufwiesen.

An den Kanten des Xylemkörpers finden sich die englumigen Protoxylemzellen. Sie sind in kleinen Gruppen angeordnet, die entweder dicht zusammengedrängt (Fig. 51) oder in tangential liegende Platten (Fig. 52) ausgezogen sind. Sie weisen spi-

ralige Wandverdickungen auf. Allerdings steigt die Spirale auch bei älteren Wurzelteilen sehr allmählig, obwohl sie noch, ehe die Streckung vollendet ist, angelegt werden. Die übrigen Tracheiden sind bedeutend weitlumiger, ihre Zahl variiert sehr stark je nach der Dicke der Wurzel. Bei den dünnen Seitenwurzeln von *Leptopteris* sind es 12 - 13, bei den dickeren *Todea*-Wurzeln kann ihre Anzahl bis auf hundert und mehr steigen. Sie sind alle treppenförmig verdickt, im Querschnitt polygonal.

Netzförmig verdickte Tracheiden habe ich nur an bestimmten Stellen der Wurzeln gefunden und zwar an den Abzweigungsstellen der Nebenwurzeln. Während bei normalen Tracheiden die Länge den Durchmesser um das vielfache übertrifft, ist sie hier sehr klein und von ganz anderer Form: spindelförmig oder tonnenförmig, oft sehr unregelmässig. Dementsprechend werden auch die treppenförmigen Wandverdickungen in ihrer Anordnung gestört, und es entstehen sämtliche Übergänge zu typischen netzförmigen Wandverdickungen (Fig. 49). Diese abweichende Form der Tracheiden kann durch ihre Entstehungsweise und vielleicht auch durch eine besondere Funktion - und die Befestigung der Abzweigungsstelle - erklärt werden. Die kleinen Tracheiden entstehen durch Verholzung der an der Wurzelbildung beteiligten Pericambiumzellen und vermitteln so die Verbindung zwischen dem Xylemkörper der Mutterwurzel und der Nebenwurzel. Allerdings nur teilweise, denn einige zentrale Tracheiden sind lang und schliessen sich direkt der Mutterwurzel an. Nur verholzen sie später, und während sie die nötige Länge erreichen, verholzen schon die Nachbarzellen. An jeder Abzweigungsstelle kann man, wie das Schema (Fig. 47) zeigt, zweierlei Tracheiden unterscheiden: wenige zentrale, lange, treppenförmige verdickte und viele kleine, netzförmige, welche die Ansatzstelle ausfüllen und verbreitern.

c. Geleitzellen.

Zwischen den Tracheiden lassen sich im Xylemkörper keine Parenchymzellen beobachten, während sie bei anderen Farnen sehr zahlreich sein können. Bei *Blechnum brasiliense* z. B. hat man bei den Querschnitten manchmal den Eindruck, als ob einzelne Tracheiden in ein einheitliches Gewebe von Parenchymzellen eingebettet wären. Das sind diejenigen Zellen, die RUSSOW als Geleitzellen bezeichnet hat.

Bei den Osmundaceen bilden die Tracheiden, wie gesagt, einen geschlossenen einheitlichen Körper. Um den Xylemkörper herum liegen aber parenchymatische Zellen, die nach RUSSOW auch Geleitzellen genannt werden müssen. "In Erwägung dessen, dass in den Leitbündeln sämtlicher Phanerogamen, der meisten Farne, Ophioglosseae und Equisetaceae die Geleitzellen den integrierenden Bestandteil des Xylemkörpers ausmachen, erscheint es richtiger, bei den Marsiliaceae und übrigen Gefässkryptogamen, deren Xylemkörper von keinen Geleitzellen durchsetzt ist, die das Xylem umgebende Parenchymschicht als zum Xylem gehörig aufzufassen, als anzunehmen, dass hier ein Xylem ohne Geleitzellen vorhanden ist" (S. 8).

Es sind bei den Osmundaceae schmale, relativ kleine Zellen mit dünner Membran, an der ich keine Poren entdecken konnte. Ihre Querwände sind alle sehr schräg gestellt; daher findet man sie oft auf den Querschnitten durchschnitten. Da sie zarter sind als die Längswände und die letzteren bei genau aufeinanderfolgenden Zellen genau aneinander anschliessen, so erwecken die Querschnitte den Eindruck, als ob die betreffenden Zellen sich eben durch zarte Wände geteilt hätten.

Die Geleitzellen sind sehr plasmareich; sie enthalten zwar keine Stärke, wohl aber und zwar sehr reichlich, einen körnigen Inhalt, der sich mit Sudan rot färbt, also anscheinend eine fettartige Substanz darstellt. Die Geleitzellen sind aber nur an den konkaven Teilen des Xylemkörpers vorhanden, an seinen Kanten grenzen die Tracheiden direkt an das Pericambium.

d. Phloem.

In den von den Kanten des Xylemkörpers begrenzten Rinnen liegen die Phloemgruppen, an Zahl natürlich den Xylemplatten entsprechend. Sie schliessen sich von innen an die Geleitzellen, von aussen an das Pericambium an, von einem schmalen

Streifen aus Protophloemzellen abgeschlossen.

Die Phloemelemente von *Osmunda* sind, wie auch bei anderen Farnen, zunächst im Stamm untersucht worden. JANCZEWSKI hat sie schon im Jahre 1882 so plastisch abgebildet, wie man sie sogar mit den heutigen technischen Mitteln kaum sehen kann.

Eine genaue Untersuchung der Phloemelemente in Farnwurzeln finden wir bei POIRAULT (1893), und zwar unterscheidet er im Phloem zweierlei Elemente: "Les cellules libériennes et les tubes criblés". "Les cellules libériennes sont allongées, pourvues d'un gros noyau et d'un protoplasme abondant."

"Les tubes criblés peuvent se rapporter à deux types: le premier caractérisé par des cloisons transverses perpendiculaires aux faces principales et ne portant qu'un seul crible; le second reconnaissable à ses cloisons transverses très obliques portant autant plus des cribles que leur obliquité est plus grande. On trouve en outre sur les faces longitudinales des ponctations isolées ou réunies en très petits groupes, constituant rarement des cribles aussi développés que ceux des faces transverses." (S. 138).

Der zweite Typus ist der weitaus verbreitete, den ersten hat der Autor nur bei *Marsilea* und *Equisetum* finden können.

Die Anordnung dieser zweierlei Elemente im Phloem soll eine sehr verschiedene sein können, "tout ce qu'on peut dire, c'est que le bord externe du faisceau libérien qui touche le péricycle est toujours occupé par des tubes criblés." (S. 141) POIRAULT scheint also keinen Unterschied zwischen Protophloem und dem übrigen Phloem zu machen: denn die äussersten Zellen, die an das Pericambium grenzen, sind eben die Protophloemzellen.

Die Einteilung in Protophloem und Metaphloem wird auch allerdings öfters bestritten. RUSSOW (1882) behauptet, dass zwischen den Protophloemzellen und dem übrigen Phloem ausser der Verschiedenheit im zeitlichen Auftreten kein Unterschied bestünde. CHAUVEAUD, der eine grosse Arbeit über "le mode de formation des tubes criblés" (1903) veröffentlicht hat, macht einen Unterschied zwischen den zweierlei Elementen; soweit ich es nach der Beschreibung des mir bekannten Objektes - der *Osmunda*- beurteilen kann, verfolgt er nur die Bildung des Protophloems. In einer späteren Arbeit (1911) hat er Verschiedenes gegen die Unterscheidung von Protophloem und Metaphloem einzuwenden. Bei den Kryptogamen, meint er, könnte man zwar diese Elemente wohl voneinander unterscheiden, "mais pour cela, il est nécessaire de les observer pendant l'époque où ils présentent leur maximum de différenciation. Pendant ce temps, qui est d'ailleurs souvent très court, les premiers tubes criblés sont caractérisés par l'aspect spécial que prend leur paroi sous l'influence des réactifs."

Nach meinen Beobachtungen lassen sich die Protophloemzellen von den übrigen Phloemzellen in allen Stadien wohl unterscheiden, obwohl sich an ihrer Grenze Zellen finden, die den Übergang vermitteln.

Die Protophloemzellen besitzen eine stark lichtbrechende Membran, die relativ sehr dick ist. Oft sieht man an den Längsschnitten, wie eine Wand breiter ist als das Innere der Zelle; es spielt dabei allerdings die Quellung der Wand unter dem Einfluss der Reagentien mit. In Chlorzinkjod nehmen sie eine sehr intensive blaue Färbung an. Die Zellen haben sehr spitze Enden, sodass man von Querswänden eigentlich kaum sprechen kann. Die Poren sind im Vergleich mit dem Durchmesser der Zelle relativ gross, quergestreckt und liegen anscheinend immer einzeln. Die gequollenen Wände zeigen sehr charakteristische Bilder (Fig. 46). Es scheint mir, dass die Wände derjenigen Zellen, die beim Schneiden verletzt werden, besonders stark aufquellen; denn in fast jedem Längsschnitt sieht man eine bis zwei so stark gequollene Wände. Die meisten Zellen bleiben aber an den Rasiermesserschnitten scheinbar unverletzt.

Im Querschnitt erkennt man das Protophloem sofort an seiner Lage und seinen dickeren Wänden. In jungen Stadien ist es regelmässig oval im Querschnitt. Dann wird es aber durch das wachsende Gewebe zerdrückt, wird unregelmässig; die weiteren Lumina werden zuerst vernichtet, dann die kleineren, und schliesslich sieht man nur einen Streifen zerdrückter Zellen, die man aber auch jetzt noch, schon ihrer Lage nach als Protophloemzellen erkennen kann.

Die übrigen Phloemzellen haben viel dünnere Wände und grössere Lumina - wie man schon an den Querschnitten erkennt (Fig. 45 a). Ihre Wände sind dicht mit Poren durchsetzt. Es sind kleine Poren von unregelmässiger Gestalt, die manchmal einzeln, meistens gruppenweise liegen, und so kann man den Übergang zu den Siebfeldern beobachten, wie es auch nach der Beschreibung von POIRAUT zu sein scheint. Die Querwände besitzen naturgemäss desto mehr Poren, je schräger sie sind, denn dann haben sie eine grössere Fläche.

Ich habe öfters Querwände gesehen, die an echte Siebplatten stark erinnern (Fig. 56). Manchmal schwellen sogar die Enden der entsprechenden Zellen etwas an, was die Ähnlichkeit noch grösser macht.

Auf den mit Poren reichlich besetzten Querwänden findet sich stark lichtbrechende Substanz, die wohl an Callus erinnert, chemisch aber anders beschaffen sein muss, denn die typische Callusfärbung mit Corallin misslingt bei ihnen. POIRAUT spricht allerdings auch von Callus: "Les pores ... sont, de très bonne heure, le siège du dépôt d'une substance qui, autant du moins qu'on en peut par des réactions colorées ou microchimiques, paraît identique à celle signalée par M. HANSTEIN sur les cribles des Phanérogames, où elle constitue les calcs. Cette substance est de composition chimique inconnue. On la trouve bouchant les pores des cribles dans les tubes de la racine des Equisétacées, des Marsiliacées et des Fougères, mais elle manque aux Ophioglossées et aux Marattiacées." (138). Es ist sehr bedauerlich, dass POIRAUT die Reaktionen nicht mitteilt, die er zum Erkennen des Callus benutzte; so kann ich seine Befunde leider nicht nachprüfen.

Diejenigen Längswände, die an parenchymatöse Elemente grenzen, besitzen viel weniger oder gar keine Poren. Solche Zellen, die wohl als "cellules libériennes" von POIRAUT bezeichnet sind, liegen überall zwischen den Siebröhren. Sie sind kürzer als diese, haben auch etwas dünnere Wände, die aber ebenfalls feine Poren besitzen.

Vergleichen wir die eben beschriebenen Siebröhren mit denen, die ZENETTI im Stamm von *Osmunda* gesehen hat, so finden wir hier mancherlei Unterschiede. Nach ZENETTI sind die Siebröhren spindelförmig, sodass man da garnicht mehr von Querwänden reden kann, und alle ihre Wände sind mit Poren besetzt; diese Beschreibung würde mit der für die Protophloemzellen in der Wurzel übereinstimmen. Nur liegen an den Protophloemzellen die Poren einzeln, und ZENETTI bezeichnet sie als kleine Siebfelder. Vergleichen wir aber den Längsschnitt durch die Zellwand einer Protophloemzelle (Fig. 46), so finden wir eine vollkommene Übereinstimmung. Ob nun die anderen Siebröhren im Stamm garnicht vorhanden sind, oder ob es blos dem Verfasser garnicht gelungen war, sie zu sehen, kann ich nicht feststellen.

e. Pericambium.

Das ganze Gefässbündel ist von einem Pericambiummantel umschlossen, der aus einer verschiedenen Zahl von Zellschichten bestehen kann. Während die meisten Farne eine typische Anzahl der Pericambiumschichten haben, sind die Verhältnisse innerhalb der Osmundaceen verschieden. Das ganze Pericambium kann einschichtig sein, oder es wird doppelt und dreifach gegenüber den Phloemgruppen (Fig. 50) oder schliesslich wird es mehrschichtig in seinem ganzen Verlauf. Die Zahl der Schichten, ebenso wie die Querschnittgrösse seiner Zellen sind dabei meistens schwankend (Fig. 50). Wir sehen auf dem Querschnitt, wie verschieden die Zellen und ihre Zahl in radialer Reihe sein kann im Gegensatz zu *Blechnum* z.B. oder anderen Farnwurzeln, bei denen das Pericambium aus ganz gleichen Zellen regelmässig aufgebaut ist.

Die Zellen des Pericambiums sind etwa doppelt so gross wie die Geleitzellen. Im Querschnitt etwa polygonal, sind sie im Längsschnitt immer oblong und sehr regelmässig; die Querwände stehen meist fast genau senkrecht zu den Längswänden. Die Zellwände sind mit kleinen Poren dicht besetzt.

In ihrem Innern ist reichlich Gerbstoff vorhanden. An ihren Zellwänden, den Poren hauptsächlich, bleiben nach nicht genügend langer Behandlung mit Jovellwasser kleine, mit Chlorsinkjod sich bräunlich-gelb färbende Körnchen haften. Solche

Die Querwände besitzen ebensolche Poren, die in seltenen Fällen radial, sonst regellos angeordnet sind.

Die äusserste Zone der Rinde besteht meist nur aus zwei Zellschichten. Diese Zellen sind im Querschnitt bedeutend kleiner als die übrigen Rindenzellen, der Länge nach aber gleich, oft sogar noch länger. Ihre Wände sind stärker verdickt und dunkler gefärbt. Die Poren fehlen hier ganz oder sind sehr selten.

Bei alten *Todea*-Wurzeln habe ich eine eigentümliche Struktur in den äussersten Rindenzellen beobachtet. Während bei den übrigen Rindenzellen die Zellwände zwischen den Poren homogen erscheinen, zeigen diese Zellwände von der Fläche gesehen, eine feine Schraffierung. Man sieht, wie die Poren nach der Peripherie zu seltener werden; die Schraffierung wird dagegen immer dichter, und die äussersten Zellen sehen schliesslich so aus, als ob sie aus ganz feinen Fäserchen geflochten wären. Die Poren sind zu dieser Zeit schon ganz verschwunden. Vielleicht ist diese Umgestaltung der Zellwände ein Zeichen des Absterbens der Zellen.

Besondere Form haben die Rindenzellen an den Stellen, wo sich die Seitenwurzeln abzweigen. Sie bilden dann einen Ring um die Basis der Seitenwurzel herum, dort wo ihre Rinde in die Rinde der Mutterwurzel übergeht. Die Zellen in diesem Ring sind kleiner und stärker verdickt. Sie sind wohl den kleinen Netstracheiden analog (Fig. 47).

In ihrem Innern weisen so gut wie alle Rindenzellen Stärke auf. Die innersten Rindenzellen haben auch Gerbstoff, wie noch weiter unten ausgeführt werden wird.

In den inneren Schichten der Rinde treten hin und wieder Zellen auf, deren Membran besonders dunkel gefärbt ist. Diese Zellen sind schon dann gebräunt, wenn die übrigen Zellen noch hell sind. Ihre Wand ist auch etwas stärker verdickt. Sonst unterscheiden sie sich weder im Bau der Poren, noch ihrem Inhalt nach von den Nachbarzellen. Wie Fig. 48 zeigt, sind sie unregelmässig zerstreut, nicht weit vom Zentralzylinder (Fig. 50). Sie kommen nicht bei allen Wurzeln vor, hauptsächlich treten sie bei den Luftwurzeln auf. Über ihre Funktion lässt sich einstweilen nichts aussagen.

Die Epidermis ist bei voll entwickelten Wurzeln schon abgestorben; deshalb wird sie nur im nächsten Kapitel, bei der Behandlung des Entwicklungsganges der Wurzel behandelt.

IV. ENTWICKLUNG DER EINZELNEN GEWEBE.

a. Epidermis.

Im vorliegenden Kapitel ist eine Übersicht über den anatomischen Bau der ausgebildeten Wurzel gegeben worden. Jetzt soll die Differenzierung von der Meristemzelle zu einer fertigen Gewebezelle verfolgt werden.

Zu allererst differenziert sich in der Wurzelspitze die Epidermis, ein Gewebe, das eine ziemlich kurze Lebensdauer besitzt.

Den Ursprung der Epidermis finden wir in der *Derma-Calyptrogenschicht*: die Zellen nehmen eine etwas kubische Form an und ordnen sich in eine kontinuierliche Reihe (im Längsschnitt) (Fig. 17). Von diesem Moment an teilen sie sich nicht periklin, sondern nur antiklin. Diese Teilungen erfolgen aber ziemlich reichlich. Während die sie beschützenden Zellen der Wurzelhaube sich lockern und verschleimen, wölbt sich auch die Aussonwand der Epidermiszellen und nimmt eine convexe Form an (Fig. 17). Die verschleimten und zerfallenen Reste der Wurzelhaube bleiben noch längere Zeit an der Oberfläche der Wurzelspitze kleben.

Sobald die Epidermis schliesslich blossgelegt ist, tritt die Bildung der Wurzelhaare ein. Zunächst strecken sich aber die Zellen sehr stark - was gerade für diese Zone etwas oberhalb der Spitze charakteristisch ist, nicht für die Epidermis allein, sondern für sämtliche Gewebe. Es findet hier ein starkes Längenwachstum statt, das aber auf der Streckung der Zellen beruht. Bei den Luftwurzeln von *Todea* habe ich diese Streckung nicht in solchem Masse beobachtet; teilweise daher kommt es, dass die Wurzelhaare sich hier in einem viel kleineren Abstand von der Spitze zu entwickeln beginnen, als es bei den unterirdischen Wurzeln der Fall ist

Ein Vergleich der Flächenansichten der Epidermis einer Luftwurzel und einer unterirdischen Wurzel zeigt, wie bei der ersten die Zellen erheblich kürzer sind. Bei *Osmunda* sind die Epidermiszellen besonders lang und schmal.

An den Luftwurzeln lässt sich die Entwicklung der Haare besonders schön beobachten. Sie sind hier sehr zahlreich, und da keine Reibung stattfindet, sind sie auch sehr dicht und üppig, allerdings nur auf der nach aussen gekehrten Oberfläche der Wurzeln; mit der inneren Seite schmiegen sich diese so fest an das Rhizom oder an die Nachbarwurzeln an, dass da die Haarbildung gehemmt wird.

Jede Epidermiszelle ist zur Haarbildung befähigt, und es trägt auch jede einzelne bei den Luftwurzeln von *Todes* ein Haar. Dabei entstehen die Haare direkt als Ausstülpung der Zelle und nicht etwa so, wie es bei anderen Farnen der Fall sein kann, dass jede Epidermiszelle zunächst eine kleinere haarbildende abschneidet. Bei *Aspidia* z.B. (Fig. 59) konnte ich diesen Vorgang sehr schön beobachten.

Das Haar entsteht an den Luft- und Erdwurzeln meist in der Mitte der Zelle, manchmal etwas nach oben oder unten verschoben (Fig. 60).

Während an den Luftwurzeln jede Epidermiszelle ein Haar bildet (Fig. 60), sind die Haare an den unterirdischen Wurzeln seltener (Fig. 61).

Die noch wachsende Spitze des Haares bleibt hell, glänzend, und an der Spitze sieht man meist eine Anhäufung von Protoplasma. Die basale Partie des Haares dagegen bräunt sich, und wenn das Haar sein Wachstum einstellt, wird seine ganze Wand braun; bei den Luftwurzeln wird die Farbe besonders kräftig. An der Spitze des Haares ist die Wand meist etwas verdickt. Manchmal wird auch das Lufthaar ganz schwach gewellt. Bei den unterirdischen Wurzeln passen sich die Haare naturgemäss den Bodenverhältnissen an; auf den Luftwurzeln sind sie alle gleichmässig.

Die Lebensdauer der Haare ist kurz. Gleichzeitig oder bald nach dem Absterben der Haare stirbt auch die Epidermis ab. Zu dieser Zeit ist die Exodermis schon so weit ausgebildet, dass sie den äusseren Schutz der Wurzel übernehmen kann. Die Fig. 50 zeigt, wie unter der Epidermis eine Zellschicht liegt, deren Wände schon stark verdickt sind, während die übrigen Rindenzellen noch dünnwandig sind.

b. Rinde.

Die Rindenzellen entwickeln sich überhaupt relativ langsam. Bei manchen Wurzeln kann man schon in der Nähe der Spitze in der Rinde zwei Teile unterscheiden: der innere besteht aus kürzeren Zellen, der äussere hat längere und schmälere Zellen. Dieser Unterschied ist aber nicht durchgreifend.

Die Zahl der Rindenschichten hängt von der Zahl der tangentialen Wände des Segmentes ab. Etwa bis zur Zone der Streckung können noch neue tangentielle Wände eingeschoben werden. Von da bleibt die Zahl der Rindenschichten ziemlich konstant. Die Wurzeln nehmen auch etwa von dem Rand der Wurzelhaube an kaum in ihrem Durchmesser zu.

Die Poren bilden sich in den Wänden der Rindenzellen etwa unmittelbar hinter der Streckungszone, gleichzeitig in allen Schichten. Die weitere Differenzierung ist nicht schwer zu verfolgen, da sie durch die dabei eintretende Bräunung der Wände gekennzeichnet wird. Der braune Stoff, der nun die Wände imprägniert, ist dem Wurzelhaare gleich. Über seine Natur weiss man noch wenig zu sagen. Es ist eben "ein speziell für die Zellmembranen der Farne typischer Stoff", sagt RUMPF (1904), welcher verschiedene Versuche anderer Autoren zitiert, die darauf absehen, dessen Natur zu erklären.

Die Bräunung fängt bei der Peripherie an und schreitet dann sehr langsam weiter. Relativ schnell erreichen nur die äussersten Rindenzellen eine recht intensive Färbung, aber auch die wird dann immer dunkler; schliesslich wird sie fast schwarz und macht diese Zellen ganz undurchsichtig.

Aber schon früher wurden die schon vorher erwähnten Zellen braun, die über die inneren Schichten der Rinde zerstreut sind. Sie erreichen den Höhepunkt ihrer Entwicklung schon dann, wenn die äusseren Rindenschichten noch kaum gelblich sind.

Seinen Abschluss findet dieser Differenzierungsprozess der Rinde etwa gleichzeitig mit der Verholzung des Xylemkörpers, also recht spät.

c. Zentralzylinder.

Dem Plerom wird, wie wir schon gesehen haben, durch die erste tangentielle Wand im Segment der Ursprung gegeben. Aus dem Verlauf der weiteren Teilungen innerhalb dieser Zelle lassen sich keine festen Regeln ableiten. CHAUVEAUD (1903), der mit grosser Sorgfalt die Entstehung des Phloems bei den Farnwurzeln beschrieben hat, musste bei *Osmunda palustris* (?) wegen des Fehlens jeder Regelmässigkeit in der Aufeinanderfolge der entsprechenden Teilungen auf die genaue Beschreibung verzichten; ebenso bei *Botrychium Lunaria* und *Ophioglossum vulgatum* - den zwei von ihm untersuchten Vertretern der Ophioglossaceen (Seite 202): "La cellule initiale n'a pas non plus la forme tétraédrique qui existe dans la plupart des Fougères. Elle présente un plus grand nombre de faces internes, et les segments auxquels elle donne naissance ne conservent pas une autonomie qui se puisse mettre en évidence avec certitude. Aussi, pour cette raison ne pouvons-nous suivre la marche du cloisonnement que conduit de la cellule initiale au premier tube criblé. C'est là une lacune, comparable à celle qui existe dans le développement de la plus grande partie des Phanerogames, et qui est en partie causée par ce fait que les premiers segments formés, étant plus nombreux, sont aussi plus variables dans leur nombre et dans leur forme."

Infolge der wechselnden Form und Zahl der Scheitelzellen wechseln also auch die Segmente in ihrer Zahl und Form, und schon deshalb kann die Differenzierung nicht immer auf dieselbe Weise vor sich gehen.

Sehr oft sieht man eine tangentielle Wand als erste in der Plerom- oder Cambiumzelle des Segmentes auftreten (Fig. 17). Ob sie aber schon die Einteilung des Zentralzylinders in Gefässbündel und Pericambium einleitet - das kann man nicht sagen; denn infolge der zunächst relativ geringen Grössenunterschiede zwischen den Plerom- und Rindenzellen gelingt es kaum, sie auf den Schnitten auseinander zu halten, ehe die Differenzierung der Zellwände eintritt.

Nur die mittleren der künftigen Tracheidenzellen lassen sich schon sehr zeitig erkennen. Sie werden ausserordentlich gross, der Zellinhalt wird hell und vakuolenreich, und sie fallen im Zentrum der unmittelbar über der Scheitelzelle geführten Querschnitte sofort auf (Fig. 57). In dem abgebildeten Querschnitt ist es zunächst nur eine Zelle, die sich so umgewandelt hat. Bei den leptosporangiaten Farnen dagegen sind es vier nebeneinander liegende egale Zellen, die gleichzeitig auftreten, wie es z. B. die Abbildungen von CHAUVEAUD so deutlich zeigen oder wie ich es selbst bei *Adiantum* gesehen habe.

Bei dünneren Wurzeln der Osmundaceen tritt zunächst eine grosse inhaltsarme Zelle auf, ihr schliessen sich dann andere an, die aber schon kleiner im Querschnitt sind. Bei dicken Wurzeln entstehen mehrere auf ein Mal; es sind 3 - 4, aber nicht in dieser typischen rhombischen Anordnung der Leptosporangiaten (Fig. 58).

Diese Zellen scheinen ausserordentlich rasch in die Länge zu wachsen und das mag die Ursache dessen sein, dass man so wenig Übergangsstadien beobachten kann. Die Figur 26 zeigt einen relativ günstigen Fall: man sieht doch, wie die Tracheidenzellen schrittweise länger werden; aber Fig. 27 zeigt, wie sie fast ohne Übergang da sind, diese hellen Riesenzellen mit sehr grossen Kernen und wenig Plasma. Fig. 32 zeigt, wie die Pleromteile der Segmente zunächst aus einigen kleinen Zellen bestehen, wie z. B. im Segment VI; aber unmittelbar über diesem Segment sehen wir schon eine riesengrosse Tracheidenzelle im Plerom. Die Grenzen der Segmente sind in dieser Zone schon verwischt, und die genetischen Zusammenhänge der Pleromzellen sind nicht mehr festzustellen. Dieses rasche Wachsen ist schwer zu erklären; es ist kaum möglich, dass die übrigen Teile der Segmente damit Schritt halten könnten: diese ganze Masse der kleinen Rindenzellen müsste sich dann mit einer besonderen Geschwindigkeit teilen, dabei sind aber die Mitosen hier schon garnicht mehr häufig. Vielleicht findet hier auch gleitendes Wachstum statt; sehr starke

rschiebungen müssen hier jedenfalls statt haben, als deren Folge die Grenzen des Segmentes verwischt werden, wiederum im Gegensatz zu den leptosporangiaten Farnen. CHAUVEAUD bildet zwar gar keine Längsschnitte ab, aber die Figuren von VAN TIEGHEM

und DOULIOT, ebenso wie die von NÄGELI und LEITGEB, illustrieren deutlich genug, wie die innerste Zelle des Segmentes, also die im Zentrum des Pleromzylinders liegende, immer länger wird dadurch, dass sie gleichzeitig mit dem ganzen Segment wächst, ohne sich aber quer zu teilen. Anfangs bleibt sogar der Pleromteil im Wachstum hinter dem Periblemteil zurück, und erst etwas später holt er ihn ein. Dadurch sehen die Segmente im Längsschnitt anfangs etwas gekrümmt aus. Ähnliche Bilder liefern übrigens die den Leptosporangiaten am nächsten stehenden Leptopteriswurzeln (Fig. 29). Besonders an den dünnere Wänden bleiben die Segmente längere Zeit von einander unterscheidbar. Charakterisiert doch CHAUVEAUD die untersuchten *Osmunda*, *Ophioglossum*- und *Botrychium*-Wurzeln den anderen Farnen gegenüber u. a. damit, dass "les segments ne conservent pas, pendant tout le développement de la racine, l'autonomie qu'ils présentent dans le *Lygodium scandens* par exemple" (S. 204).

Diese eben besprochenen Tracheidzellen sind die ersten, von der Epidermis abgesehen, die sich in der Wurzel differenzieren, allerdings nur ihrer Grösse und Form nach; was dagegen die Differenzierung ihrer Wände anbetrifft - so führen sie ihre Entwicklung als erste zu Ende. Denn die zuerst verholzenden Tracheiden, die Protoxylemzellen, entstehen an der Peripherie des Zentralzylinders aus den Zellen, die als letzte die lange schmale Form und den helleren Zellinhalt bekommen.

Ich erwähnte schon oben, dass der ersten mittleren Tracheidzelle sich dann in zentrifugaler Anordnung weitere Tracheidzellen anschliessen, die ähnlich gebaut, aber kleiner sind. So entsteht eine Zellgruppe, die schon diarch oder triarch usw. sein kann, noch ehe die Verholzung begonnen hat. Als letzte werden die zuerst verholzenden Protoxylemzellen angelegt. Ihr Durchmesser ist so gering, dass man die künftigen Protoxylemzellen vor der Ausbildung der Wandverdickungen auf den Querschnitten garnicht von den Nachbarzellen unterscheiden kann. Die Wandverdickungen entstehen gleichzeitig in der ganzen Zelle. In den ersten Zellen sind sie spiralg, in den weiteren Tracheiden treppenförmig.

Aber noch ehe die ersten Protoxylemzellen zu verholzen beginnen, differenziert sich im Zentralzylinder schon ein anderes Gewebe und zwar das Protophloem. Wenn die ersten Protoxylemzellen sichtbar werden, hat das Protophloem schon beinahe seine höchste Entwicklungsstufe erreicht. Es ist somit dasjenige Gewebe, das sich als erstes im Zentralzylinder differenziert im Gegensatz zu der Entwicklungsfolge im Stamm von *Osmunda*. ZENETTI (1895) kann auf Grund seiner Untersuchungen behaupten, "dass bei *Osmunda* das Kennlichwerden der Protophloemzellen als solches erst in zweiter Linie eintritt" (S. 62), also nach dem Auftreten der Protoxylemzellen. Die Protophloemzellen entstehen in sanftem Bogen zwischen den künftigen Protoxylemgruppen.

Die Zahl der Protophloemzellen variiert ausserordentlich: bei dünnsten Wurzeln können manchmal nur je zwei von jeder Seite auftreten (Fig. 63), bei den dicken Wurzeln, bei *Todea* liegen bis zu 30 - 40 Zellen in einem Bogen nebeneinander. Die ersten Zellen sind im Querschnitt etwas polygonal, ihr Lumen hat eine abgerundete Begrenzung. Sie bilden dann eine im Querschnitt einzellige Reihe von gleichen regelmässigen Zellen, die durch noch undifferenzierte Zellen unterbrochen werden kann. Indem sich noch weitere Protophloemzellen bilden, verschwindet auch die Regelmässigkeit in ihrem Bau. Ihre Grösse variiert stärker, die Zellen werden durch die sich vermehrenden Nachbarzellen immer mehr zerdrückt. Allmählig machen die Protophloemzellen funktionell dem bleibenden Phloem Platz, das sich in zwischen entwickelt hat, und nur der Streifen aus zerdrückten, zusammengefallenen Zellen bleibt in der voll entwickelten Wurzel bestehen.

Über die Entwicklung des eigentlichen Phloems lässt sich wenig sagen, da gerade diese Zellen schwer zu beobachten sind, und ihre Entwicklung durch keine bestimmten Merkmale gekennzeichnet ist.

Anfangs sind sie besonders plasmareich. Etwa gleichzeitig mit der Streckung aller Gewebe erreichen auch die Phloemzellen ihre Länge und werden mit Poren versehen.

d. Grenze zwischen Pericambium und Endodermis.

In welchem genetischen Zusammenhang das Protophloem mit dem anschliessenden Pericambium, und das letztere mit dem Endodermis steht, das ist eine Frage, die oft aufgeworfen wurde und schwer zu beantworten ist. Gerade diese Zusammenhänge sind auch bei der regelmässigen Leptosporangiaten-Wurzel schwer festzustellen, geschweige denn bei den Osmundaceen.

VAN TIEGHEM, der auch den Namen Endodermis geprägt hat, beschreibt ihre Entstehung bei den Wurzeln der leptosporangiaten Farne. NÄGELI und LEITGEB scheint das Typische an diesem Gewebe entgangen zu sein.

Die Endodermis wird als die innerste Schicht der Rinde gebildet, und das Pericambium als die äusserste Schicht des Zentralzylinders. Die Zellwände, die diese zwei Schichten von einander trennen, entsprechen der zweiten tangentialen Wand der Seitensegmente, welche dem Pleromzylinder den Ursprung gibt. Die erste tangentiale Wand in der inneren Rinde teilt nun diejenige Zelle ab, die zur Endodermiszelle zu werden bestimmt ist. Ebenso wird nach CHAUVEAUD (1903) durch die erste tangentiale Wand in der Cambiumzelle dem Pericambium der Ursprung gegeben. Die zwei so früh angelegten Zellschichten lassen sich nun durch die ganze Entwicklung verfolgen. Das Pericambium kann dann entweder zweischichtig werden - es entsteht in jeder Zelle je eine tangentiale Wand - oder es bleibt einschichtig, und seine Zellen teilen sich nur antiklin wie die Endodermiszellen. Eine genaue Beschreibung dieses Entwicklungsganges bietet CHAUVEAUD.

Über *Osmunda* kann dieser Autor aber nur folgendes sagen: (S. 202) "Parfois les cellules péricycliques se dédoublent, par une cloison tangentielle, en deux cellules superposées, mais certaines d'entre elles ne se dédoublent pas; de telle sorte, que le péricycle se montre d'ordinaire irrégulier dans son épaisseur".

Über die Entstehung des Pericambiums, die uns hier interessiert, sagt er gar nichts. Nur bei der Beschreibung von *Botrychium*, bei welchem die Entwicklung der Wurzel der Osmundaceen ziemlich ähnlich ist, bemerkt CHAUVEAUD, dass dort das Pericambium "mi-partie stelique, mi-partie corticale" ist.

Die Entwicklungsstadien von *Osmunda*, die ich selbst untersucht habe, um den Ursprung dieser zwei Gewebe zu verfolgen, lassen keine absolut sichere Deutung zu.

Die Fig. 64 zeigt einen Querschnitt durch eine *Osmunda*-Wurzel in dem Stadium, wo sich gerade die ersten Protophloemzellen differenziert haben. Wir sehen hier eine ziemlich deutliche Grenze zwischen der relativ grosszelligen Rinde und dem kleinzelligen Pleromzylinder. Die "CASPARYschen Punkte", die in den entwickelten Endodermiszellen auf den Radialwänden auftreten, sind noch nicht sichtbar. Der etwas weiter geführte Querschnitt (Fig. 65) zeigt sie aber schon sehr deutlich. Aus dem Vergleich der beiden Schnitte geht es ziemlich deutlich hervor, dass es die innersten Rindenzellen sind, die die Endodermis ergeben haben, und dass das Pericambium den äussersten Pleromzellen seinen Ursprung verdankt.

Andererseits sehen wir auf einem weiteren Querschnitt (Fig. 63) einige aus den schon recht grossen Pericambiumzellen in je einer radialen Reihe mit den Endodermis- und Rindenzellen, als ob sie alle durch tangentiale Teilungen aus einer Zelle hervorgegangen wären. Ich habe diese radialen Reihen mit Punkten (...) markiert. Andere Pericambiumzellen liegen wiederum zwischen je zwei Endodermiszellen (+++), sodass es doch wahrscheinlich ist, dass die mit Punkten bezeichnete Anordnung nur zufällig bestehen blieb. Letzten Endes gab es ja doch einen Moment, in dem eine Wand im jungen Segment das Plerom und das Periblem von einander trennte; und es ist nicht ausgeschlossen, dass dieser genetische Zusammenhang zufällig noch sichtbar geblieben ist.

Es kann auch sein, und dieses würde dem allgemeinen Charakter der Osmundaceen durchaus nicht widersprechen, dass hier, ebenso wie bei *Botrychium*, diese erste Grenze zwischen Plerom und Periblem nicht die endgültige ist, sondern noch schwankt, indem einzelne Periblemzellen sich an der Bildung des Pericambiums mitbeteiligen. Es müssten, bevor ein endgültiges Urteil über diese Fragen gefällt wird, alle übrigen Eusporangiaten, Ophioglosseae und Marattiaceae daraufhin untersucht werden, und zwar an ihren allerdünnsten Wurzeln.

Die Längsschnitte geben auch keinen Aufschluss über den Verlauf der Grenze zwischen Plerom und Periblem; aber ein anderes Merkmal kann vielleicht helfen, die Entstehung der Endodermis zu verfolgen, noch ehe sich ihre Zellwände differenziert haben. Auf den mit Chromsäure fixierten Präparaten erscheint der Gerbstoff, den manche ganz bestimmte Zellen enthalten, als orange-gelbliche Masse. Auf den Schnittserien durch solche Wurzelspitzen kann man nun verfolgen, wie unweit oberhalb des Scheitels eine Schicht plötzlich auftritt, die mantelartig den Zentralzylinder bekleidet und deren Zellen dicht mit diesem gelblichen Inhalt gefüllt sind. Es ist, wie ich aus der Grösse und Lage dieser Zellen in zahlreichen Wurzelspitzen schliessen konnte, die innerste Rindenschicht.

An diesem Inhalt kann man also die innerste Rindenschicht auch an solchen Schnitten erkennen, wo dies nach anderen Merkmalen nicht gelingt, und damit ist die Möglichkeit gegeben, die Grenze der Rinde weiter zu verfolgen (allerdings nur bis zu dem Moment, wenn Gerbstoff auch im Pericambium auftritt). An weiteren Querschnitten einer derartigen Schnittserie sieht man, wie die Gerbstoffschicht, wie sie kurz genannt werden soll, in zwei Schichten zerfällt, indem in jeder Zelle eine tangentielle Wand auftritt. Noch weitere Schnitte zeigen schliesslich, wie in der innersten dieser Schichten die CASPARYschen Punkte auftreten.

Dieser Vorgang lässt sich übrigens auch an günstigen Längsschnitten verfolgen. Wir sehen da, wie die innerste Rindenschicht zur Endodermis wird. In der erwachsenen Wurzel ist die Verteilung des Gerbstoffs eine andere. An den Wurzelspitzen jedoch bleibt sie sich immer gleich.

e. Zusammenfassung:

Zum Schluss möchte ich noch an Hand einiger Querschnitte eine anschauliche Zusammenstellung dessen geben, wie die Entwicklungsstadien einzelner Gewebe zeitlich ineinander greifen.

a) Fig. 57. Die erste Tracheidenzelle ist ihrer Form und ihrem Inhalt nach zu erkennen. Die Epidermiszellen haben schon die typische Form, sind aber noch von mehreren Lagen der Wurzelhaube überdeckt. Die Rindenzellen sind gleichmässig meristematisch, die inneren tangential gestreckt.

b) Fig. 53. Die ersten Protofloemzellen treten auf, mehrere gleichzeitig, durch indifferenzierte Zellen noch von einander getrennt. Die Tracheidenzellen sind schon alle erkennbar und deuten schon die Form des künftigen Xylemkörpers an. Die innersten Rindenzellen sind platt, cambiumähnlich, man kann die Grenze zwischen Plerom und Periblem an vielen Stellen erkennen. Die mittleren Rindenzellen sind gross, die äusseren klein, polygonal, mit etwas verdickten Wänden. Die Epidermiszellen sind gross, mit gewölbten Aussenwänden, von schon ganz locker liegenden Haubezellen noch bedeckt.

c) Fig. 51, 52. Die Protoxylemzellen sind schon verholzt; fast gleichzeitig treten auch die CASPARYschen Punkte auf. Die innersten Rindenzellen sind nicht mehr so abgeplattet, es treten schon die "braunen Zellen" (B, B) auf. Die äussersten Rindenzellen sind klein, stark verdickt. Die Epidermis trägt reichlich Wurzelhaare.

d) Die Bräunung der Rinde und Verholzung des Xylems schreitet fort und wir haben die im vorigen Kapitel beschriebene vollendete Wurzel vor uns.

V. Entstehung der Seitenwurzeln.

Der Entstehung der Seitenwurzeln ist das umfangreiche Werk von VAN TIEGHEM und DOULIOT gewidmet. Auf über 600 Seiten, mit einer ebenso grossen Zahl von Zeichnungen ausgestattet, wird die Entstehungsweise der Seitenwurzeln aller Gefässpflanzen behandelt. Auch den Gefässkryptogamen ist die gebührende Aufmerksamkeit gewidmet, und als letzte unter den Farnen finden wir auch *Osmunda* und *Todea* beschrieben. Auch hier finden wir einzelne Merkmale zerstreut, welche die *Osmunda*-ceen den *Marattiaceen* nähern, wie z.B. die Ausbildung der "pédicule".

Meine eigenen Beobachtungen stimmen nicht in allem mit den Angaben von VAN

TIEGHEM und DOULIOT überein; ich werde darauf noch zurückkommen.

Zunächst möchte ich noch die bemerkenswerten Beobachtungen von POIRAUT (1893) anführen, die von allgemeinerem Charakter sind.

"Très régulière et fréquente dans les *Marattia* et la plupart des Polypodiées, cette ramification l'est beaucoup moins dans les Osmundacées, surtout dans le *Botrychium* et les Marattiées, ou il n'y a plus aucune régularité dans la disposition des radicelles." Also wiederum stehen die Osmundaceen an der Grenze der leptosporangiaten Farne und der Marattiaceen, da die Entstehungsstelle der Seitenwurzeln an die Lage der Tracheiden gebunden ist, so ist es eigentlich selbstverständlich, dass die zweireihige Anordnung der diarchen Bündel bei den triarchen bis polyarchen verschwinden muss.

Nun behaupten allerdings VAN TIEGHEM und DOULIOT, dass auch die diarchen Wurzeln von *Todea* und *Osmunda* die Nebenwurzeln in vier Reihen produzieren: "la racine mère y est binaire (*Osmunda regalis*) et produit ses radicelles en quatre rangées, rapprochées deux par deux côté des faisceau ligneux. D'ailleurs cette structure binaire avec disposition quadrisériée des radicelles s'observe aussi dans les racines plus grêles des *Todea*" (S. 380). Eine derartige Anordnung der Nebenwurzeln kommt zwar hin und wieder vor, ist aber ziemlich selten. Es entstehen manchmal Knotenpunkte, wenn die Hauptwurzel irgendwie gekrümmt ist. An diesen Punkten entstehen die Seitenwurzeln zahlreicher, und dort stossen wir auch auf die eben beschriebene Anordnung. Sonst entstehen aber die Nebenwurzeln in einer Anzahl von Längsreihen, die der Zahl der Kanten im Xylemkörper entspricht.

Nur sind jedoch die Längsreihen nicht so regelmässig, wie es NÄGELI und LEITGEB für *Marattia* s.B. abbilden. Bei diesem Farn bekommt man auf einem glücklich geführten tangentialen Schnitt eine ganze Reihe von Nebenwurzelnanlagen, die stufenweise immer weitere Differenzierungsstadien aufweisen. Bei den Osmundaceen sind die Abstände zwischen den Nebenwurzeln sehr verschieden; oft werden die Reihen unterbrochen. Auch habe ich sehr oft zwischen älteren Nebenwurzeln junge Anlagen beobachten können. Das scheint in Widerspruch zu stehen mit der Annahme von NÄGELI und LEITGEB, "es schreite die Verzweigung der Wurzel ausschliesslich scheidelwärts fort, und es entstehen zwischen den bereits vorhandenen Anlagen keine neuen mehr" (S. 90), doch ist es möglich, dass die Nebenwurzeln regelmässig acropetal angelegt wurden, einzelne Anlagen aber in der Entwicklung zurückgeblieben sind.

Die Nebenwurzeln entstehen bei Farnen bekanntlich nicht aus Pericambiumzellen wie bei den Phanerogamen, sondern eine Endodermiszelle wird zur Initialzelle. Während aber bei den leptosporangiaten Farnen die Pericambiumzellen so gut wie keinen Anteil an der Bildung der Nebenwurzel nehmen, spielen sie bei den Osmundaceen abenso wie bei den Marattiaceen, eine grössere Rolle. Sie teilen sich sehr lebhaft und bilden einen Fuss (Pédicule), der die jungen Wurzelanlagen nach aussen schiebt (Fig. 54). Noch ehe sich also die Scheitelzelle ausgebildet hat und Segmente zu produzieren anfängt, wird die Wurzelanlage weiter vorgeschoben. Diese Verlängerung des Fusses, der bei den meisten leptosporangiaten Farnen scheibenförmig bleibt, müssen auch die Nachbarzellen folgen. Es entstehen also Teilungen in den benachbarten Pericambium- und auch Endodermiszellen, was besonders auffällig ist. Die innersten Rindenzellen teilen sich ebenfalls und bilden eine Tasche um die junge Wurzel herum (Fig. 55). Trotzdem jede der Zellen, die die Tasche gebildet haben, in viele Zellen zerfällt, ist durch die dickere Wand immer derjenige Zellkomplex gekennzeichnet, der aus einer Zelle entstanden ist (Fig. 55). Diese Tasche wird schliesslich von der Nebenwurzel auch durchbrochen.

Was nun die Scheitelzelle der Nebenwurzel anbelangt, so fand ich in allen Fällen, die ich darauf untersucht habe, immer nur eine Scheitelzelle; meist dreieckig im Längsschnitt (Fig. 54, 55), aber oft mit einer viereckigen Basis. VAN TIEGHEM und DOULIOT gaben auch an, dass es immer eine einzelne Scheitelzelle ist; aber da sie auch behaupten, dass die Mutterwurzeln von *Todea* immer nur eine Scheitelzelle hätten, was in Wirklichkeit nicht der Fall ist, so ist man geneigt anzunehmen, dass auch bei den Nebenwurzeln ein analoger Irrtum vorliegen könnte.

BOWER, der die Sache sehr sorgfältig beobachtete, hat auch zwei gleiche Schei

teizellen in einer sich entwickelnden Wurzelanlage gesehen. Es herrschen hier also Schwankungen, ebenso wie in der Hauptwurzel.

Die allerersten Teilungen in der Initiale einer Seitenwurzel einer Endodermiszelle habe ich nicht genau beobachten können. Ich kann jedoch auf Grund meiner Untersuchungen sagen, dass nicht für alle Fälle die Angabe von VAN TIEGHEM und DOULIOT gilt: "la radicule se forme dans une cellule endodermique, située non pas exactement en face d'un faisceau ligneux, mais latéralement d'un côté, ou de l'autre." Diese an einzelnen Exemplaren gemachte Beobachtung darf nicht für alle Osmundaceen verallgemeinert werden; in den meisten Fällen entsteht die Nebenwurzel aus der den Tracheiden gegenüber liegenden Endodermiszelle.

Ist nun die Scheitelzelle einmal angelegt, so erfolgen ihre Teilungen, so wie in der Hauptwurzel, ebenso die Zellteilungen in den Segmenten. Über die abnorme Form der Tracheiden und Rindenzellen an der Ansatzstelle der Nebenwurzel habe ich schon berichtet.

In dem Augenblick, wo die Nebenwurzel die Rinde durchbricht, ist ihr Scheitel jedenfalls schon dem einer freien Wurzel gleich. Wie weit in diesem Moment die Entwicklung in ihrem basalen Teil vorgeschritten ist, hängt natürlich mit der Länge des jungen Würzelchens, also mit der Rinde der Mutterwurzel zusammen.

VI. GERBSTOFF IN DEN WURZELN DER OSMUNDACEEN.

Auf den mit Chromsäure fixierten Präparaten fiel mir auf den Schnitten ein orange-gelblich gefärbter Stoff auf, der manche Zellen teilweise, manche ganz ausfüllte. Diese Zellen waren manchmal mehr, manchmal weniger häufig vertreten, ihre Anordnung kehrt aber in allen Präparaten wieder.

Um die Natur dieses Stoffes, welcher an frischen Schnitten ohne Reagentien nicht sichtbar war, zu erkennen, unternahm ich eine Reihe chemischer Reaktionen und stellte einwandfrei fest, dass es sich dabei um Gerbstoff handle.

Gerbstoff gehört bekanntlich zu denjenigen Stoffen, über welche die Botaniker noch sehr wenig zu sagen wissen. HABERLANDT (1918) schreibt, "dass die Gerbstoffe, Gerbsäuren, neben ihrer noch hypothetischen Bedeutung als plastische Baustoffe in vielen Fällen jedenfalls Endprodukte des Stoffwechsels vorstellen" (S. 489).

Ich kann hier auf die chemische Beschaffenheit dieser höchst kompliziert gebauten Stoffe nicht eingehen, es sei nur bemerkt, dass wir es mit einem Sammelnamen zu tun haben, "da unter Gerbstoffen in der Botanik ganz verschiedene, mit einander garnicht verwandte Körper bezeichnet werden." (MOLISCH 1921 S. 171).

Auch über die Verteilung der Gerbstoffe im Pflanzenreiche ist man noch nicht ganz genau unterrichtet. Deshalb kann vielleicht ein Bericht über das Vorkommen des Gerbstoffs in den von mir untersuchten Wurzelspitzen von einigem Interesse sein.

Über Vorkommen des Gerbstoffs in den Wurzelspitzen überhaupt liegt eine Arbeit von KLERKER schon aus dem Jahre 1888 vor. Dieser Untersuchung hängt KLERKER eine Tabelle an über das Vorkommen von Gerbstoffen in den Wurzeln verschiedener Pflanzen. Aus den Gefässkryptogamen sind von ihm die *Lycopodineae*, *Hydropterides* und *Polypodiaceen* herangezogen worden. Während er bei *Azolla* und *Marsilia* Gerbstoff wohl beobachten konnte, fielen die Versuche mit den Wurzeln von *Selaginella Martensii* und *Scolopendrium officinale* negativ aus, er konnte hier also keinen Gerbstoff nachweisen.

Sonstige Angaben über Gerbstoff in den Farnwurzeln sind ziemlich spärlich. RUSSOW (1872) beschreibt für *Marsilia* in der Rinde vorkommende "dünnwandige, mit einer braunen harzigen, gerbstoffhaltigen Masse erfüllte Zellenzüge oder Streifen" (S. 10); weiterhin fügt er auf S. 8 hinzu: "die im Grundgewebe der *Marsilia* vorkommenden als Gerbstoffschläuche bezeichneten Zellenzüge finden sich in gleicher Ausbildung bei mehreren Farnen." Für die Marattiaceen erwähnt er noch, dass "Gummigänge und Gerbstoffschläuche in grossen Mengen vorhanden sind" (S. 106).

Diese Schläuche der Marattiaceen sind öfters beschrieben worden. VAN TIEGHEM (1870) beschreibt sie schon speziell für die Wurzeln von *Angiopteris*: "Ces grandes cellules, séparées par des cloisons horizontales, sont associés en files longitu-

dinales non ramifiées et constituent des vaisseaux tannifères" (S. 71). Ähnliches erwähnt er auch für *Marattia*.

Allein diese Gerbstoffschläuche sind etwas ganz anderes als die gerbstoffhaltigen Zellen, die ich hier zu beschreiben habe. Die Gerbstoffschläuche enthalten eine schleimartige Flüssigkeit, die eben auch gerbstoffhaltig und für die ganze Pflanze charakteristisch ist.

Die Verteilung des Gerbstoffs in den Osmundaceen-Wurzeln ist dagegen nach den Beschreibungen von KLERKER für *Salix*, *Quercus* u.a. analog; sodass ich zunächst auf seine Ausführungen etwas genauer eingehen möchte. Zum Nachweis des Gerbstoffs innerhalb der Zellen bewährten sich, nach seinem Bericht, am besten zwei Methoden: 1) das Kultivieren von Wurzeln in einer sehr verdünnten (1 : 500.000) Methylenblaulösung; dabei speichern die gerbstoffhaltigen Vakuolen energisch die Farbe; 2) die Reaktion mit Kaliumbichromat, welches mit Gerbstoff einen braunen Niederschlag ergibt.

Über die Gerbstoffzellen sagt er nun folgendes: "Im allgemeinen lässt sich hierbei sagen, dass die in Streckung begriffenen Gewebe der Wurzeln am meisten, die Meristeme und Dauergewebe am wenigsten Gerbstoff enthalten.

Die Wurzelhaube führt in fast allen untersuchten Fällen reichlich Gerbstoff.

Die Oberhaut enthält ebenfalls ziemlich oft Gerbstoff... Die Rinde zeichnet sich durch besonders grossen Gehalt des Gerbstoffs aus... Besonders auffallend ist das Verhalten der Strangscheide. Dieselbe zeigt nämlich fast immer eine äusserst intensive Reaktion... Im Zentralstrang kommt Gerbstoff viel weniger vor" (S. 10). "Ausserlich weichen die Gerbstoffzellen im allgemeinen wenig oder garnicht von den benachbarten gerbstofffreien Zellen der Gewebe ab...

Die allerjüngsten Teile der Meristeme sind meistens gerbstoffleer" (S. 11).

Dies alles lässt sich auch über die Osmundaceen-Wurzeln sagen. Die Wurzelhaubenzellen enthalten tatsächlich so regelmässig Gerbstoff, dass ich bei meinen Messungen (S. 22) das Auftreten dieses Zelleinschlusses als Merkmal für die Haubenzellen benutzen konnte. Ebenso ist der Gerbstoffgehalt der Endodermis für ihre Jugendstadien durchaus typisch. In der Rinde sind die Gerbstoffzellen unregelmässig verteilt. In der Streckungszone sind sie besonders häufig; es können auch zwei in vertikaler Richtung übereinander liegende Zellen gerbstoffhaltig sein, aber es werden keine Gerbstoffschläuche gebildet.

In der Epidermis ist der Gerbstoff zunächst reichlich vorhanden; nachher verschwindet er. KLERKER hat beobachtet, dass die Gerbstoffblase "in die Spitze des auswachsenden Härchens getrieben und anscheinend resorbiert wurde" (S. 28).

Ich habe auch bei den *Todesa*-Haaren Ähnliches gesehen. In einer Epidermiszelle, bei der das Haar eben als kleine Ausstülpung schon angelegt ist, ist auch die Gerbstoffvakuole etwa T-förmig. Dann findet man den Gerbstoff immer entweder ganz in der Spitze des Haares oder jedenfalls in seiner jüngeren Hälfte; schliesslich verschwindet er, und die ganz langen Haare enthalten keinen Gerbstoff mehr.

In der älteren Wurzel oberhalb der Streckungszone von *Todesa*, an der ich diese Untersuchungen hauptsächlich gemacht habe, ist die Verteilung des Gerbstoffs eine andere: regelmässig ist er im Pericambium und sehr oft in den Geleitzellen vertreten, während in den jüngsten Stadien der ganze Zentralzylinder gerbstofffrei war; die Endodermiszellen weisen ebenfalls Gerbstoff auf, allein nicht so typisch wie in den jüngeren Stadien; in den Rindenzellen wird der Gerbstoff immer seltener, und in ganz ausgebildeter, schon brauner Wurzel kommt er nur hin und wieder in einer Zelle vor; nur die innerste Schicht weist ihn häufiger auf.

Zum Nachweis des Gerbstoffes bediente ich mich einer Anzahl von MOLISCH empfohlener Reaktionen.

Da mir keine jungen Osmundaceen-Pflänzchen zur Verfügung standen, konnte ich auch keine Kulturen in Methylenblau ansetzen.

Die übliche Reaktion mit Eisenchlorid fand ich nicht besonders günstig: man erzielt mit ihr verschwommene Bilder, und sie gibt keine Auskunft über die Verteilung des Gerbstoffes im Gewebe oder innerhalb der Zelle. Ihre charakteristische Färbung kann aber gut für den Nachweis von Gerbstoff überhaupt dienen.

Sehr schön verläuft die Reaktion mit freiem Jod (MOLISCH, S. 174). Sie liefert

sehr saubere, deutliche Bilder.

Am günstigsten ist jedoch die Reaktion mit Kalibichromat und mit Chromsäure, denn dabei entstehen die Niederschläge in den Gerbstoffvakuolen selbst, und der Zellinhalt wird wenig verändert.

Da in der Literatur immer wieder betont wird, dass keine dieser Reaktionen absolut sicher ist, so führte ich unter freundlicher Anleitung von Herrn Professor BRANDT auch makrochemische Reaktionen aus.

Die in Betracht kommenden Wurzelspitzen wurden zerkleinert, mit physiologischer Kochsalzlösung einmal aufgekocht, filtriert und abgekühlt. Dann wurde zu jeder Probe je ein Tropfen von defibriniertem Ochsenblut zugesetzt. Nach einigen Stunden setzte sich das Blut flockig ab, während es in gerbstofffreien Flüssigkeiten sich ganz gleichmässig absetzt. Diese unter dem Namen Agglutination bekannte Reaktion soll als eine der feinsten und sichersten Gerbstoffreaktionen anzusprechen sein.

Setzte ich dem Auszug aus den Wurzelspitzen einen Tropfen Eisenchlorid zu, so bildete sich ein für Gerbstoff typischer Niederschlag.

Innerhalb jeder Zelle ist der Gerbstoff anscheinend in Form von Vakuolen verteilt. Inbezug auf die Entstehung und die Wandungen dieser Vakuolen sei hier auf die Ausführungen von KLERKER verwiesen.

Ich möchte nun erwähnen, dass in verschiedenen Geweben der Gerbstoff in verschiedener Form die Zellen ausfüllt.

In dem Pericambium füllen die Vakuolen fast die ganze Zelle aus; meistens nur an einer, manchmal an einigen Stellen (Fig. 68) entstehen eigentümliche Ausbuchtungen. In mehreren Fällen gelang es mir, den diese Lücke ausfüllenden Zellkern zu sehen. Diese ganze Masse erscheint homogen, typisch bräunlich gefärbt. Neben ihr können noch kleine Tröpfchen in verschiedenen Mengen auftreten (Fig. 68). Aus solchen Tröpfchen ist der ganze Gerbstoffgehalt der Rindenzellen aufgebaut, wie Fig. 69 zeigt. Sie können von verschiedener Grösse sein, sind stark lichtbrechend und anscheinend im Plasma eingebettet. Die eigentümliche geschrumpfte Form des Zellinhalts ist wahrscheinlich auf Plasmolyse zurückzuführen. Die vielen Ausbuchtungen sind hier wohl kaum auf Plasmolyse zurückzuführen. Vielleicht sind sonst diese Räume durch irgend welche andere Einschlüsse ausgefüllt. In den Epidermiszellen ist der Gerbstoff auch aus solchen Tröpfchen aufgebaut, sie können aber hier ebenso wie in den Haaren entweder zu Klumpen zusammengeballt sein, oder aber einzelne Tröpfchen werden recht gross und bilden so den Übergang zu den für die Pericambiumzellen beschriebenen Formen.

Die Wurzelhaubenzellen enthalten ebenso wie die noch nicht gestreckten Rindenzellen den Gerbstoff auch in Form von ganz kleinen Klümpchen (Fig. 66). In den Geleitzellen wiederum tritt der Gerbstoff in Form eines ganz homogenen Körpers auf (Fig. 67), der allerdings eine höchst merkwürdige Form aufweist.

Während beim Arbeiten mit frischem Material man Gerbstoffvakuolen natürlich nur in den unverletzten Zellen beobachten kann, erhält man bei dem in Paraffin eingebetteten Material auch Schnitte durch die Gerbstoffvakuolen. Der gelbe Niederschlag, den der Gerbstoff mit der Chromsäure bildet, ist dabei nur auf die Peripherie der Vakuole beschränkt; innen erscheint sie manchmal ganz hohl, manchmal lassen sich dort gelbe Körnchen erblicken. Ob diese Anordnung des Niederschlags der Verteilung des Gerbstoffs in der Vakuole entspricht oder künstlich beim Fixieren entstanden ist, diese Frage bleibt noch offen.

Auf die Theorien, die über die Bedeutung des Gerbstoffs für die Pflanzen aufgestellt sind, kann ich hier nicht eingehen. Es sei nur darauf hingewiesen, dass WALTHER (1896) über die braunen Farbstoffe der Farnzellen untersucht hat, ihre Entstehung in Zusammenhang mit dem Gerbstoff bringt: "Die innigen, an Identität streifenden Beziehungen zwischen Phlobaphenen und Gerbstoffrothen, welche letztere aus Gerbsäuren sowohl durch Einwirkung von Säuren als auch schon durch den Einfluss des Luftsauerstoffs entstehen können, gewähren einen Fingerzeig auf einen genetischen Zusammenhang zwischen Phlobaphenen und den bei Farnen allgemein verbreiteten Gerbsäuren" (S. 18).

Vielleicht steht damit die Anwesenheit des Gerbstoffs in der Streckungszone

und sein Fehlen in schon gebräunten Rindenzellen in Einklang.

Hierher sei noch eine Beobachtung über einen anderen Einschluss der Zellen eingereicht, der allerdings viel seltener vorkommt. Leider konnte ich weder etwas über die Natur dieser Einschlüsse erfahren, noch analoge Beispiele in der Literatur auffinden.

In den auf die beschriebene Weise fixierten, in Paraffin geschnittenen, mit Eiweiss-Glycerin aufgeklebten, mit Eisenalaun-Haematoxylin gefärbten und in Kanadabalsam eingeschlossenen Schnitten fand ich hin und wieder kleine Einschlüsse in dem Nucleolus der Zellkerne. Es sind dies kleine Körnchen, die sehr stark lichtbrechend sind und beim Spiel der Mikrometerschraube rötlich aufleuchten. Sie sind je eins, seltener zwei, in einem Nucleolus eingeschlossen. Ich fand sie in den Dermacalyptrogencellen, einige Zellschichten unterhalb der Wurzelhaube am häufigsten bei *Todea* und *Leptopteris*. Aber auch in dem Nucleolus einer hellen, oben angelegten Tracheidenzelle habe ich sie einmal gesehen.

Ihrem Aussehen nach erwecken sie den Eindruck von etwa kubischen Kristallen.

Bei HUSS (1906) fand ich Angaben über Kristalle in den Antipoden von *Anemone nemorosa*, *Helleborus* u. a., die auch im Nucleolus auftreten. "Sie sind stark lichtbrechend und werden weder von Eosin noch von Magdarot gefärbt. Ob sie auch in lebenden Zellen vorkommen, ist noch unerforscht."

Ausser dem, dass diese Kristalle ebenfalls im Nucleolus auftreten, besteht aber kein Anhaltspunkt für Analogieschlüsse; besonders da sie auch andere Form besitzen: in den Antipodenzellen sind sie nämlich prismatisch, langgestreckt und liegen zu mehreren in einem Nucleolus.

Da diese Gebilde äusserst klein sind und ziemlich selten vorkommen, so musste ich darauf verzichten, nach ihnen auf Handschnitten im frischen Material zu suchen, zumal da die Vermutung sehr nahe liegt, dass sie als Kunstprodukte entstanden sind. Sollten es aber auch Kunstprodukte sein, so bleibt trotzdem die Frage bestehen, warum sie gerade im Nucleolus vorkommen und sonst nirgends in den Präparaten aufgetaucht sind. Es müsste also doch auch in diesem Fall irgend etwas nur im Nucleolus vorhanden sein, was die Bildung dieser "Kristalle" verursacht.

Vielleicht werden irgend welche analoge Fälle künftig mehr Licht auf diese rätselhaften Gebilde werfen.

VII. ZUSAMMENFASSUNG UND SCHLÜSSE.

Kehren wir nun abschliessend zu der in der Einleitung aufgeworfenen Frage über die systematische Stellung der Osmundaceen zurück. Auf Grund der vergleichenden Untersuchungen ihrer Wurzel kann man sagen, dass die Osmundaceen tatsächlich die vermittelnde Stellung zwischen den Leptosporangiaten und den Marattiaceen einnehmen. In ihrem Wurzelmeristem schwankt die Zahl der Scheitelzellen zwischen einer (der Leptosporangiaten) und vier (der Marattiaceen). Inbezug auf die Form der Scheitelzelle, Bildung der Wurzelhaube und Epidermis aus der gemeinsamen Dermacalyptrogenschicht, sowie hinsichtlich der Teilungen innerhalb der Seitensegmente stehen sie den Marattiaceen näher.

Die Anatomie der älteren Wurzel bietet weniger Merkmale, welche für den Übergang charakteristisch wären: doch sind die Form (3 - 5 Kanten) des Xylemkörpers, die ihm entsprechende Anordnung der Nebenwurzeln und die Ausbildung einer "Pédicule" (Fuss) bei der Anlage der Nebenwurzeln wiederum Zwischenstufen zwischen den Leptosporangiaten und den Marattiaceen.

Die allgemeine Unregelmässigkeit des Aufbaus, die sich auch in den starken Verschiebungen innerhalb der Meristeme, dem frühen Verschwinden der Grenzen der einzelnen Segmente und in der daraus folgenden Unmöglichkeit äussert, die einzelnen Gewebe auf ihren Weg von den Meristemazellen ab zu verfolgen - dies alles trennt die Osmundaceen von den Leptosporangiaten und ist für sie als Übergangsform typisch.

Innerhalb der Osmundaceen kann man die Gattungen in folgender Reihe anordnen: *Leptopteris*, *Osmunda*, *Todea*. Da sich *Leptopteris* im Bau der Wurzeln mehr von *Todea* unterscheidet als *Osmunda*, so wäre es nicht zweckmässig, die beiden Gattungen *Leptopteris* und *Todea* zu einer einzigen zu verbinden.

Diese Arbeit wurde im Botanischen Institut in Frankfurt a.M. ausgeführt. Es ist mit einer angenehmen Pflicht, meinem hochverehrten Herrn Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Professor M. MÖBIUS für seine zahlreichen Anregungen und Ratschläge und für die freundliche Unterstützung meiner Arbeiten den herzlichsten Dank auszusprechen.

LITERATUR-VERZEICHNIS.

- (1) ARBER, 1906, On the past history of Fern. Ann. of Bot. - (2) DE BARY, 1877, Vergleichende Anatomie. - (3) BOWER, 1884, Apex of the root in Osmunda and Todea. Q.J. Mic. Sci., new series. N. 25. - (4) BOWER, 1889, The comparative examination of the Meristems of Ferns as a phylogenetic study. Ann. of Bot. - (5) BOWER, 1891, Is the Eusporangiate or the Leptosporangiate the more primitive type of Fern? Ann. of Bot. - (6) BOWER, 1908, The origin of a Land Flora. - (7) CAMPBELL, 1891, Notes on the apical growth in the roots of Osmunda and Betychium. Bot. gaz. - (8) CAMPBELL, 1895, Mosses and Ferns. - (9) CHAUVEAUD, 1903, Mode de formation des tubes criblés. Ann. des sc. nat. Bot. Ser. VIII. T. 18. - (10) CHAUVEAUD, 1911, L'appareil conducteur des plants vasculaires et les phases principales de son evolution. Ann. des sc. nat. Ser. IX, T. 13. - (11) GOEBEL, 1889, Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Ztg. - (12) GRUBER, 1896, Aufbau und Entwicklung einiger Fucaceen, Bibl. bot. - (13) HABERLANDT, 1918, Physiologische Pflanzenanatomie. - (14) HUSS, 1906, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. Beihefte Bot. Ztbl. Bd. 20. - (15) JANCZEWSKI, 1882, Etudes comparées sur les tubes cribreux, Ann. des Sc. nat. Ser. VI. T. 14. - (16) KLEHRER, 1888, Studien über die Gerbstoffvakuolen. Bihang till. Kongl. Sv. Vetenskaps-akademiens Handlingar. - (17) KOCH, 1898, Über Bau und Wachstum der Wurzelspitze von *Angiopteris erecta*, PRINGSII. Jahrb., Bd. XXVII. - (18) KROLL, 1912, Kritische Studien über die Verwertbarkeit der Wurzelhaubentypen für die Entwicklungsgeschichte. Beihefte bot. Zentralblatt. Bd. 28. - (19) LOTSY, 1909, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, Bd. 2. - (20) MÖBIUS (WARMING), 1911, Handbuch der systematischen Botanik. - (21) MOLISCH, 1921, Mikrochemie der Pflanze. - (22) NÄGELI und LEITGEB, 1868, Entstehung und Wachstum der Wurzeln. - (23) OLTMANN, 1922, Morphologie und Biologie der Algen. - (24) POIRAUT, 1893, Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires. Ann. des sc. nat. Ser. VII. T. 18. - (25) RUMPF, 1904, Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel. Bibliotheca botanica. Heft 62. - (26) RUSSOW, 1872, Vergleichende Untersuchungen. Mém. de l'acad. imp. des sc. de St. Petersbg. Ser. VII, T. XIX. - (27) SACHS, 1893, Über die Beziehungen zwischen Zellbildung und Wachstum. Ges. Abhandl. Bd. 2. - (28) SEWARD and FORD, 1902, The anatomy of Todea. Trans. Linn. Soc. London. - (29) SCHWENDENER, 1882, Scheitelwachstum der Phanerogamenwurzel, Sitzungsber. der K. Pr. Akad. d. Wiss. - (30) VAN TIEGHEM, 1870 - 71, Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires, Ann. des sc. nat. Ser. V. T. 13. - (31) VAN TIEGHEM et DOULIOT, 1888, Recherches comparatives sur l'origine des Membres endogènes dans les plants vasculaires. Ann. des sc. nat. Ser. VII. T. 8. - (32) TRECUL, 1869, Remarques sur la position dans les Fougères. Ann. des sc. nat. Ser. V, T. 10. - (33) WALTER, 1890, Über die braunwandigen sclerotischen Gewebeelemente der Farne. Bibl. bot. - (34) WAND, 1914, Beiträge zur Kenntnis des Scheitelwachstums bei Selaginella. Diss. Göttingen. - (35) WARMING - MÖBIUS, 1911, Handbuch der Systematischen Botanik. - (36) ZENETTI, 1895, Das Leitungssystem im Stamm der *Osmunda regalis*. Bot. Ztg. - (37) RUSSOW, 1884, Bau und Entwicklung der Siebröhren. Sitzungsberichte der Naturforschergesellschaft Dorpat, Bd. VI.

Erklärung der Tafeln.

K = Scheitelzelle, s = Segment, tr = Tracheidzellen, e = Epidermis,
en = Endodermis, p = Phloem, pp = Protofloem.

Die Zahlen in Klammern bezeichnen: Okular x Objektiv des LEITZschen Mikroskops, bei Tubuslänge 150 mm

Sämtliche Figuren sind gezeichnet mit dem Zeichenprisma von ZEISS.

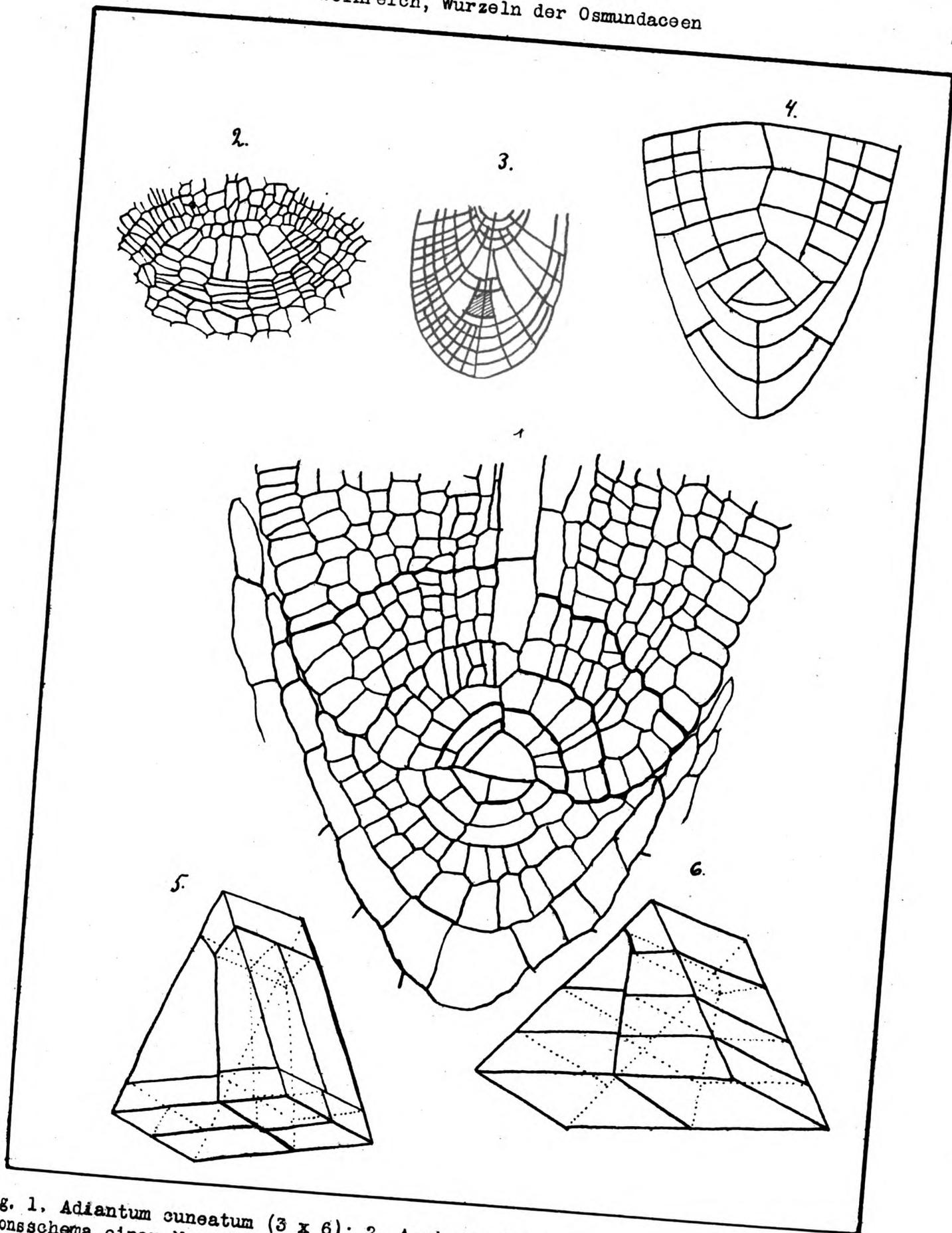


Fig. 1. *Adiantum cuneatum* (3 x 6); 2. *Angiopteris erecta* (nach KOCH); 3. Konstruktionschema einer Marattiaceenwurzel (nach BOWER); 4. Schema einer Farnwurzel (nach SACHS); 5. Schema eines Seitensegmentes einer typischen Farnwurzel; 6. Schema eines Seitensegmentes einer Osmundaceen-Wurzel.

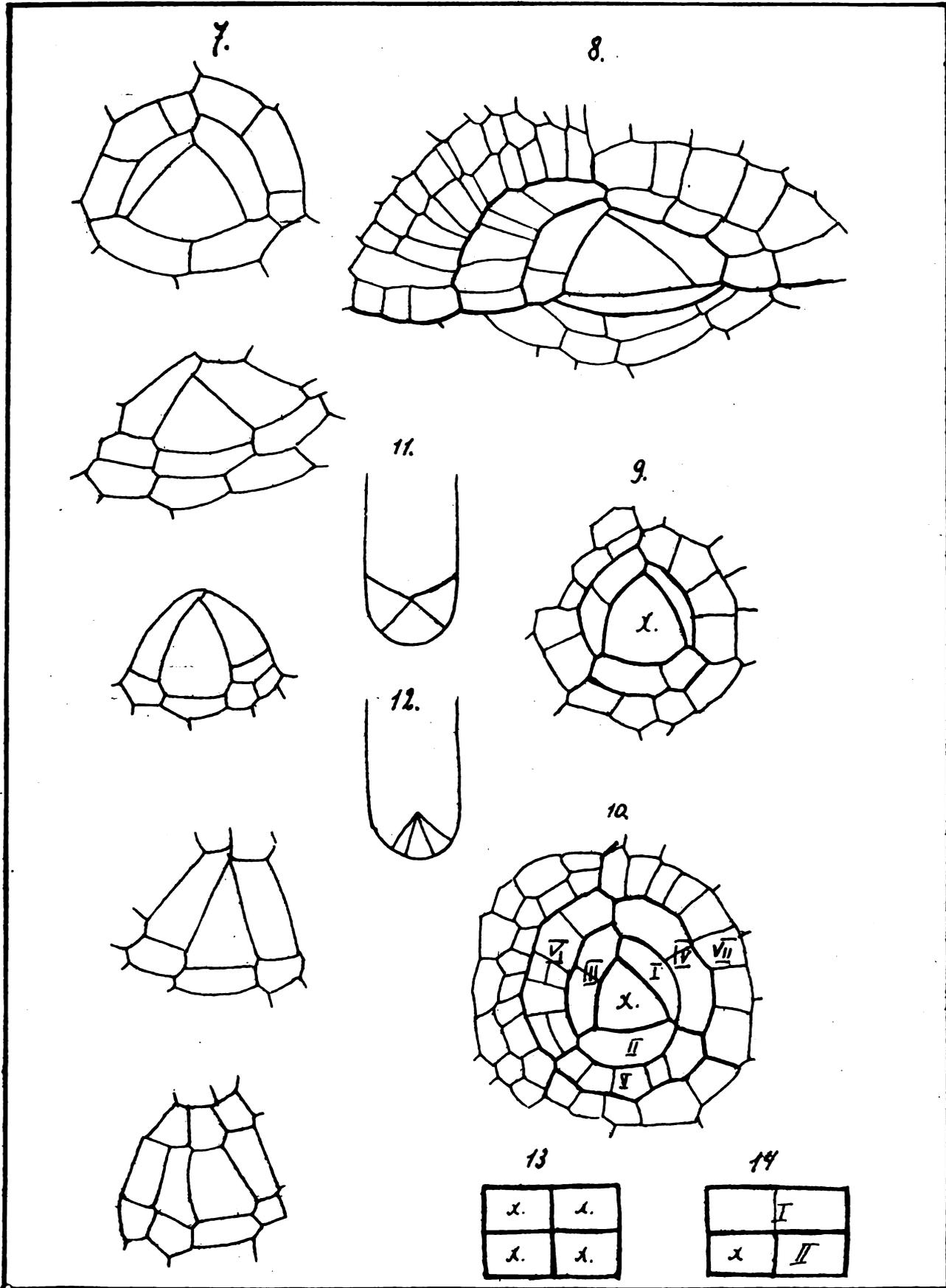


Fig. 7. Eine Übergangsreihe der Scheitelzellformen von einem typischen Farn bis zu den Osmundaceen; 8. *Blechnum brasiliense* (3 x 6); 9. - 10. *Dicksonia antarctica*, zwei aufeinander folgende Querschnitte (3 x 6); 11 - 14. Schematische Figuren. Erklärung im Text.

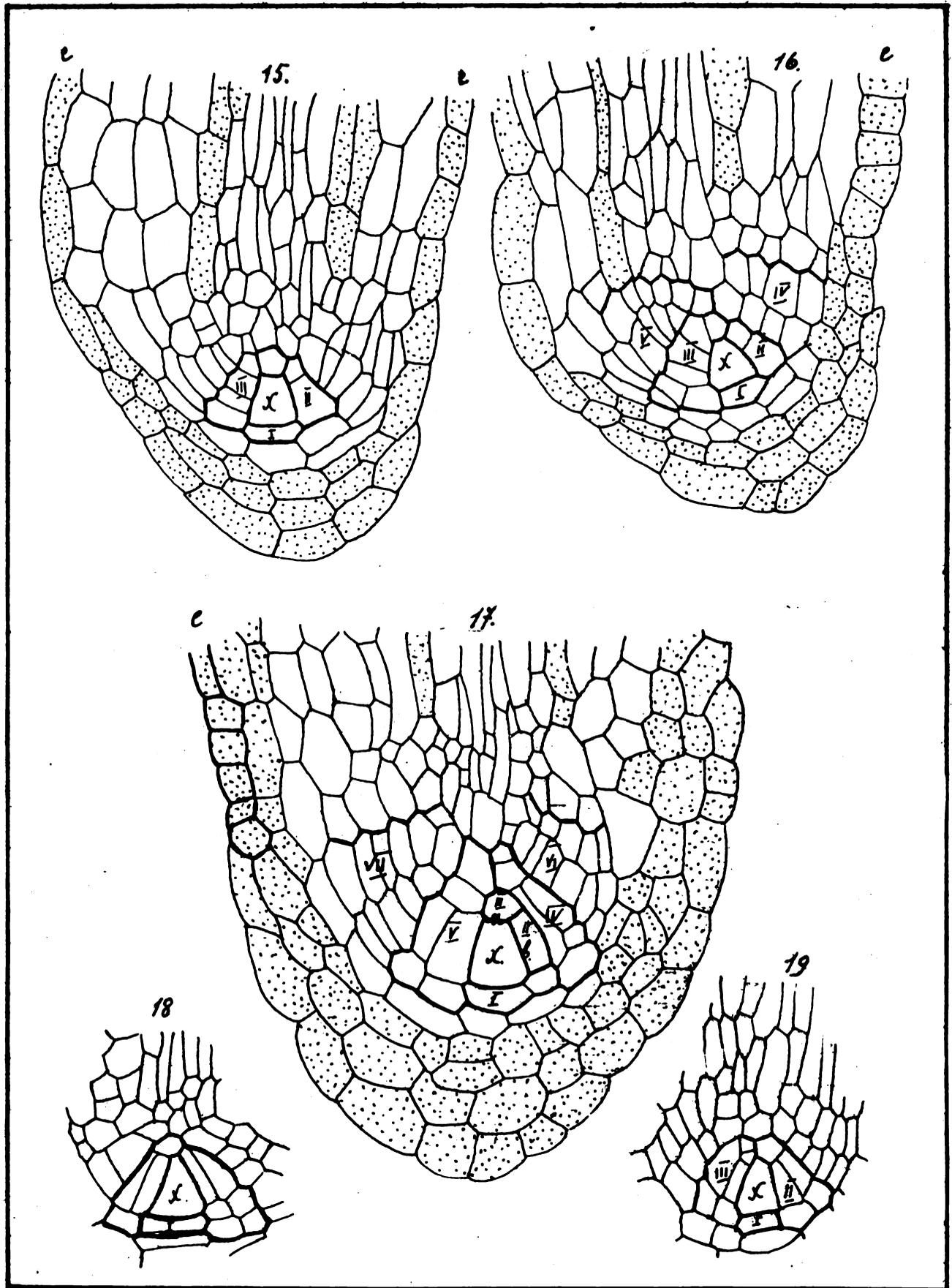


Fig. 15 - 19. *Leptopteris Fraseri*. Längsschnitte (3 x 6 μ). Punktiert gerbstoffhaltige Zellen.

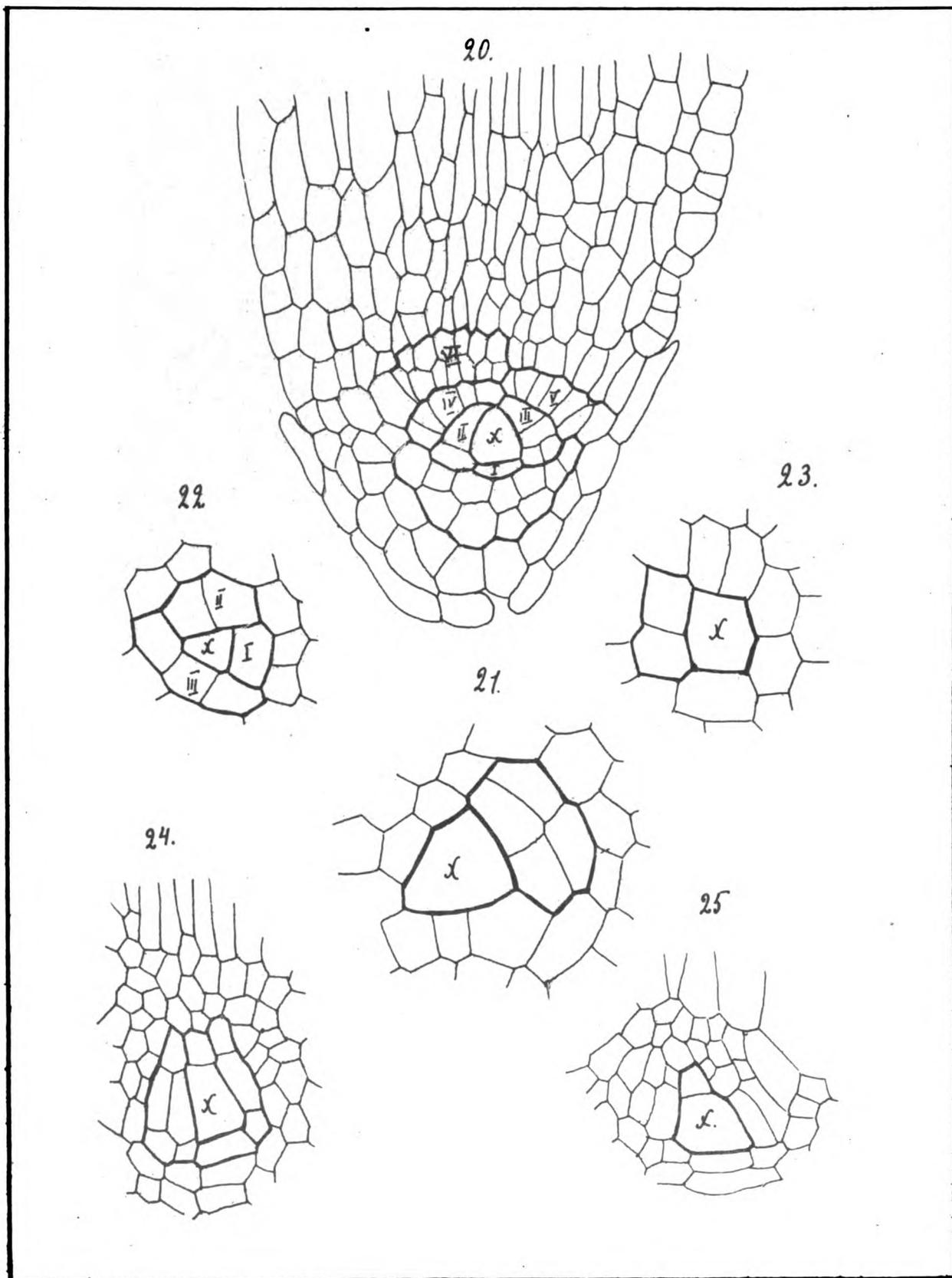


Fig. 20. *Leptopteris Fraseri*. Längsschnitte (3 x 6). Punktiert gerbstoffhaltige Zellen; 21. *Leptopteris fraseri*. Querschnitt (3 x 6); 22 - 23. *Leptopteris superba*. Querschnitt (3 x 6); 24 - 25. *Osmunda regalis*. Längsschnitte (3 x 6).

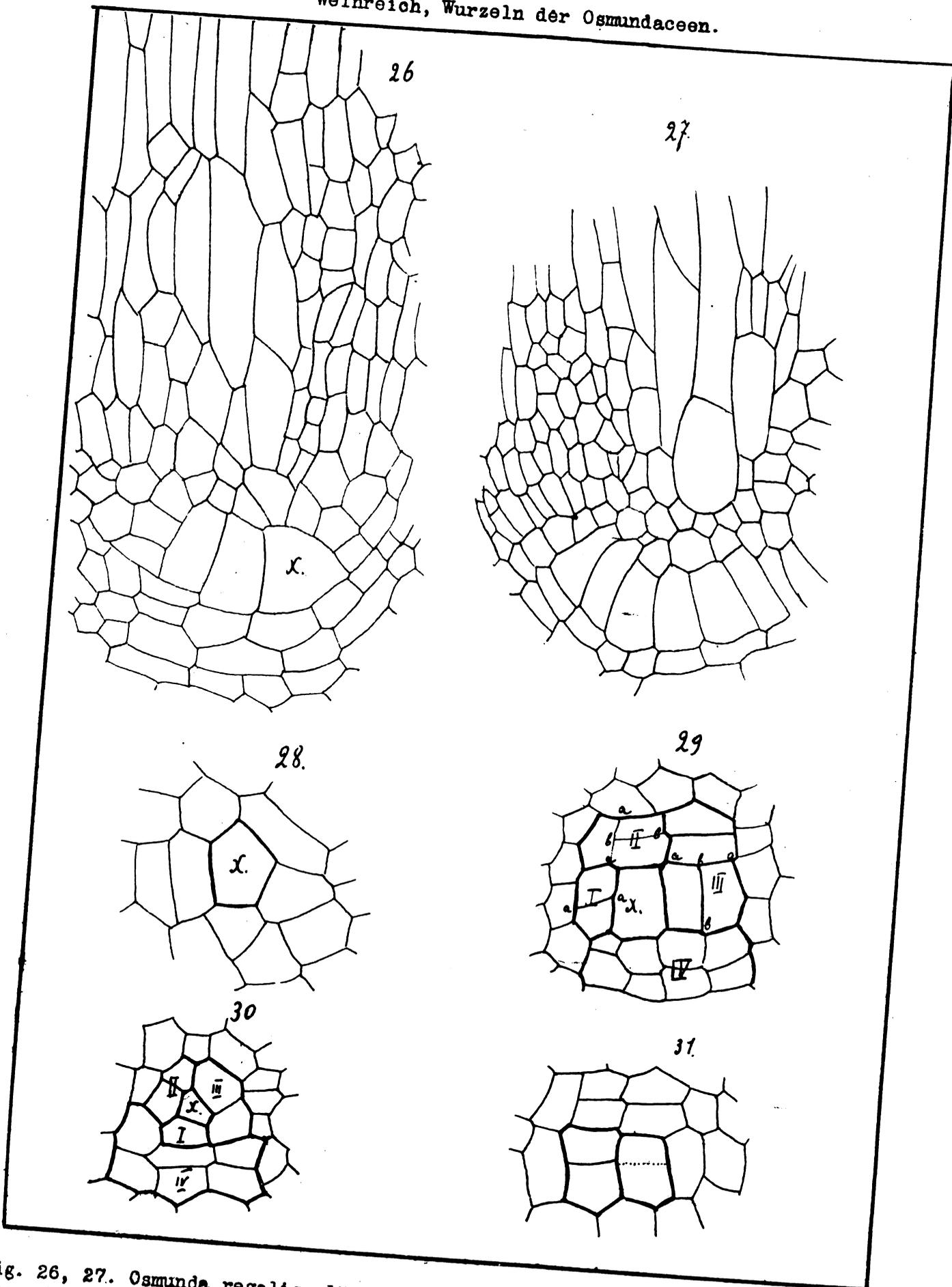


Fig. 26, 27. *Osmunda regalis*, Längsschnitte (3 x 6); 28 - 31. *Osmunda regalis*, Querschnitte (3 x 6).

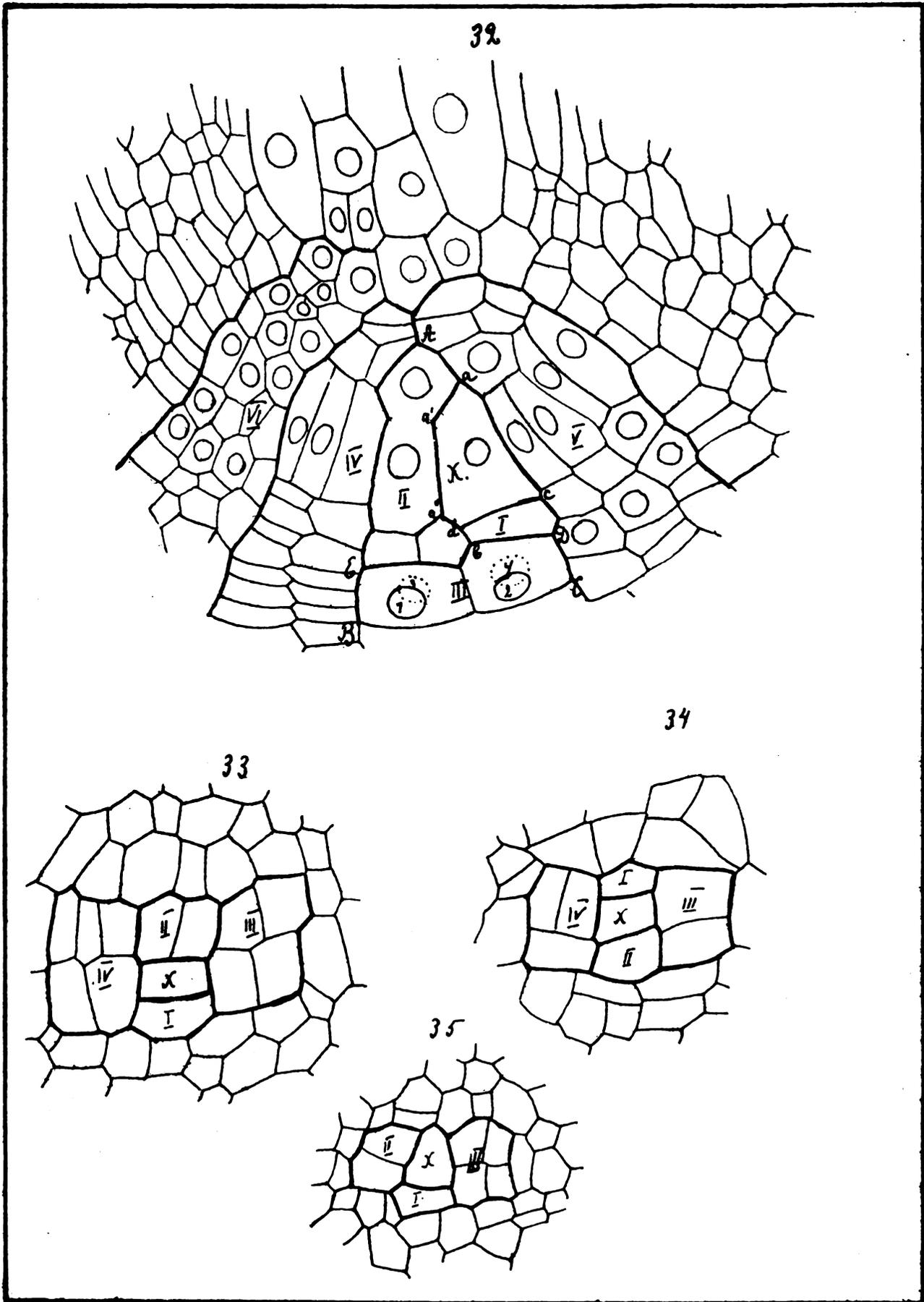


Fig. 32. *Osmunda regalis*; Längsschnitte (3 x 6); 33 - 35. *Osmunda regalis*, Querschnitte (3 x 6).

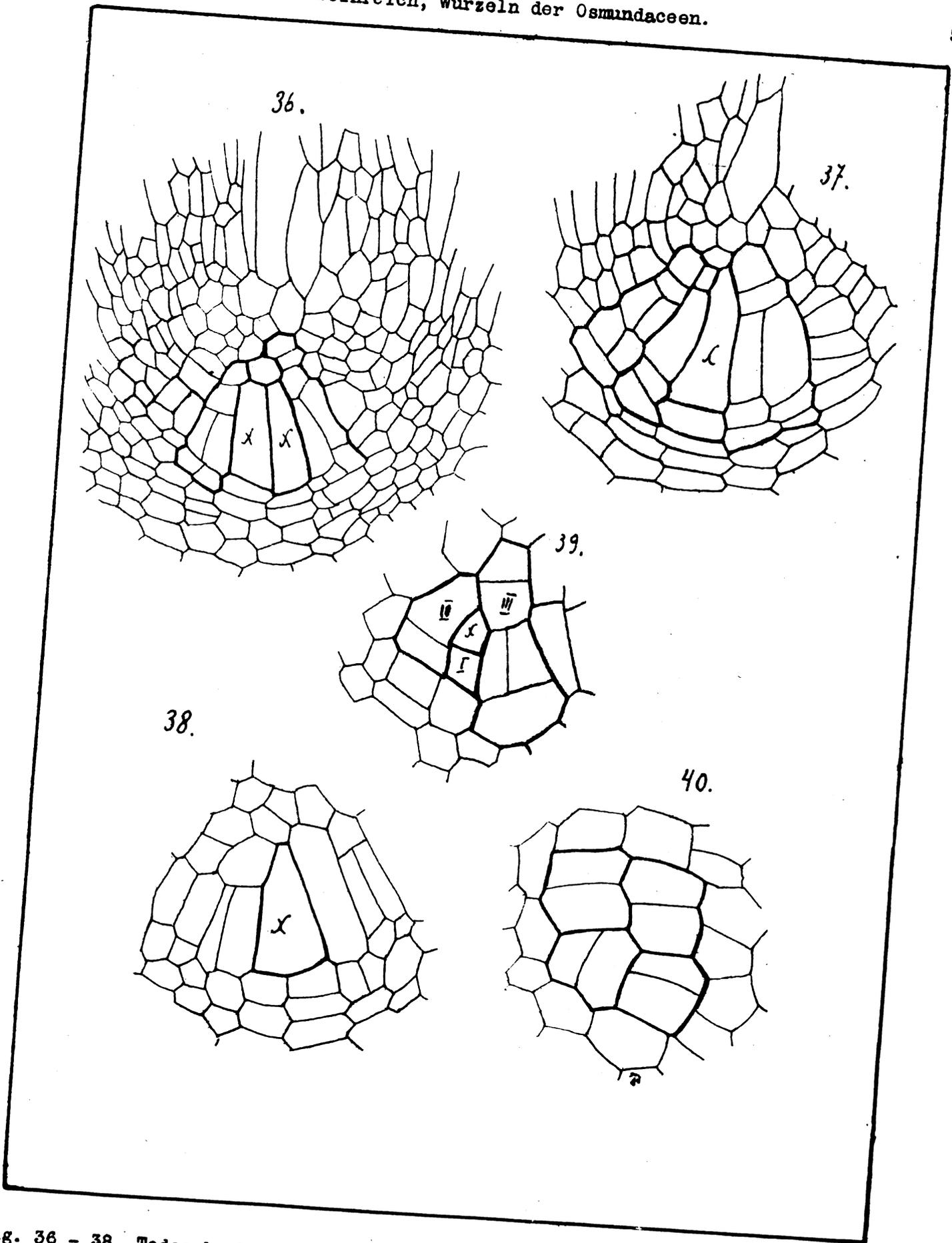


Fig. 36 - 38. *Todea barbara*, Längsschnitte (3 x 6); 39 - 40. *Todea barbara*, Querschnitte (3 x 6).

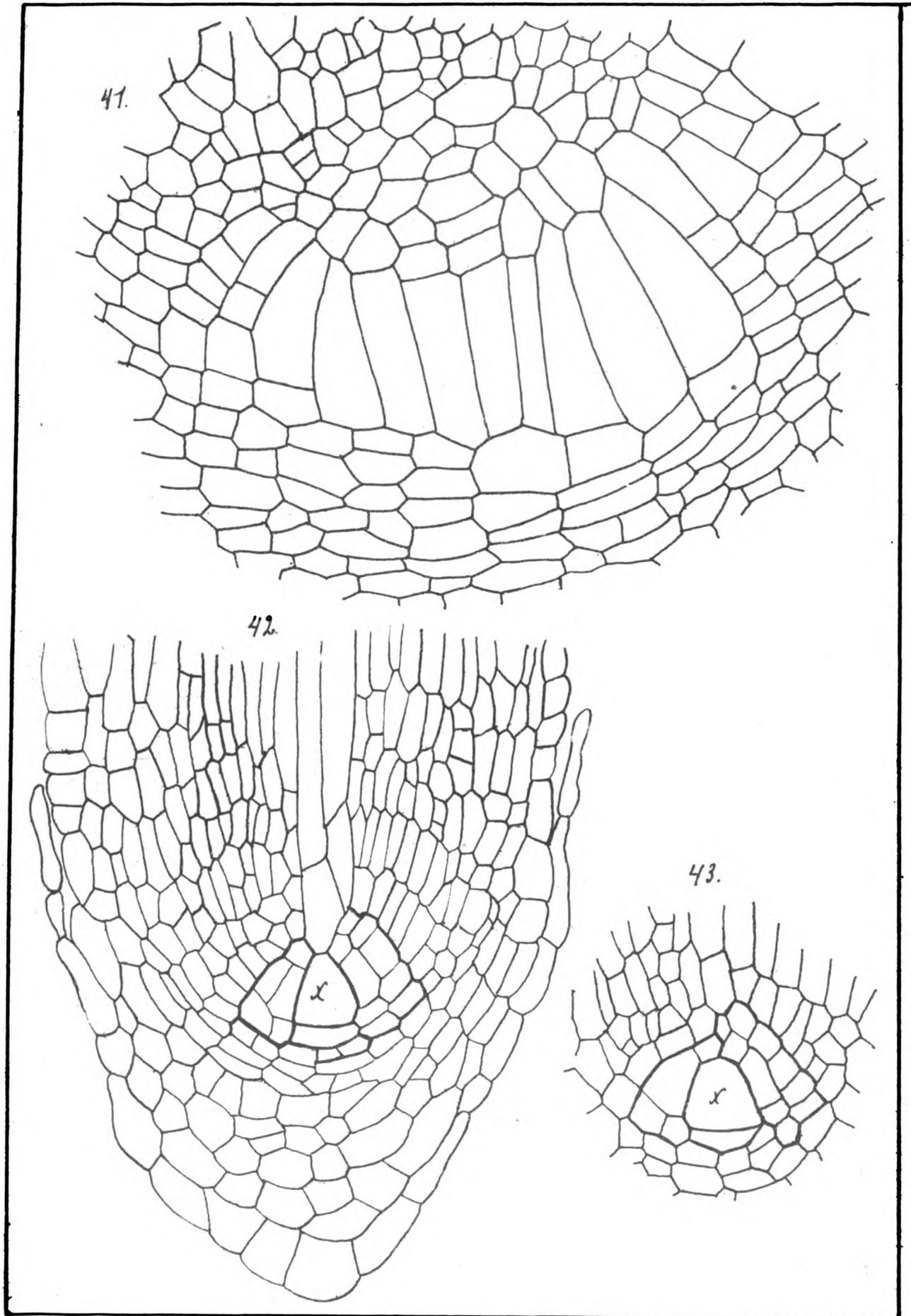


Fig. 41. *Marattia* spec., Längsschnitt (3 x 6), 42 - 43. *Todea barbarata*. Zwei aufeinanderfolgende Längsschnitte (3 x 6).

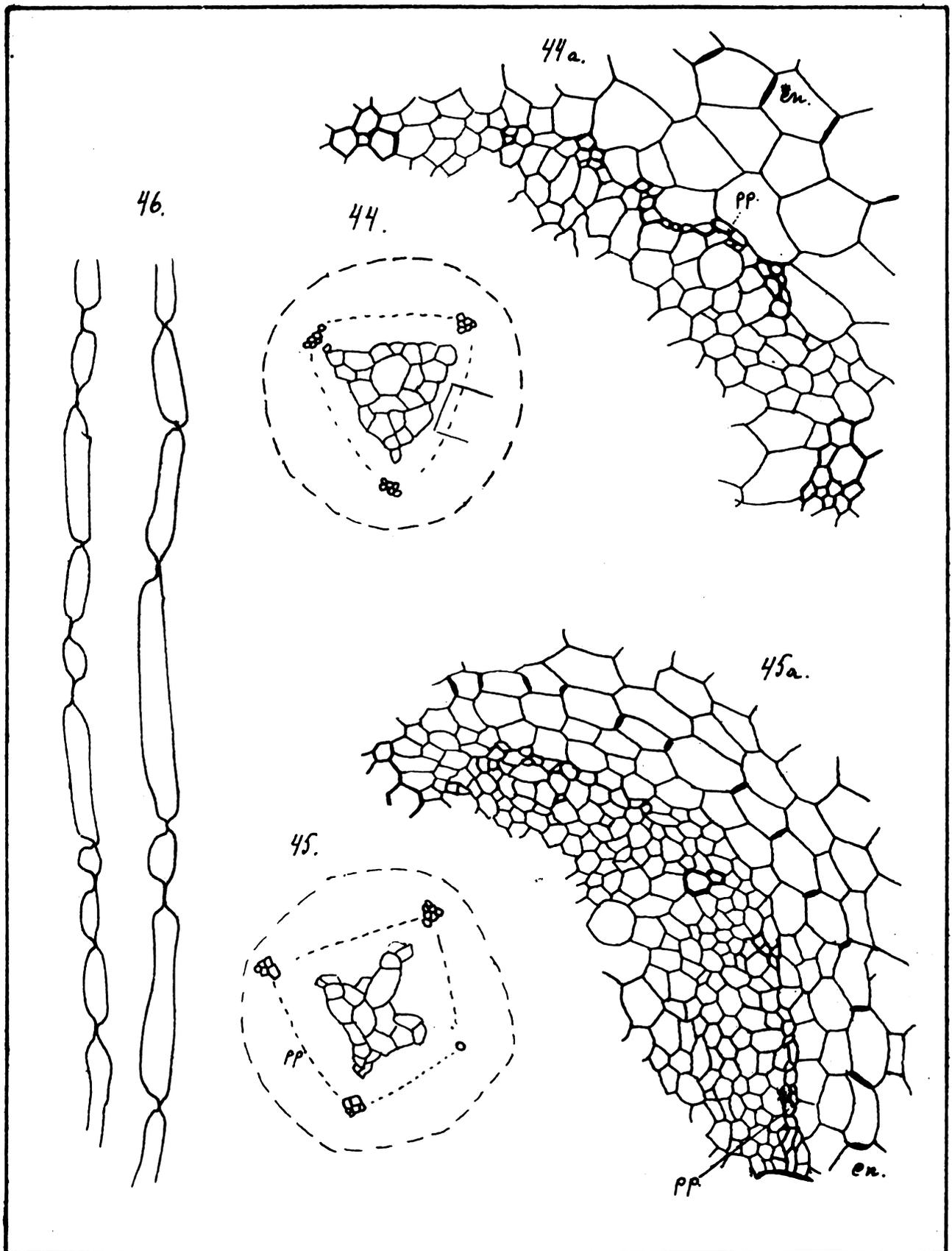


Fig. 44 - 45. *Todea barbara*. Querschnitte durch junge Wurzeln (1 x 4); 44a - 45a. Teile derselben Schnitte stärker vergrössert (44a 3 x 6; 45 a 1 x 6); 46. *Todea barbara*. Zellwände aus dem Protophloem (3 x 12).

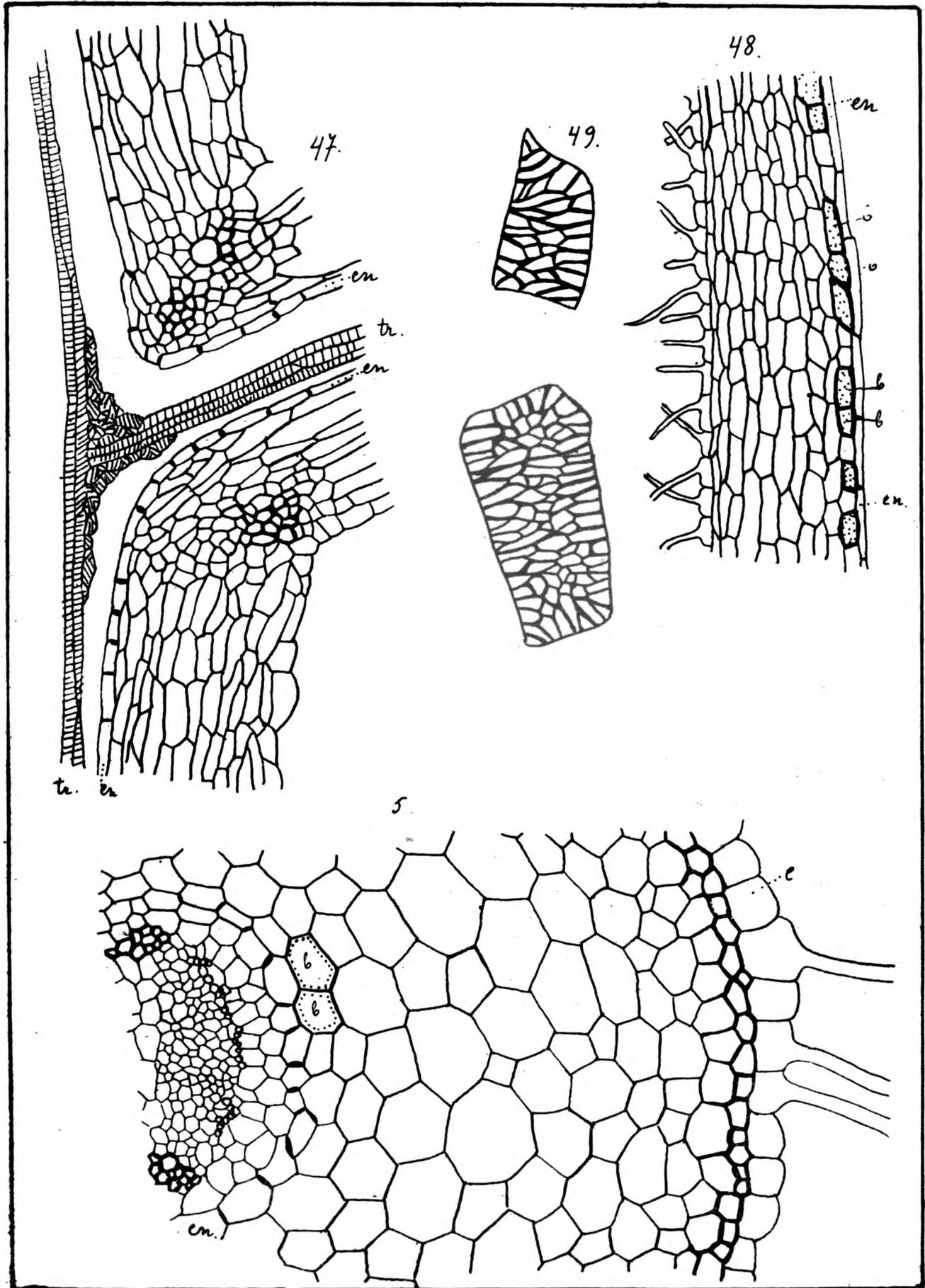


Fig. 47 - 48. *Todea barbara*. Schematisierte Längsschnitte durch ältere Wurzel; 49. *Todea barbara*. Netztracheiden (3 x 6); 50. *Todea barbara*. Querschnitt durch die Wurzel (1 x 6).

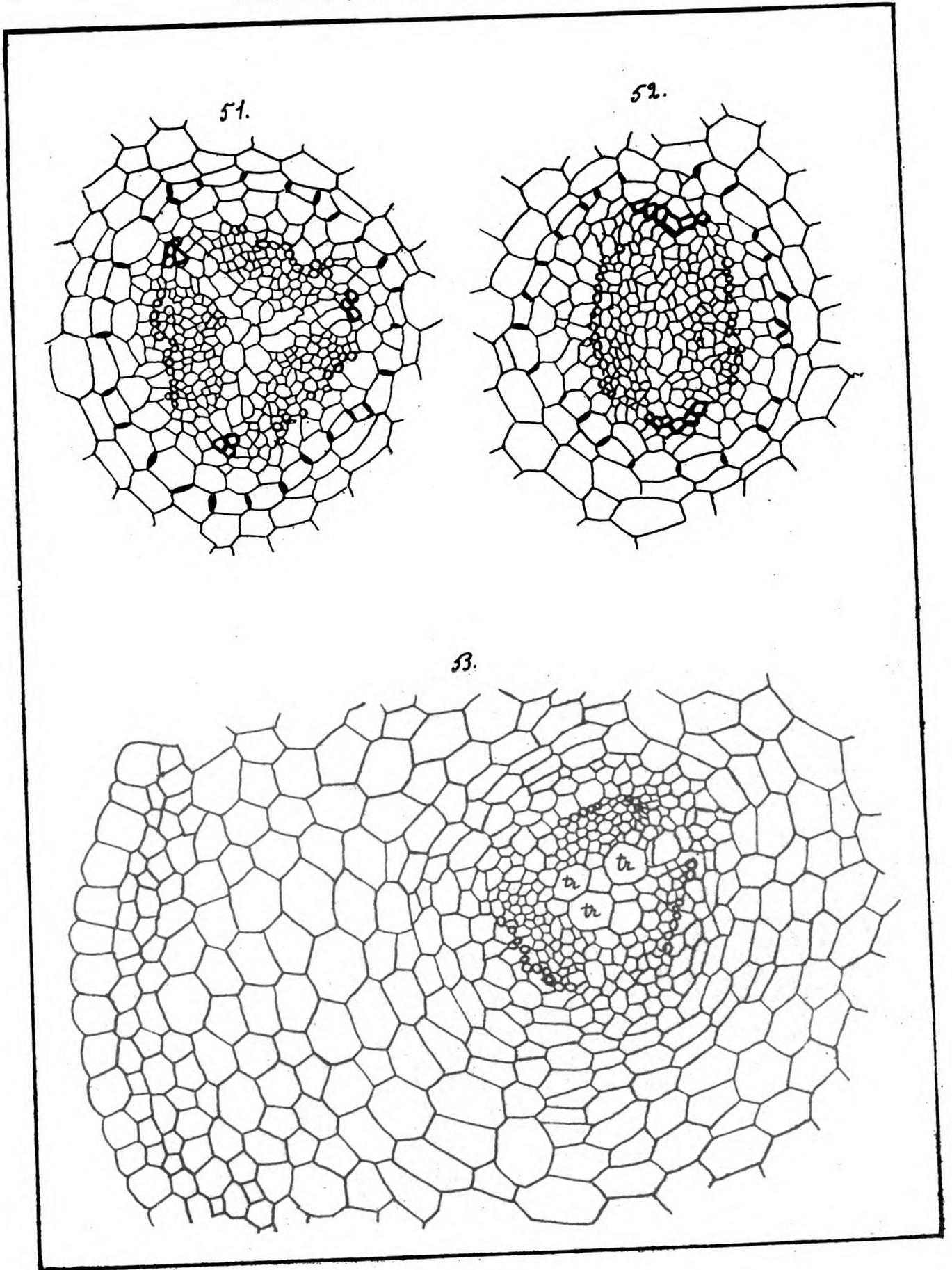


Fig. 51 - 53. *Todea barbara*, Querschnitte durch junge Wurzeln (1 x 6).

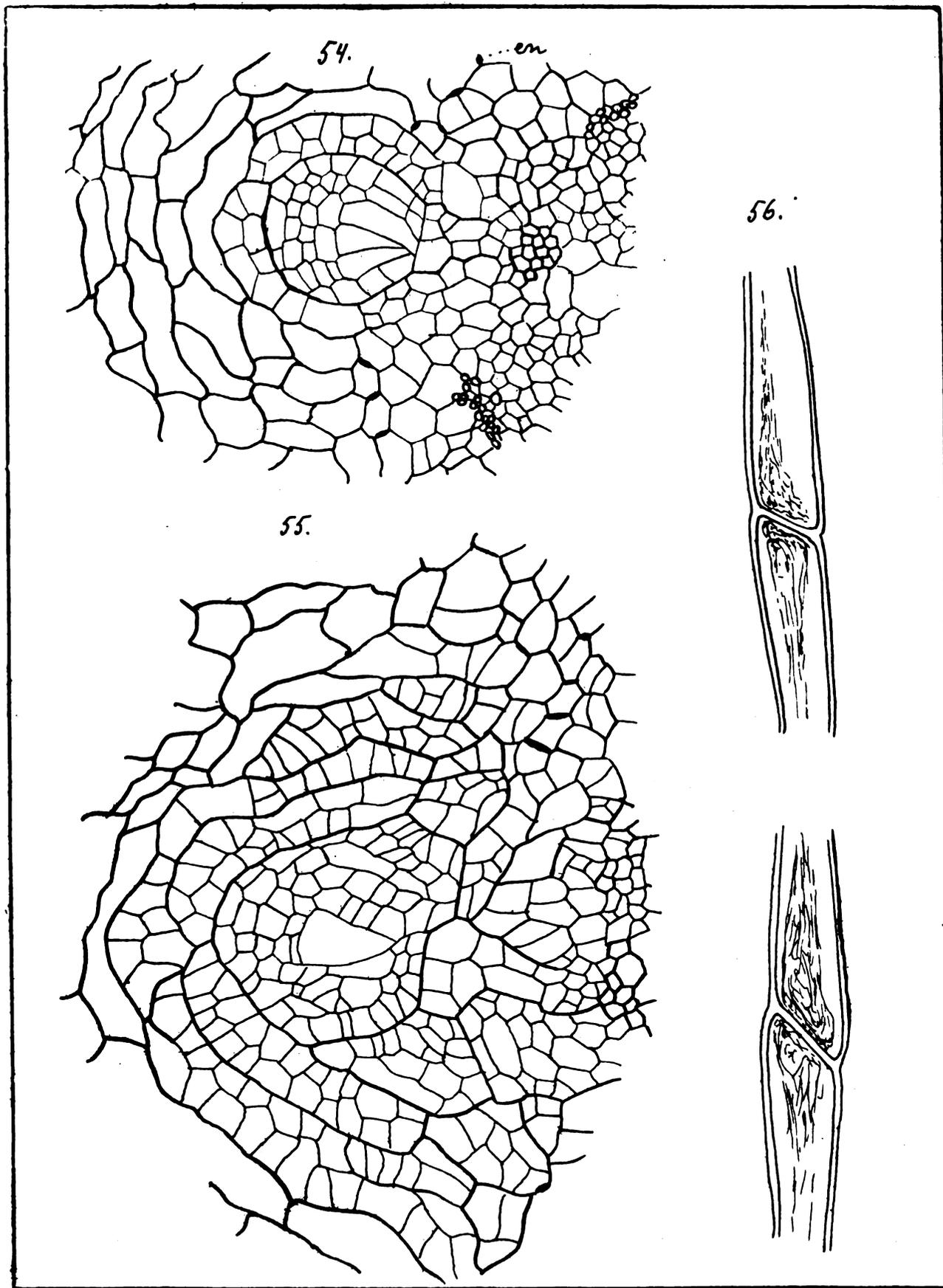


Fig. 54 - 55. *Todea barbara*, Nebenwurzeln (3 x 4); Fig. 56. *Todea barbara* Siebröhren (3 x 9).

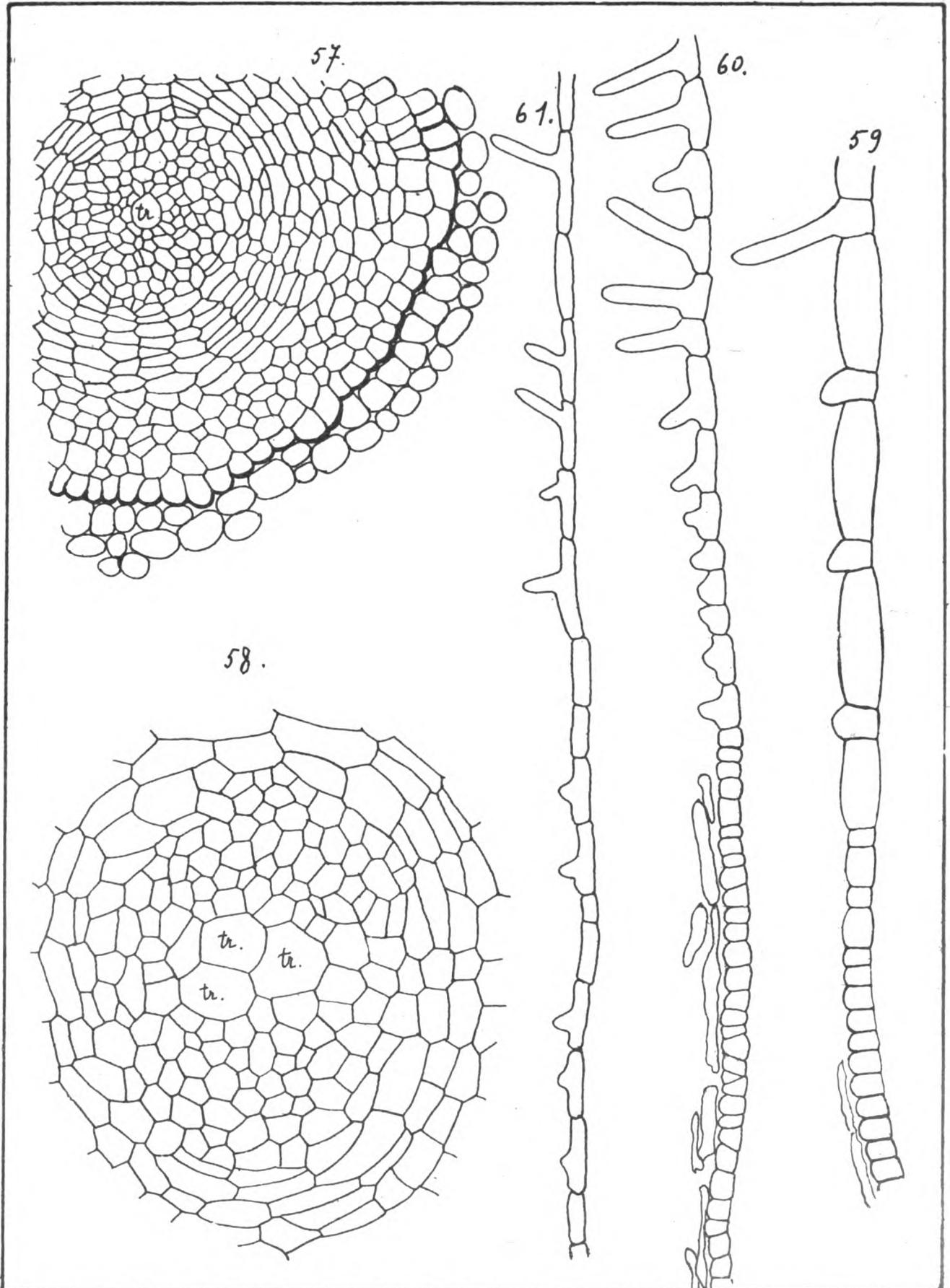


Fig. 57. *Todea barbara*, Querschnitt durch junge Wurzel (3 x 6); 58. *Todea barbara*, Querschnitt durch junge Wurzel (x 6); 59. *Aneimia rotundifolia*, Epidermis mit Wurzelhaaren (1 x 4); 60. *Todea barbara*, Epidermis mit Wurzelhaaren (1 x 4); 61. *Osmunda regalis*, Epidermis mit Wurzelhaaren (1 x 4).

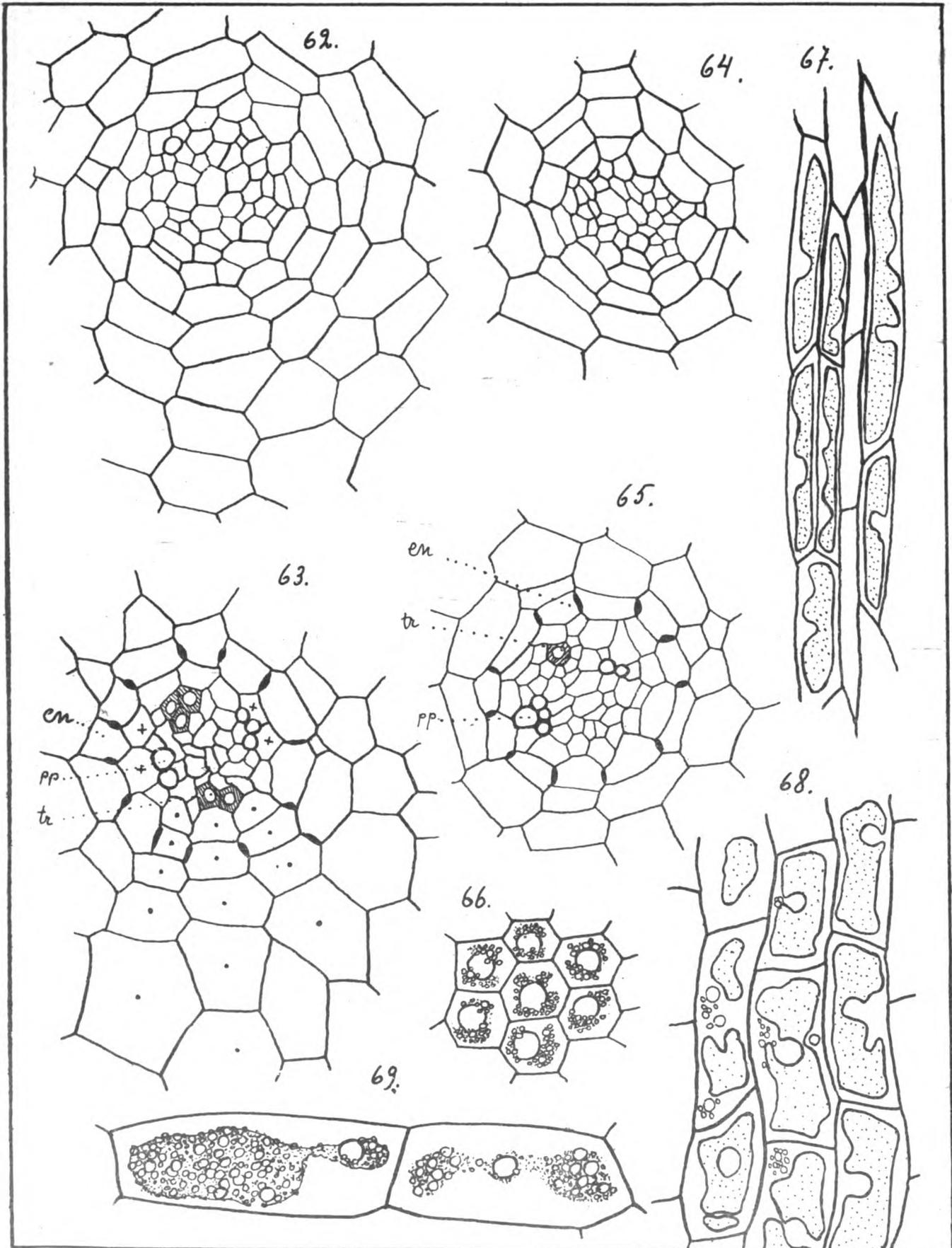


Fig. 62 - 65. *Osmunda regalis*, Querschnitte durch junge Wurzeln (4 x 6); 66 *Todea barbara*, Gerbstoffhaltige Zellen aus dem Meristem (3 x 6); 67. *Todea barbara* Gerbstoffhaltige Zellen aus den Geleitzellen (3 x 6); 68. *Todea barbara*. Gerbstoffhaltige Zellen aus dem Pericambium (3 x 6); 69. Gerbstoffhaltige Zellen aus der Rinde (3 x 6).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Weinreich Regina

Artikel/Article: [Bau und Entwicklung der Wurzeln bei den Osmundaceen in Hinsicht auf ihre systematische Stellung 5-58](#)