

# Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. Von ALEXANDER SCHMIDT (Leipzig).

## EINLEITUNG.

Unsere gegenwärtige Kenntnis vom Wesen des phanerogamen Spross-Vegetationspunktes hat durch die experimentelle Erzeugung und die eingehende Analyse bereits seit längerer Zeit bekannter Periklinal-Chimären eine wesentliche Erweiterung erfahren. Wir wissen durch die Untersuchungen BAURs, BUDERs, WINKLERs u. a., dass im symbiontischen Vegetationspunkt artfremde Gewebeteile unter Beibehaltung der spezifischen Zell-Charaktere zu einem physiologisch einheitlich wirkenden Organismus zusammentreten (BUDER 5, 19).

Auch in formativer Hinsicht besteht dieses harmonische Zusammenwirken. Die Formbildung, die am einheitlichen Vegetationspunkt durch weitestgehende Wachstumskorrelationen beherrscht ist, wird auch am heteroplastischen Vegetationspunkt durch den regulatorischen Einfluss entsprechender Korrelationen einheitlich bestimmt. In jeder Zelle gelangen von den vielen in ihr ruhenden Potenzen gerade die zur Ausbildung, die ihrer jeweiligen Lage im Pfropfsystem angemessen sind (BUDER 5, 3).

Im allgemeinen besitzen die Periklinalchimären grosse Wuchsbeständigkeit. Die Erklärung dieser Tatsache stösst bei haplochlamyden Formen auf keine Schwierigkeit. Bei diplochlamyden muss sie, wie BUDER (4, 70) postuliert, durch einen ganz bestimmten Modus in der Bildung der Achselknospen bedingt sein.

Eine entwicklungsgeschichtlich exakte Untersuchung dieser Vorgänge ist bisher nicht erfolgt, erscheint aber infolge ihrer Bedeutung sehr erwünscht. Sie legt eine erneute Untersuchung der Achselsprossbildung bei den Phanerogamen überhaupt nahe, um ein möglichst umfangreiches, auf einheitlicher Grundlage geordnetes Tatsachenmaterial zu gewinnen.

Abgesehen von einer Reihe kürzerer Mitteilungen <sup>1)</sup>, die meist in anderen Zusammenhängen gelegentliche Beobachtungen über die Achselknospen-Bildung bei dieser und jener Gattung oder Art enthalten, verdienen nur die beiden umfangreichen Arbeiten von WARMING (49) und KOCH (20) besondere Beachtung.

WARMING bekennt sich zu HANSTEINs Histogen-Theorie (49, 3) und hat die Achselsprossbildung in der floralen Region bevorzugt. KOCH kommt in kritischer Weise zur Ablehnung der HANSTEINschen Anschauungen (20, 400 ff). Seine Ergebnisse beziehen sich ausschliesslich auf die Entstehung vegetativer Achselsprosse.

HANSTEINs Mitteilungen über die Achselspross-Bildung sind nur ganz allgemein gehalten. Nach ihm entsteht der Achselspross aus einer Zellgruppe unter der Epidermis, die in erneute Vermehrung eintritt (12, 122). Dieser Vorgang der Wiederbelebung der Zellteilung (12, 121) betrifft (im Gegensatz zur Blattbildung, die in einer mehr peripheren, aber nicht oberflächlichen Zellschicht einsetzt, 12, 123) tiefer liegende Zellen (12, 123). Trotz diesem Unterschied sieht HANSTEIN in der Blatt- und Achselspross-Bildung Prozesse, die in ihren primären Phasen übereinstimmend verlaufen. Er bezeichnet infolge dessen den Meristem-Komplex,

1) Ich nenne die Arbeiten von N.J.C. MÜLLER (24), PRINGSHEIM (27), SCHACHT (32, 33), HANSTEIN (12, 13), HAGEN (11), HIERONYMUS (15), PEDERSEN (26), REINKE (27), ROHRBACH (28), VOECHTING (46 - 48), KOCH (19), SCHMITZ (34), KARSTEN (18), FAMINTZIN (6), BERTHOLD (3), SCHOUTE (35), HERRIG (14) und BUDER (4, 5). Vergleiche ausserdem die Lehrbücher von HOPFMEISTER (16), SACHS (30, 31), De BARY (2), GOEBEL (8, 9), PAX (25), Van TIEGHEM (45), WETTSTEIN (53), JOST (17), WARMING-JOHANNSEN (51) und STRASBURGER (42 - 44).

der ebenso wohl noch Blatt wie Achselspross werden kann, als Epiblasten (12, 129)

Nach WARMING sind es im allgemeinen Zellen der d r i t t e n und v i e r t e n Periblemschicht, "qui commencent le travail par des ségmentations tangentielles et dirigées dans tous les sens" (47, XVI). Nur an Vegetationspunkten mit schwächerem Schichtenverband erfolgen die einleitenden Zellteilungen auch in der ersten Periblemschicht. Im allgemeinen bezeichnet er auf Grund mehr beiläufiger Beobachtungen bei *Medicago sativa* die erste (49, 45), bei *Doronicum macrophyllum* (49, 36), *Melilotus officinalis* (49, 44), *Ribes sanguineum* (49, 55) und *Delphinium consolida* (49, 57) die zweite und für *Anthemis* (49, 38) die zweite oder dritte Periblemschicht als diejenige Lage, in der die Zellteilungen bei der Achselspross-Bildung beginnen. An anderer Stelle (50, 232) macht der Verfasser jedoch nachdrücklich darauf aufmerksam, dass die Erforschung dieser Vorgänge neuer eingehender Untersuchungen bedarf.

Nach KOCH gehen die Achselsprosse in der Regel aus embryonalem Gewebe hervor, das mit dem Vegetationspunkt n i c h t mehr zusammenhängt (20, 403). Innerhalb des Neubildungs-Herdes finden wir die ersten Zellteilungen in der z w e i t e n Schicht von aussen <sup>1)</sup> auftreten. Sie greifen nachträglich auf die folgenden Schichten über.

Genauere auf Einzelheiten eingehende Angaben anderer Autoren finden sich nur selten. HABERLANDT nimmt für *Ceratophyllum demersum* eine einzige Zelle der zweiten Periblemschicht, von der die Teilungen für die Sprossanlage nach Art der Tätigkeit einer Scheitelzelle ausgehen. Für *Laburnum Adami* und seine Pfropfsymbionten berichtet BUDER (4, 71) von periklinen Teilungen der subepidermalen Schicht.

Solcher gelegentlicher Notizen liessen sich an der Hand der einschlägigen Literatur noch eine ganze Reihe aufzählen. Die hier angeführten Daten zeigen jedoch bereits, dass sich die Achselspross-Bildung entweder tatsächlich verschiedenartig vollzieht, oder dass die stark voneinander abweichenden Angaben der verschiedenen Forscher nicht alle zutreffen können.

Derartige Widersprüche ergeben sich folgerichtig auch, wenn wir uns nunmehr der Histogenese des Achselspross-Meristems zuwenden.

Bezüglich der Aussenschicht, des Dermatogens HANSTEINS, besteht bei allen Autoren, wie zu erwarten ist, vollständige Übereinstimmung. Nicht so für das übrige Gewebe des sekundären Vegetationspunktes, das Periblem und Plerom HANSTEINS. Nach WARMING ist das Plerom des primären Vegetationspunktes an der Achselsprossbildung n i c h t beteiligt. "C'est le périlème seul qui exécute tout le travail" (47, XVI). Zu derselben Ansicht gelangen De BARY (2, 9), GOEBEL (8, 140) und SCHOUTE (34, 33 ff). Erst in einer späteren Phase der Achselspross-Entwicklung tritt eine Differenzierung der vom Dermatogen umschlossenen, histogenetisch einheitlichen Meristemmasse in Periblem und Plerom des jungen Achselsprosses ein. Demnach würden also die Gewebeschichten des neuen Organs nicht aus den übereinstimmenden Geweben des tragenden Organs gebildet (34, 33 und 8, 141).

Nach KOCHs Beobachtungen werden anschliessend an die primären Zellteilungsprozesse tiefer liegende Gewebeteile des Internodiums, die bereits in der Umbildung zu Rindenparenchym stehen, nach und nach in den Neubildungs-herd einbezogen. Die Gliederung des Sprossmeristems vollzieht sich z.B. bei *Syringa vulgaris* nach seinen Feststellungen in der Weise, dass ein vierschichtiger Gewebemantel und ein Gewebekern vorhanden ist. Der Mantel besteht aus Derivaten der 3 Aussenschichten, der Kern aus Elementen der ursprünglich dritten Schicht und den nachträglich in die Neubildung einbezogenen Zellen des Rindenparenchyms (20, 404).

Für die Kontinuität aller Histogene sprechen einwandfrei die Ergebnisse KARSTENS (18, Tafel II, Fig. 54) und HERRIGs (14, 17 und 36). Sie betreffen jedoch ausschliesslich Objekte, bei denen der Schichtenbau des Vegetationspunktes nur

1) KOCH unterscheidet nicht Dermatogen und Periblem. In seinem Text numeriert er die Schichten des Vegetationspunktes von aussen nach innen fortlaufend durch. Dermatogen = 1. Schicht, Periblem 1 = 2. Schicht, Periblem 2. = 3. Schicht u.s.w. In den Abbildungen ist hingegen die zweite Schicht mit "1", die dritte mit "2", die vierte mit "3" bezeichnet.

schwach entwickelt ist (*Elodea densa*, *E. canadensis*, *Galium rubrioides*), alles Arten mit zwei Aussenschichten einschliesslich der Epidermis. Wie sich jedoch die Histogenese eines Achselsprosses an Vegetationspunkten mit zahlreicheren Schichten vollzieht, lässt sich natürlich aus jenen Beobachtungen nicht ableiten.

Die Anregung zu den Untersuchungen, über die in dieser Arbeit berichtet wird, empfing ich durch Herrn Prof. Dr. BUDER. Die Arbeit entstand im Institut des Herrn Geheimerat PFEFFER. Sie wurde im April 1914 begonnen, musste Anfang August 1914 infolge Ausbruchs des Krieges bis Anfang 1919 eingestellt werden und konnte infolge anderweiter Gründe erst im Januar 1920 wieder aufgenommen und im Juli 1920 zu Ende geführt werden. Sie wurde im März 1921 als Dissertation angenommen, ihre Drucklegung verzögerte sich aber aus mancherlei äusseren Gründen. Leider war es mir nicht möglich, die inzwischen erschienene Literatur nachträglich zu berücksichtigen. Herr Geheimerat PFEFFER erlebte den Abschluss der Untersuchungen nicht mehr. In ihren Anfängen verfolgte er sie mit regem Interesse, obwohl fast sein ganzes Leben mit der Erforschung physiologischer Probleme ausgefüllt war. Aus der Erinnerung an seine Untersuchungen über den *Selaginella*-Scheitel empfing ich manchen wertvollen Hinweis und Ratschlag. Ich ergreife in wehmütvoller Erinnerung diese letzte Gelegenheit, für die Förderung, die er meinen Bestrebungen angedeihen liess, zu danken. Herrn Prof. BUDER danke ich für vielseitige Anregungen und wohlwollendes Entgegenkommen bei der Fortführung und dem Abschluss der Untersuchungen. Desgleichen gilt mein Dank den beiden Assistenten des botanischen Instituts, Herrn Dr. STARK und Herrn Dr. GOTTFRIED MÜLLER, dem letzteren besonders für manche mühevoll technische Beratung und praktische Hilfeleistung.

#### MATERIAL UND METHODE DER UNTERSUCHUNGEN.

##### 1. AUSWAHL UND VORBEHANDLUNG DER UNTERSUCHUNGSOBJEKTE.

Das Untersuchungsmaterial entstammte dem Botanischen Garten der Universität Leipzig und wurde z.T. im Mai bis Juli 1914, z.T. im März - April 1920 gesammelt und fixiert. Es umfasste Vertreter folgender Familien:

- a. *Oleaceae* (*Syringa vulgaris* L., *Ligustrum Iboia* S. et Z., *Forsythia suspensa* Vahl.),
- b. *Caprifoliaceae* (*Sambucus nigra* L., *Samb. racemosa* L., *Lonicera japonica* Thunbg., *Lon. iberica* Marsh.),
- c. *Saxifragaceae* (*Deutzia crenata* S. et Z.),
- d. *Scrophulariaceae* (*Scrophularia nodosa* L., *Veronica speciosa* Cunn., *Ver. myrtifolia* Sm. syn. *macrocarpa* Vahl.),
- e. *Elaeagnaceae* (*Elaeagnus longipes* A. Gr.),
- f. *Apocynaceae* (*Tinca minor* L.),
- g. *Myrtaceae* (*Melaleuca myrtifolia* Sm.),
- h. *Papilionaceae* (*Laburnum vulgare* Griseb., *Cytisus purpureus* Scop., *Laburnum Adami* Kirchn.),
- i. *Rosaceae* (*Crataegus monogyna* Jacq., *Mespilus germanica* L.),
- k. *Labiatae* (*Stachys rectus* L., *Nepeta grandiflora* M.B., *Nepeta macrantha* Fisch.).

Davon erfuhren die durch Unterstreichung hervorgehobenen Arten eine genauere Untersuchung, während ich mich bei den übrigen Objekten mit der Beobachtung zufällig aufgefunderner Entwicklungsstadien begnügte. In der nachfolgenden Schilderung werde ich mich in der Hauptsache auf die genauer studierten Objekte beschränken.

Für die Auswahl der Objekte waren zwei Gesichtspunkte massgebend. Zunächst ein rein biologischer, auf dessen Beachtung bei entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten schon KOCH (20, 385) hinwies. Soll den Ergebnissen allgemeine Bedeutung zuerkannt werden, dann empfiehlt es sich, einjährige und mehrjährige Arten aus den verschiedensten Gattungen und Familien in möglichst gleicher Weise zu berücksichtigen. Der zweite Gesichtspunkt ergab sich aus einer technisch-praktischen Überlegung. Es ist hinreichend bekannt, auf welche Schwierigkeiten eine exakte Beur-

teilung der histologischen Verhältnisse des phanerogamen Vegetationspunktes und der Wachstums- und Zellteilungsprozesse bei der Organanlage von jeher gestossen ist. Ein Teil dieser Schwierigkeiten wird von vornherein vermieden, wenn man die Untersuchungen zunächst auf Pflanzen mit diskussierter Blattstellung beschränkt u. nur solche Objekte auswählt, bei denen die Anlage-Ebenen der Axenorgane während der Entfaltungsbewegungen der Knospenteile durch Torsionen des Internodiums oder des Blattstiemes oder durch kombinierte Wirkung beider Organe nicht verändert werden. Nur solche Pflanzen, die den genannten Bedingungen genügen, ermöglichen eine Kontrolle über die Genauigkeit medianer Längsschnitte, deren Herstellung für die kritisch-exakte Beurteilung der Konstitutionsverhältnisse und Wachstumsprozesse des Vegetationspunktes unbedingte Voraussetzung ist. Auch KOCH und HERRIG haben derartige Objekte bevorzugt.

Von den ausgewählten Objekten wurden Spross-Spitzen nach dem Abschneiden zunächst makroskopisch, weiterhin unter Zuhilfenahme eines Stereo-Mikroskopes bis in die Nähe des Vegetationspunktes entblättert. Dabei wurde festgestellt, wie weit Achselsprosse als kleine Höcker in den Blattachsen zu erkennen sind. Wo dies der Fall ist, sind die primären Differenzierungen der Spross-Anlage, auf deren genauere Feststellung die Untersuchungen abzielten, bereits vollendet. Es ergab sich in fast allen Fällen, dass die Achselspross-Bildung in sehr grosser Nähe d. Vegetationspunktes beginnt, sodass es vorteilhaft ist, beim Fixieren ausschliesslich Spross-Spitzen mit den jüngsten (5 - 7) Blattpaaren zu verwenden.

## 2. FIXIEREN UND HERSTELLEN DER SCHNITTE.

Die in der geschilderten Weise entblätterten Spross-Spitzen wurden sofort in die Fixierungsflüssigkeit (JUEL'sches Gemisch: 2 Teile  $ZCl_2$ , 2 T. Eisessig auf 100 T. Alk. 80%) gebracht und, um das Durchtränken zu beschleunigen, unter einer Wasserstrahl-Luftpumpe von der in allen älteren Gewebeteilen enthaltenen Luft befreit. Den von HERRIG (14, 9) an dieser Fixierungsmethode bemängelten Umstand - starkes Quellen der Membranen - habe ich nicht störend empfunden. Die Quellung ist an sich nicht sehr bedeutend; zudem speichern gequollene Zellwände gewisse spezifische Farbstoffe stets intensiver als wenig oder garnicht gequollene.

Die Fixierungsflüssigkeit wurde nach dem Auspumpen erneuert. In ihr blieben die Objekte in der Regel 24 Stunden liegen, ehe sie in der üblichen Weise über Chloroform in Paraffin von 52° Schmelzpunkt überführt wurden.

Zum Schneiden diente ein MINOT'sches Mikrotom Modell III (ZIMMERMANN-Leipzig). Die Schnitt-Dicke - 7,5 bis 15  $\mu$  - wurde der durchschnittlichen Grösse der Meristemzellen jedes Objektes (cf. Tabelle I) angepasst. Durch diese Massnahme erreichte ich, dass meistens nur eine einzige Zellenlage vom Vegetationspunkt abgehoben wurde.

Besondere Sorgfalt erforderte die Orientierung der in Paraffin eingebetteten Spross-Spitzen am Mikrotom. Die Paraffinblöcke wurden zu diesem Zwecke mit einer einfachen Spiegelvorrichtung, die am Mikrotom unterhalb des Messers nach unten anklappbar montiert war, durchleuchtet. Die Spross-Spitzen waren bei der Einbettung gut durchscheinend geworden, sodass zum Durchleuchten helles Tageslicht ge-

=====  
Tab. I. Grösse meristematischer Zellen in  $\mu$ .

Untersuchungsobj.	Antikline Wände	Perikline Wände	Transversale Wände
<i>Syringa vulgaris</i>	7 - 15	4 - 12	6 - 12
<i>Veronica speciosa</i>	4 - 6	6 - 10	9 - 12
<i>Veronica myrtifol.</i>	8 - 12	7 - 12	6 - 10
<i>Vinca minor</i>	8 - 10	4 - 7	5 - 8
<i>Scrophularia nodosa</i>	8 - 13	6 - 9	7 - 11
<i>Melaleuca myrtif.</i>	5 - 8	3 - 7	4 - 10

=====

nigte. So wird es möglich, jüngere Blattanlagen zu erkennen und das Objekt im Paraffinblock so einzustellen, dass die Schneide des Mikrotom-Messers mit der Berührungslinie der Blattoberseiten jüngster Blattanlagen parallel verlief (Fig. 1).

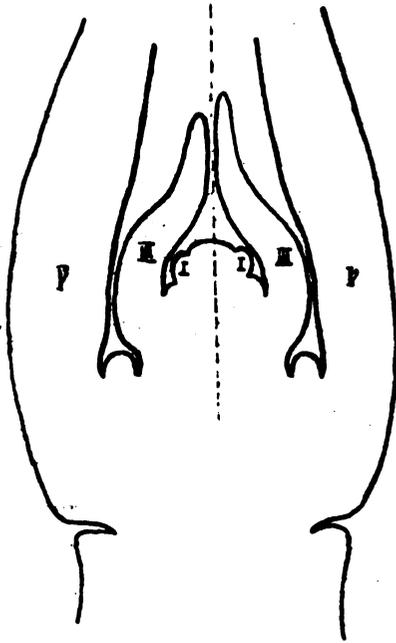


Fig. 1. Zur Veranschaulichung der Fein-Orientierung.

Bei Pflanzen mit spiraliger Anordnung der Axenorgane ist eine Orientierung in der angegebenen Weise nicht möglich, da es an den hierzu erforderlichen Stellmarken am Objekt fehlt. Ältere Blattbildungen für diesen Zweck zu benutzen, empfiehlt sich nicht. Die Insertion des jüngsten Blattes über dem ältesten desselben Zyklus ist infolge fast stets vorhandener Abweichungen vom theoretischen Blattstellungs-Winkel nie so genau, dass nach der Einstellung auf die Mediane des letzteren auch das erstere in der beabsichtigten Weise median getroffen würde. Diese Objekte, deren eingehendes Studium nicht im Plane dieser Arbeit lag, wurden mit dem Rasiermesser geschnitten und die Schnitte mit aufhellenden Reagentien (Glycerin, Kalilauge) behandelt.

### 3. FÄRZEN DER SCHNITTE.

Mit den gebräuchlichen botanischen Färbemitteln (SIEBEN, 41, p. 54 - 66) gelang es nach meinen Erfahrungen nicht, die zarten Membranen der Urmeristemzellen mit Farbstoffen stark zu imprägnieren. Den besten Erfolg erzielte ich mit einer in der zoologischen Färbetechnik verwendeten Hämatoxylinfärbung nach HANSEN (Zool. Anzeiger nr. 473). Schon

### 4. ZEICHNEN DER SCHNITTE. KOMBINATION VON LÄNGS- U. QUERSCHNITTSERIEN.

ein kurzes Verweilen in dem Farbgemisch (3 bis 5 Min.) genügt, um die jungen Zellwände, besonders stark die älteren, intensiv blauviolett zu färben. Das Cytoplasma erhält nur einen schwach bläulichen Farbton. Kerne und Teilungsfiguren 1) werden gut gefärbt, ein Umstand, der für die Erkennung von Wachstumsprozessen von besonderem Werte ist. Aus diesem Grunde empfiehlt es sich auch nicht, den protoplasmatischen Inhalt der Zellen mit Eau de Javelle zu entfernen, wie das SCHOUTE (35, 65) für seine Zwecke getan hat. Nach dieser Mazeration ist die Entscheidung einer Anzahl wichtiger Fragen ganz unmöglich. Für deren Beantwortung sind unverletzte Zellenverbände, die selbst durch die Fixierung nicht deformiert sein dürfen, unbedingt erforderlich.

Zum Zeichnen wurde der nach Angaben von EDINGER von der Firma E. LEITZ konstruierte Zeihen- und Projektionsapparat VII (22) benützt, der es ermöglicht, das Projektionsbild unmittelbar auf der Zeichenfläche mit Bleistift nachzuziehen. Durch Einschaltung eines Umkehrprismas zwischen Okular und Zeichenebene wurde Spitzenübereinstimmung des Präparates und der Zeichnung erzielt. Die gefärbten Schnitte wurden durch die intensive, längere Zeit währende Belichtung stark gebleicht. Diesem Übelstande liesse sich in Zukunft vielleicht durch die Verwendung von Lichtfiltern geeigneter Art begegnen. Die Vergrößerungen waren mit Objektiv 3 (LEITZ) und Wasserimmersion J (ZEISS), Okularen I und III (LEITZ) unter Berücksichtigung der Entfernung des Objektisches von der Zeichenebene eine 44-, 73-, 450- und 740-fache mit Okularen, eine 26- und 140-fache ohne Okulare.

Von jeder Objektserie wurden zunächst genaue Umrisszeichnungen bei schwachen Vergrößerungen (26- und 44-fach) angefertigt. Das erwies sich für den Ein-

1) Für feinste zytologische Details ist die Färbung weniger geeignet doch kam es darauf in unserm Zusammenhange natürlich nicht an.

blick in die topographischen Verhältnisse des Vegetationspunktes als recht vorteilhaft und erleichterte ausserdem die sichere Bestimmung des medianen Längsschnittes. Von diesem und den Nachbarschnitten wurden sodann bei stärkerer Vergrösserung (450- und 740-fach) genaue Zellnetzbilder entworfen und an der Hand dieser Zeichnungen unter stetem Vergleich mit dem Präparate alle Beobachtungen über den Formwechsel des Vegetationspunktes, die Konstitution des Urmeristems u. die Wachstums- und Organbildungsprozesse innerhalb desselben ausgeführt.

Um zu einer räumlichen Vorstellung dieser Verhältnisse zu gelangen, war die Kombination von Längs- und Querschnitt-Serien notwendig. Hierfür sind Vegetationspunkte mit gleichen Entwicklungszuständen unbedingte Voraussetzung. Diese Übereinstimmung wurde bei jedem Objekt durch Messung der Scheitelfläche - ihres Grundrisses und ihrer Höhe - und der jüngsten Blattpaare - der Höhe der Blattspitzen über der Insertionsbasis - ermittelt. Die Messungen wurden teils unter dem Mikroskop und dem Zeichenapparat, teils an den Zeichnungen ausgeführt. Die Kombination erfolgte in der Weise, dass Zeichnungen medianer Längsschnitte durch ein System paralleler horizontaler Linien in einem Abstand, welcher der Schnittstärke der Querschnittsserie entsprach, in "Querschnitte" zerlegt und die Gewebeteile zwischen zwei Horizontalen mit den in der Medianebene gelegenen Partien wirklicher Querschnitte oder anderer zu kombinierender Gewebekomplexe verglichen wurden. Ausser SCHOUTE (35) scheint bisher niemand d. Versuch einer solchen Kombination von Längs- und Querschnitten zur Entscheidung histologischer und entwicklungsgeschichtlicher Fragen unternommen zu haben.

## UNTERSUCHUNGEN.

### 1. VORBEMERKUNG.

Bei den Diskussionen über den Aufbau des Spross-Vegetationspunktes <sup>1)</sup> wird von ihm gewöhnlich in einer Weise gesprochen, als wäre seine Ausgestaltung bei einer gegebenen Art stets die gleiche. Namentlich in zusammenfassender, Lehrbuchmässiger Darstellung wird kaum dem Umstande Rechnung getragen, dass ein und derselbe Vegetationspunkt in verschiedenen Stadien seiner Entwicklung, z. B. vor und nach der Anlage des jüngsten Blattpaares, nicht nur in seinen Umrissen, sondern auch hinsichtlich der Zell-Architektonik ganz verschiedene Bilder liefern kann. Es ist dies einigermassen überraschend, da eine vorurteilslose Erwägung schon von vorn herein mit solchen Möglichkeiten rechnen muss und manche Autoren, z. B. schon KOCH (30, 390) ganz ausdrücklich auf diese Verschiedenheiten aufmerksam gemacht haben. Ein beliebig herausgegriffener Medianschnitt gibt nur Aufschluss über den Bau des Vegetationspunktes in einem bestimmten Entwicklungsstadium. Eine Einsicht in den Wachstumsmodus kann hingegen erst aufgrund des Vergleichs einer ganzen Reihe verschiedener Entwicklungsstadien gewonnen werden.

Einen zuverlässigen Masstab für die richtige Serierung der Entwicklungszustände bietet die jeweilige Ausbildung der Scheitelfläche. Bald ist sie grösser, bald kleiner; in dem einen Objekt erscheint sie flach ausgebreitet, in einem andern stärker oder schwächer gewölbt. Ihr Umfang sinkt jedoch nicht unter ein bestimmtes Minimum und übersteigt ebenso wenig ein bestimmtes Maximum. Ich bezeichne diesen beiden charakteristischsten, durch minimale und maximale Entwicklung des Urmeristems verursachten Formen der Scheitelfläche als die *Minimalfläche* und die *Maximalfläche* des Vegetationspunktes. Die Minimalfläche besteht nach, die Maximalfläche vor der Anlage eines neuen Blattpaares. Innerhalb dieser beiden Grenzwerte der Scheitelflächen-Entwicklung erfolgt durch das Wachstum des Urmeristems ein kontinuierlicher Übergang der Minimalfläche in die Maximalfläche. Diese und die hierbei auftretenden Scheitelflächen-

1) Mit GOEBEL (8, 176 ff) verstehe ich unter dem Vegetationspunkt das gesamte Urmeristem der Spross-Spitze. Vergl. auch in diesem Sinne Van TIEGHEM (45, 590) und KOCH (20, 402). Über andere Definitionen siehe WARMING (49, I) und SCHOUTE (35, 14).

Formen kehren während des Wachstums des Vegetationspunktes in bestimmten Zeiträumen, für die ASKENASY (1, 8) <sup>1)</sup> in anderem Zusammenhange die Bezeichnung Plastochron vorgeschlagen hat, periodisch wieder. Eine lückenlose Serie entwicklungsgehistorisch aufeinander folgender Scheitelflächen-Formen veranschaulicht zugleich den Formwechsel des Vegetationspunktes in seinen aufeinander folgenden Phasen.

Der Formwechsel des Vegetationspunktes, den ASKNEASY (1), WESTERMAIER (52) u. in letzter Zeit besonders eingehend SCHÜEPP (36 - 39) untersucht haben, ist bei Pflanzen mit dekussierter Blattstellung exakt messbar. Hierzu genügen Messungen des Grundrisses und der Höhe der Scheitelfläche. Als *H ö h e* der Scheitelfläche bezeichne ich ihre höchste Erhebung über der Verbindungslinie der Insertions-Mittelpunkte des jüngsten bzw. zweitjüngsten Blattpaars. Sie ist in medianen Längsschnitten stets unmittelbar und genau messbar. In Querschnitts-Serien wird sie durch Abzählen der Schnitte, in welche die Scheitelfläche zerlegt ist, in ziemlicher Annäherung bestimmt. Der Grundriss der Scheitelfläche, meistens rechteckig oder elliptisch, ist durch die Mittelpunkte der Blattbasen der beiden jüngsten Blattpaare eindeutig bestimmt. Ihre Entfernung voneinander entspricht den Seiten des rechteckigen bzw. den beiden Axen des elliptischen Grundrisses. Diese bezeichne ich im Text fernerhin einheitlich als die *K u r z s e i t e n* und die *L a n g s e i t e n* der *S c h e i t e l f l ä c h e*. An den jeweiligen Kurzseiten sind die jüngsten Blätter, an den Langseiten die zweitjüngsten Blätter inseriert.

Die absolute Grösse der Minimal- und Maximalfläche lässt sich nur durch Beobachtung einer sehr grossen Anzahl <sup>2)</sup> von Vegetationspunkten ermitteln. Ihre Feststellung lag nicht im Rahmen meiner Untersuchungen. Die von mir in dieser Hinsicht mitgeteilten Zahlen haben infolge dessen keine absolute Giltigkeit. Sie stehen jedoch in meinem Untersuchungsmaterial dem Minimum und dem Maximum der Scheitelflächen-Entwicklung am nächsten.

Für die Erkenntnis der Architektur phanerogamer Spross-Scheitel ist bekanntlich die Lehre HANSTEINs von fundamentaler Bedeutung geworden. Er wies die Irrealität der zuvor z. T. vergeblich gesuchten, z. T. angeblich gefundenen Scheitelle nach und setzte an ihre Stelle ein System dreier, mit selbständigen Initialen wachsender Histogene. Im Dermatogen und Periblem - hier wenigstens in der Mitte des Scheitels - sind die Zellen in reinen Zellschichten angeordnet. Sie teilen sich zunächst nur durch Wände, die zur Flächenerstreckung der Schicht senkrecht stehen, sodass sie sich zwar nach unten hin vergrössert, aber wenigstens im oberen Scheitelteile nicht mehrschichtig wird. Diese konzentrischen Schichten umschliessen einen zentralen Strang, das Plerom, das im Gegensatz zu ihnen eine unregelmässige Teilung und Lagerung der Elemente aufweist.

Die Unterscheidung von Dermatogen, Periblem und Plerom bezieht HANSTEIN aber nicht nur auf die unmittelbare Topographie des eigentlichen Urmeristems. *V i e* mehr sollen die drei Termini zugleich ganz bestimmte *e n t w i c k l u n g s g e s c h i c h t l i c h e* Momente zum Ausdruck bringen. HANSTEIN lässt nämlich aus dem Dermatogen die Epidermis, aus dem Periblem die primäre Rinde, aus dem Plerom Gefässbündel und Mark hervorgehen. Sieht man aber von den entwicklungsgehistorischen Beziehungen, die bei HANSTEIN für die Unterscheidung dreier Histogene massgebend sind, fürs erste ganz ab und beurteilt nur die *S t r u k t u r* d. *U r m e r i s t e m s* ohne jede Rücksichtnahme auf später eintretende anatomische Differenzierungen, dann kann man in allen Fällen *z w e i* *S t r u k t u r e l e m e n t e* des Urmeristems unterscheiden: *P e r i p h e r e* *S c h i c h t e n* von konstanter Zahl und *z e n t r a l e* *F ü l l m a s s e*.

Es machte sich im Laufe der Arbeit das Bedürfnis geltend, für diese beiden Begriffe einen kurzen und Missverständnisse ausschliessenden Terminus zu haben.

1) Vergl. auch WESTERMAIER (52, IV) und SCHÜEPP (37, 22). - 2) Zur Entscheidung der Frage, ob und wie stark die Zellen für Maximal- u. Minimalfläche bei der gleichen Spezies variieren, u. ob etwa im Laufe der Ontogenie wesentliche Änderungen eintreten, wäre natürlich eine noch viel grössere Zahl von Schnittserien nötig.

Am nächsten hätte es gelegen, von "Mantel" und "Kern" zu sprechen. Das verbot sich aber aus dem Grunde, weil diese Worte bereits von BUDER in ganz andern Sinne als Termini für den Vegetationspunkt von Periklinalchimären vergeben worden sind (5, 11). Er versteht unter "Mantel" die periphere, unter "Kern" die zentrale Komponente eines heteroplastischen Vegetationspunktes und spricht in diesem Sinne von haplochlamyden und diplochlamyden Periklinalchimären. Da nun überdies in den folgenden Abschnitten auch vom Vegetationspunkt der Periklinalchimären die Rede sein wird, war es, um von vorn herein jede Konfundierung zu vermeiden, nötig, andere Termini für unsere oben unterschiedenen Strukturelemente zu wählen. Ich will den Teil des Urmeristems, der in deutlichen Schichten von konstanter Zahl ausgebildet ist, "T u n i c a", das gesamte übrige Gewebe "C o r p u s" nennen <sup>1)</sup>.

Der Begriff einer Schicht ist hier entwicklungsgeschichtlich im engsten Sinne gefasst als eines einheitlichen Verbandes flächenhaft nebeneinander gelagerten Zellen, an dessen anatomischem Charakter im eigentlichen Scheitelteil des Vegetationspunktes während aller Wachstumsprozesse im allgemeinen nichts geändert wird. Die peripheren Zellen des Corpus schliessen zwar in der Regel auch zu einer "Schicht" zusammen. Namentlich wenn die Tunica-Schichten sehr regelmässig und "glatt" ausgebildet sind, ist es ja schon eine rein mechanische Folge, dass sich ihnen die äussersten Zellen des Corpus ebenfalls schichtmässig anschmiegen. Diese Corpus-Schicht hat aber ihr eigenes, von dem der Tunica-Schichten abweichendes Wachstumsgesetz. Sie wird in regelmässigen Perioden über den ganzen Scheitelteil hin durch perikline Wände aufgespalten.

Die Tunica eines Vegetationspunktes kann gegebenenfalls dem Dermatogen + Periblem HANSTEINs, das Corpus dem Plerom HANSTEINs entsprechen, muss es aber nicht. In manchen Fällen ist die Tunica allein durch das Dermatogen repräsentiert. Von dem Gebrauch der Termini Periblem und Plerom sehe ich in der folgenden Darstellung ganz ab. KOCH (20, 401), De BARY (2, 9), GOEBEL (8, 140) und WARMING (49, III) haben in ihrer Kritik der HANSTEINschen Theorie betont, dass in vielen Vegetationspunkten eine deutliche Sonderung von Periblem und Plerom überhaupt nicht existiert, die Abgrenzung dieser beiden Histogene mithin nicht allgemein gültig gerechtfertigt ist. Zudem ist durch die entwicklungsgeschichtliche Belastung der HANSTEINschen Termini eine weitere Schwierigkeit gegeben. Selbst wenn die histologische Konstellation im Urmeristem es erlaubt, eine Grenze zwischen "Periblem" und "Plerom" anzunehmen, so ist es doch noch sehr fraglich, ob diese Grenze mit der zwischen Rinde und Zentralzylinder immer identisch sein muss. Es sei gleich hier vorweggenommen, dass einige meiner Objekte sich zwanglos der HANSTEINschen Gliederung einfügen, andere aber zweifellos nicht.

Nach diesen begrifflichen Erörterungen wende ich mich nunmehr der Mitteilung meiner Untersuchungs-Ergebnisse zu und beginne mit einem einfachsten Typus.

## 2. *VINCA MINOR.*

Die Scheitelfläche des Vegetationspunktes von *Vinca minor* ist sowohl zwischen dem jüngsten als auch zwischen dem zweitjüngsten Blattpaar gleichmässig gekrümmt, in jener Richtung jedoch schwächer als in dieser. Ihr Grundriss ist elliptisch (Fig. 2), ihre Höhe nur gering, ihre Gestalt in allen Formwechselphasen schwach hügelartig.

Der Formwechsel tritt nur wenig auffällig hervor. Alles nähere hierüber erkennt man aus Tabelle II, Spalte 2 - 4, wo die Zahlen für einige der von mir beobachteten Phasen angegeben sind, und aus der Textfigur 2.

Die von mir beobachtete Minimalfläche hat einen kleinen Ellipsendurchmesser von 0,036 mm, einen grossen von 0,104 mm und eine Höhe von 0,01 mm. Bei einem maximalen Umfang misst der kleine Durchmesser 0,097 mm, der grosse 0,139 mm und

1) Es leuchtet ein, dass "Mantel" und "Kern" im Sinne BUDERs durchaus nicht mit Tunica und Corpus identisch sind. Z.B. kann der Mantel eines gegebenen heteroplastischen Vegetationspunktes einschichtig, seine Tunica mehrschichtig sein etc.

Tab. II. Formwechsel des Vegetationspunktes  
 von *Vinca minor* L.

Objekt- Serie.	Scheitelfläche		Zuwachs %			Höhe des			
	Grundriss		Höhe	Kurz- seite	Lang- seite	1. Blattpaars		2. Blattpaars	
	Kurzseite	Langseite				l. Bl.	r. Bl.	l. Bl.	r. Bl.
1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.		8.	
L II 8	0,063	0,104	0,01	-	7,2	0,071	0,089	0,74	0,76
L I 11	0,065	0,111	0,016	3	7	0,091	0,103	0,52	0,56
Q XII 3	0,069	0,118	0,029	9,5	13,5	0,042	0,040		
L XI 10	0,071	0,125	0,041	13	20	0,012	0,011	0,048	0,045
L IV 12	0,073	0,127	0,018	16	22	0,135	0,142	0,79	0,76
L X 12	0,075	0,128	0,019	19	23	0,008	0,007	0,39	0,37
L III 14	0,097	0,139	0,042	54	33,5	0,098	0,093	0,55	0,57

die Höhe von 0,042 mm.

Das Wachstum beim Übergang der Minimalfläche in die Maximalfläche ist in der Richtung der grossen Ellipsenaxe bedeutender als in der Richtung der kleinen. Ich stellte 54% Zuwachs gegenüber 33,5% fest.

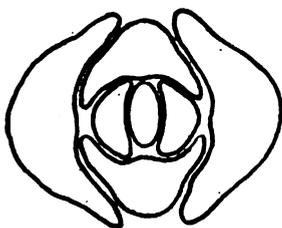


Fig. 2. Quer-  
schnitt durch die  
Scheitelfläche des  
Vegetationspunktes  
von *Vinca minor*.

44 : 1.

Im Stadium minimaler Oberfläche lassen mediane Längsschnitte, welche durch die kleine Axe der Scheitelfläche geführt sind (Abb. 1)<sup>1)</sup> vier regelmässige periphere Schichten erkennen. Sie umhüllen ein zentrales Zellnetz mit unregelmässiger Anordnung der Elemente.

Die 3 äusseren Schichten wachsen mit selbständigen Initialen. Sie sind im eigentlichen Scheitel frei von jeder periklinen Wand. Erst bei der Umbiegung in den Blattgrund ist die 2. und 3. Schicht aufgespalten, während die äusserste - wie immer - auch über dem Blatt einschichtig bleibt. Die Aufspaltung innerhalb des Blattes steht in genetischer Beziehung zur Bildung der Blatt-Lamina und der Blatt-Mittelrippe. Die Teilprodukte der zweiten Schicht werden zu Parenchymzellen, die Derivate der dritten zu den Procambiumsträngen des Blattes.

Die vierte Schicht ist innerhalb des Scheitelteiles in durchgehender Aufspaltung begriffen. In der Abb. 1 kommt sie nur in ganz geringem Umfange zum Ausdruck. Hier ist nur eine einzige, unmittelbar unter dem Scheitel-Mittelpunkt gelegene Zelle periklin geteilt. Die anschliessenden Elemente sind noch nicht (oder schon früher) aufgespalten. Erst unterhalb der Blattachsel ist die Aufspaltung wieder eingetreten. In dem benachbarten Schnitt derselben Serie (Abb. 2) ist innerhalb der Scheitelfläche eine kleine, zentral gelegene Zellgruppe von 3 Zellen noch nicht periklin geteilt. Im übrigen Bereich der Scheitelfläche ist die gesamte Schicht in eine Doppellage aufgespalten. Während also in diesem Stadium die Aufspaltung der 4. Schicht erst beginnt, und zwar an verschiedenen Stellen, ist sie in der nächsten (Abb. 3) schon völlig durchgeführt. Man zählt infolgedessen an d. Peripherie des Vegetationskegels jetzt fünf periklinale Schichten. Von ihnen bleiben in der Folge aber nur die 3 äussersten stets als einfache Lagen erhalten. In der 4. Schicht wiederholt sich die Aufspaltung, und schon vorher wird der schichtenförmige Verband der unter ihr gelegenen Elemente immer undeutlicher. Ihre

1) Die Nummern der "Abbildungen" beziehen sich auf die am Ende der Arbeit reproduzierten Zeichnungen.

Anordnung ist schliesslich ebenso unregelmässig wie in dem nach innen anschliessenden Gewebe, dem sie als einheitliches Zuwachselement aufgelagert sind. Dieses enthält die Initialen des Markes. Die jungen Markzellen sind in deutlichen Vertikalreihen angeordnet. Die Aufspaltung der 4. Schicht erfolgt regelmässig im Anschluss an die Blattbildung. In jedem Plastochron wird sie zu diesem Zeitpunkte wiederholt.

Im Stadium maximaler Oberfläche, deren Besprechung ich einen medianen Längsschnitt parallel der grossen Axe der Scheitelfläche zugrunde lege (Abb. 4), ist ebenfalls ein peripherer, in Schichten geordneter Teil des Urmeristems von einem zentralen Teil mit scharf ausgeprägter Reihenanzordnung der Elemente vorhanden.

Die beiden Aussenschichten zeigen keine wesentlichen Veränderungen. Die Zahl ihrer Zellen ist über doppelt so gross. Dem entspricht die Verbreiterung der Scheitelfläche in der Richtung ihres grossen Durchmessers auf das doppelte Mass (cf. Tabelle II). Im eigentlichen Scheitelteil haben die Zellen dieselbe Grösse wie in der Minimalfläche. In den Randteilen sind sie häufiger antiklin geteilt und infolge dessen schmal geworden.

Die dritte Schicht ist im eigentlichen Scheitelteil frei von jeder periklinen Wand. Ihre Zellen sind hier auch hinsichtlich der Grössenmasse nicht auffällig verändert. In den Randteilen dagegen ist eine Aufspaltung erfolgt. In der Abb. 4 ist sie namentlich an der rechten Hälfte der Scheitelfläche deutlich zu erkennen. Während in der Minimalfläche nur die in den Blattachsen gelegenen Zellen periklin geteilt sind, sind in der Maximalfläche die Zellteilungen gegen die Scheitelmitte hin vorgeschritten und haben diesen Teil der Schicht in eine Doppellage aufgespalten. Im linken Teil der Scheitelfläche ist dieser Vorgang noch nicht so weit vorgeschritten. Hier ist zwischen der Blattachse und dem Scheitel vorläufig nur eine einzige Zelle periklin geteilt. An der gestreckten Form der dazwischen gelegenen Elemente erkennt man jedoch, dass auch sie noch aufspalten werden, sodass schliesslich in den beiden Hälften der Maximalfläche übereinstimmende Strukturverhältnisse bestehen.

Im eigentlichen Scheitelteil der dritten Schicht habe ich in keinem Fall perikline Teilungen beobachtet. Er bleibt stets ungeteilt. Die Initialgruppen der 3 Aussenschichten sind in der Minimalfläche und in der Maximalfläche völlig identisch.

Die vierte Schicht, deren Aufspaltung bereits in der Minimalfläche zum grössten Teil durchgeführt ist, ist in Maximalflächen durchgehend aufgespalten. Wie die Abb. 4 erkennen lässt, beginnt in diesem Entwicklungsstadium die Aufspaltung in den Randteilen der Scheitelfläche bereits zum zweiten Male. An dem durch Kreuzchen bezeichneten Orte links sind einige Zellen der oberen Spalthälfte in perikliner Richtung auffällig gestreckt. Eine Zelle hat sich ausserdem durch eine perikline Wand, eine andere durch eine schräge, aber nicht antikline Wand geteilt. An der entsprechenden Stelle rechts sind diese Vorgänge noch nicht erfolgt. In dem angrenzenden Schnitt derselben Serie kommen diese Veränderungen noch viel charakteristischer zum Ausdruck (Abb. 5). Hier sind die entsprechenden langgestreckten Zellen durch eine bzw. drei Wände in schmale Elemente zerlegt. Der kurze Zellenstrang, der auf diese Weise entstanden ist, scheint mir die erste Andeutung von procambialen Zellen des neuen Internodiums zu sein, von dessen Anlage äusserlich noch gar nichts zu sehen ist. Ich habe ja bereits bemerkt, dass in den drei Aussenschichten an den korrespondierenden Stellen ebenfalls Veränderungen (antikline Teilungen) erfolgt sind, die ich in Beziehung zur Anlage des Internodiums bringe. In gutem Einklang hiermit steht das Auftreten procambialer Differenzierungen in tiefer liegenden Gewebeteilen. Der kurze "Procambiumstrang" in der Abb. 5 geht weiter abwärts, nur getrennt durch einen kleinen Zellenzwickel, unmittelbar in die hohen, schmalen Procambiumstränge des älteren Internodiums über. Ihm sitzt direkt oberhalb der Übergangsstelle der Procambiumstrang des Blattes auf, der, wie oben erwähnt, aus der dritten peripheren Schicht deriviert. Er lässt sich von der Spitze des Blattes ohne Unterbrechung bis weit hinab in das ältere Internodium verfolgen und man gewinnt bei oberflächlicher Betrachtung nicht

den Eindruck, dass an der Entstehung dieses einheitlichen Procambiumstranges Descendenten zweier Meristemschichten teilgenommen haben.

Auch der Beginn der Blattbildung macht sich in der Maximalfläche bereits bemerkbar. Im Randteil der Scheitelfläche (Abb. 5) sind je eine Zelle der zweiten und dritten Schicht periklin geteilt. Wie ich bereits erwähnt habe, sind die beiden genannten Schichten im Blatt aufgespalten, und zwar liefert die dritte Schicht das Gefässbündel des Blattes. Die kleine periklin geteilte Zellgruppe der dritten Schicht in der Abb. 5 enthält die Initialen dieses Procambiumstranges. Sehr schön ist in diesem Zustande zu erkennen, wie sie dem kleinen Procambiumstrang des Internodiums, dessen Anlage vorbereitet wird, an der Spitze aufsitzen. Der gegenseitige Anschluss wird also bereits im Verlaufe der ersten procambialen Differenzierungen herbeigeführt. Wenn man will, kann man sogar die schräge Richtung der periklinen Wand in der Anschlusszelle des Procambiumstranges des jungen Internodiums mit dieser anatomischen Verschmelzung in Beziehung bringen.

Das zentrale Zellnetz zeigt gegenüber der Minimalfläche keine wesentlichen Veränderungen. An seiner Spitze sind die Zellen durchschnittlich etwas kleiner, ein Zeichen, dass vielfach Zellteilung stattgefunden hat. Erst weiter nach innen gehen sie wieder in die charakteristischen Vertikalreihen über, in denen ihre Umbildung zu Markzellen erfolgt.

Im Anschluss an das Stadium der Maximalfläche erfolgt eine Anzahl von Wachstumsprozessen, die mit der weiteren Ausbildung des in der Anlage bereits vorhandenen Internodiums in Zusammenhang stehen. Die Anlage eines medianen Blattpaares ist damit kombiniert. Soweit diese Vorgänge in der Maximalfläche zu erkennen sind, habe ich sie schon genannt (Abb. 4 und 5). Die dort bestehenden Zustände - schmale Zellen im Randteil der 4 Aussenschichten, kleine Elemente im Gipfelteil des zentralen Zellnetzes - deuten auf eine bevorstehende Phase intensiven Streckungswachstums hin. Dieses erfolgt in der Weise, dass die tiefer gelegenen Markzellen zu ganz enormer Grösse heranwachsen, die Markinitialen normales Volumen meristematischer *Vincor*-Zellen annehmen und beide im Verein die 4 Aussenschichten des Meristems unter steiler Aufrichtung ihrer Randteile stark emporwölben (Abb. 6).

Die vierte Schicht wächst von nun an im eigentlichen Scheitelteil zunächst rein antiklin. Infolge dessen tritt sie in der neuen Minimalfläche wieder klar als einschichtige Lage hervor. Die Zellen in ihren Randteilen werden durch die intensive Streckung sehr lang und differenzieren sich immer deutlicher zu typischen Procambiumzellen. Der gesamte Procambiumring des Internodiums ist in diesem Entwicklungsstadium des Vegetationspunktes schon vollständig vorhanden. Oben reicht er - im medianen Längsschnitt (Abb. 6) - bis an die jungen Blatthöcker, d.h. bis an die dritte Schicht des Vegetationspunktes heran. Nach unten endet er in der Nähe der Blattachsel scheinbar blind. In Wirklichkeit erfolgt hier eine Aufgabellung. Die Fortsetzung ist infolge dessen im Medianschnitt nicht mehr zu beobachten.

Die drei Aussenschichten teilen sich während dieser Wachstumsprozesse im eigentlichen Blattscheitel - wie immer - nur antiklin. In ihren Randteilen werden die vorher schmalen, zylindrischen Zellen zu langen, säulenförmigen Elementen umgewandelt. Selbstverständlich finden währenddem auch neue antikline Teilungen statt.

Die dritte Schicht ist im Bereich des jungen Blatthockers und des neuen Internodiums - hier oft mehr als einmal - aufgespalten. Die Initialen des Blatt-Gefässbündels treten jetzt nicht mehr so charakteristisch hervor wie zuvor in der Maximalfläche.

Die zweite Schicht ist in den Blatthöckern zuweilen bereits aufgespalten (nicht in Abb. 6). Im Internodium bleibt sie dagegen stets einschichtig. Nur innerhalb zweier kleiner Zellenkomplexe erfolgt nachträglich ihre Aufspaltung. Sie geht von einer einzigen Zelle aus (Abb. 6) und greift auf die benachbarten und die darunter gelegenen Elemente der dritten Schicht über (Abb. 2). Der ganze Vorgang ähnelt dem der Blattbildung an der Scheitelfläche. Die Folge ist demgemäss auch die Entstehung kleiner Wülste, die den unteren Teil jedes Blatthockers gegen den oberen Teil des Internodiums scharf absetzen. So kommt es zur Ausbildung eines für *Vinca*

*minor* charakteristischen Blattwalles.

Die erste Schicht bleibt während dieser Vorgänge - wie immer - einschichtig.

Am Ende dieser Wachstumsprozesse ist ein histologisch wohl gegliedertes Internodium vorhanden. An ihm erkennt man eine einschichtige Epidermis, eine meist 3-4-schichtige primäre Rinde, die entwicklungsgeschichtlich aus der ungeteilten zweiten Meristemschicht und den Derivaten der aufgespaltenen dritten Meristemschicht hervorgeht, und einen massig entwickelten Zentralzylinder, dessen peripherer Teil in lückenloser Kontinuität mit der mehrmals aufgespaltenen vierten Schicht des Vegetationspunktes steht. Nach oben schliesst es mit der Scheitelfläche ab, die durch den Beginn der Blattbildung auf ihre minimale Ausdehnung reduziert ist.

Fasst man alle Beobachtungen über die histologische Konstitution des Vegetationspunktes von *Vinca minor* zusammen, so kommt man zu dem Resultat, dass bei *Vinca minor* eine klare Gliederung des Urmeristems in Tunica und Corpus besteht. Die Tunica wächst dauernd mit einer Gruppe von 3 selbständigen, übereinander gelagerten Initialen und ist infolge dessen dreischichtig ausgebildet. Die peripheren Zellen des Corpus teilen sich bis zur Anlage eines Blattpaars ebenfalls nur antiklin, was ihre schichtmässige Anordnung zur Folge hat. Bei der Vergrösserung des Urmeristems auf sein maximales Volumen wird diese Schicht in eine Doppellage aufgespalten und die untere Lage dem anschliessenden Corpus-Gewebe als einheitlicher Zuwachs aufgelagert. In der oberen Lage wiederholt sich die Aufspaltung; die peripheren Deszendenten liefern den Procambiumring.

Ist meine Deutung der Abbildungen 4 und 5, was die Ausbildung des Procambiumstranges aus dem Corpus anlangt, richtig, so wäre für dieses Objekt die HANSTEINsche Theorie bestätigt:

Tunica-Schicht I entspringt dem Dermatogen, das nur die Epidermis liefert; darauf folgt ein zweischichtiges Periblem (Tunica-Schicht II und III), das die primäre Rinde liefert, während die Procambiumstränge aus dem Corpus hervorgehen, das hier mit HANSTEINs Plerom zusammenfällt. Mir lag von dem für die Fragen entscheidenden Stadium (Abb. 4 und 5) leider nur eine Schnittserie vor. Ob die Prozesse stets so ablaufen, oder ob die Initialen des Procambium-Stranges auch aus der dritten Tunica-Schicht gebildet werden<sup>1)</sup>, müssen neue, eigens auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen nachweisen.

Ich wende mich nun zur *Achselbildung*. In den Achseln der jüngsten Blätter (Minimalfläche des Vegetationspunktes) sind bereits eigenartige dreieckige Zellenzwickel zu sehen (Abb. 2 und 3). Sie heben sich von dem umliegenden Gewebe zwar nur wenig ab, da eine deutlichere Abgrenzung gegen die Scheitelfläche zunächst nicht vorhanden ist. In Maximalflächen tritt sie dagegen mit zunehmender Schärfe hervor (Abb. 4 und 5). Hier ist sie dadurch verursacht, dass die in der oberen Hälfte der Corpus-Schicht erfolgende neue Aufspaltung den innerhalb der Zwickel gelegenen Schichtteil nicht ergreift. Eine präzise Abgrenzung wird jedoch auch dadurch noch nicht herbeigeführt. Vielmehr stehen auch in Maximalflächen die in Frage stehenden Zellenzwickel mit dem Scheitel-Meristem in kontinuierlichem Zusammenhang.

Gegen das Blatt und nach unten sind sie ziemlich genau durch die Procambiumstränge des Blattes und des Internodiums begrenzt.

Die Entstehung dieser Zellenzwickel ist verursacht durch die Aufspaltung der dritten Tunicaschicht beim Umbiegen in den Blattgrund. Auch entsprechend gelegene Elemente der aufgespaltenen Corpus-Schicht sind an den Zwickelbildungen beteiligt. Die beiden äusseren Tunica-Schichten ziehen stets ungeteilt über sie hinweg. Gerade an ihrer Grenze gegen das Blatt beginnt die Aufspaltung der zweiten Schicht.

Schon infolge rein mechanischer Ursachen gewinnen die in diesen Zwickeln gelegenen Zellen mehr Raum als die benachbarten Elemente. Sie können infolge dessen in antikliner Richtung stärker wachsen als diese, strecken sich stark und teilen sich schliesslich antiklin.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass die genannten Zwickel der Herd der Achsel-

1) Mit einigem Zwang liessen sich unsere Abb. 4 u. 5 auch so deuten.

knospenbildung sind. Es wäre missig, darüber zu streiten, ob man sie bereits als Anlage von Achselknospen oder nur als das Material dazu bezeichnen solle.

In den Achseln des zweiten Blattpaares ist an der Konstitution der Zwickel nichts wesentliches geändert (Abb. 4 und 5).

In den Achseln des dritten Blattpaares haben sie an Umfang bedeutend zugenommen (Abb. 2). Sie sind den langgestreckten, schmalen Procambiumzellen nach innen angelagert. Ihre Abgrenzung ist in dieser Richtung ganz präzis. Nach unten und innen sind sie von grossen Markzellen umschlossen. Nur nach oben, gegen das Internodium, ist eine Abgrenzung weniger ausgeprägt. In histologischer Hinsicht konstatiert man, dass sich innerhalb der Elemente der Tunica nichts wesentliches geändert hat. Die beiden Aussenschichten sind ungeteilt geblieben. Die dritte Tunica-Schicht ist im Internodium ein- bis zweimal aufgespalten. Wahrscheinlich ist dies auch im Zwickel der Fall; dann würde der ganze kleinzellige Komplex von der dritten Tunica-Schicht herrühren. Möglicherweise sind aber seine inneren, unmittelbar an die grossen Markzellen grenzenden Bestandteile Derivate des Corpus. Eine genaue Entscheidung darüber war mir nicht möglich.

In diesem Entwicklungsstadium ist der Verlauf der **H i s t o g e n e s e** des **A c h s e l s p r o s s e s** bereits in den Grundzügen durchgeführt, so dass es möglich ist, die histologischen Beziehungen zwischen dem primären und sekundären Vegetationspunkt nachzuweisen. Die beiden äusseren Schichten verändern auch weiterhin ihre Konstitution nicht. Sie entsprechen entwicklungsgeschichtlich vollständig den beiden äusseren Tunicaschichten des primären Vegetationspunktes. Die obere Spalthälfte der dritten Tunica-Schicht wächst mit selbständiger Initialgruppe weiter und tritt infolge dessen im Achselpross in engste topographische Beziehung zu den beiden Aussenschichten. Sie repräsentiert die dritte Tunica-Schicht des Achselprosses.

Die Achselknospen sind in diesem Entwicklungsstadium noch nicht als kleine Höcker in den Blattachseln sichtbar. Dies steht offenbar in engem Zusammenhang mit der Tatsache, dass bei *Vinca minor* an der Basis der dritten Blätter überhaupt noch keine eigentliche Achselhöhle vorhanden ist. Die Epidermis des Internodiums geht an der Blattbasis in einem scharfen Winkel von  $360^\circ$  in die Epidermis der Blatt-Oberseite über. Beide liegen fast unmittelbar einander auf. Erst im Bereiche der fünften Blätter drängt das Achselpross-Meristem Blatt und Internodium auseinander. In die so entstandene Achselhöhle tritt der junge Achselpross allmählig hervor. An diesen Wachstumsprozessen sind die zentral gelegenen Elemente seines Corpus-Gewebes besonders intensiv beteiligt. Ein als Mark-Initialen anzusprechender Zellenkomplex mit besonders intensivem Wachstum schiebt die gesamte Tunica vor sich her und wölbt sie in die Achselhöhle vor.

### 3. *VERONICA SPECIOSA CUNN.*

Im Vegetationspunkt von *Veronica speciosa* tritt der **F o r m w e c h s e l** (cf. Tabelle III, Spalte 2 - 4) nur wenig hervor, obwohl der Flächenzuwachs der Scheitelfläche während eines Plastochrons recht beträchtlich ist (vergl. Zuwachsprozente).

Die kleinste Scheitelfläche, die ich beobachtet habe, misst zwischen den jüngsten Blättern 0,055 mm und ist in dieser Richtung fast eben (Abb. 7). Zwischen dem zweiten Blattpaar misst sie 0,119 mm und hat eine Höhe von 0,013 mm. Ihr Grundriss ist elliptisch (Textfigur 3). Bei maximaler Oberflächen-Entwicklung sind die Kurzseiten auf 0,106 mm, die Langseiten auf 0,285 mm, die Höhe auf 0,08 mm angewachsen. Der Zuwachs ist in der Richtung des grossen Durchmessers stärker als in der Richtung des kleinen (128% gegenüber 92,7%).

Im Zustand der **M i n i m a l f l ä c h e** treten in medianen Längsschnitten, die parallel zur Kurzseite der Scheitelfläche geführt sind (Abb. 7) deutlich 3 periphere Schichten hervor. Auf sie folgt ein zentrales Zellnetz, das kontinuierlich in differenziertes Gewebe übergeht.

Die drei Aussenschichten sind fast eben ausgebreitet. Ihre Elemente sind im eigentlichen Scheitelteil frei von jeder periklinen Wand. Die der ersten Schicht

Tab. III. Formwechsel des Vegetationspunktes  
von *Veronica speciosa*.

Objekt- Serie.	Scheitelfläche		Zuwachs %			Höhe des			
	Grundriss		Höhe	Kurz seite	Lang seite	1. Blattpaars		2. Blattpaars	
	Kurzseite	Langseite				l. Bl.	r. Bl.	l. Bl.	r. Bl.
1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.		8.	
L VI 13	0,055	0,119	0,013	-	12,3	0,077	0,077	0,63	
L II 1	0,057	0,137	0,01	3,7	15,1				
L VIII 7	0,063	0,155	0,005	14,6	24	0,063	0,058	0,98	0,92
L III 15	0,068	0,177	0,025	23,7	41,6	0,08	0,075	0,58	0,62
Q XII 5	0,071	0,186	0,042	29	48,8	0,045		0,525	
L X 10	0,075	0,226	0,078	36,4	80,8	0,12	0,14	0,94	0,91
L VII 14	0,088	0,241	0,025	60	92,8	0,34			
L I 17	0,098	0,250	0,08	78,2	100	0,14		1,06	
L V 12	0,106	0,285	0,08	92,7	128	0,212	0,223	0,69	0,67

teilen sich auch im Blatt nur antiklin. Die zweite und dritte Schicht sind dagegen innerhalb des Blattes aufgespalten.

Das zentrale Zellnetz ist in seinem oberen Teile ebenfalls schichtenförmig geordnet. In der Minimalfläche ist eine Schicht stets besonders deutlich. In ihrem Verhalten weicht sie von den darübergelegenen Schichten dadurch ab, dass auch sie bereits in der Scheitelfläche zum Teil aufgespalten ist. In der Abb. 7 ist die Aufspaltung rechts bereits weiter gegen die Scheitelmittle vorgeschritten als links. Unter der rechten Blattschmel sind ausserdem einige aufgespaltene Zellen bereits zum zweiten mal periklinal geteilt. Nur eine kleine unmittelbar unter der Scheitelmittle gelegene Zellengruppe hat noch keine periklinen Wände. Ihre Aufspaltung wird erst später vorgenommen. Immerhin erfolgt sie in ganz charakteristischer Form als Kreuzteilung<sup>1)</sup>. Unter dem Scheitelteil des zentralen Meristems liegt ein Zellnetz-Bereich von kurzer Ausdehnung, in dem die Teilungen unregelmässiger stattfinden und die Anordnung der Teilprodukte infolge dessen nicht ein erkennbares Schema innehält. Hier liegen die Mark-Initialen. Von ihnen ab beginnt die regelmässige Anordnung der jungen Markzellen in Vertikalreihen.

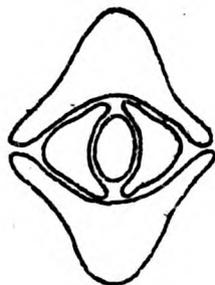


Fig. 3. Querschnitt durch die Scheitelfläche d. Vegetationspunktes v. *Veronica speciosa*. 44 : 1.

In den Seitenteilen des zentralen Meristems erfolgt die Ausbildung der procambialen Stränge des Internodiums. Ausserdem habe ich den Eindruck gewonnen, dass bestimmte, genetisch dem zentral gelegenen Meristem zugehörige Zellengruppen in die Blattbildung eintreten, indem sie senkrecht emporwachsen, die drei Aussen-schichten vor sich herstülpen, sich stark strecken und zu den Procambium-Strängen des Blattes differenzieren. Es lagen mir jedoch keine genügend jungen Anlagestadien des Blattes vor, um diese Beziehung ganz einwandfrei zu erkennen; es ist auch möglich, dass diese zentralen Zapfen ähnlich wie bei *Vinca* aus der dritten Schicht herkommen.

Im Stadium der **M a x i m a l f l ä c h e**, das die Abb. 8 zeigt (die Schnitt-

1) Mit KOCH (20, 398) verstehe ich unter Kreuzteilung die Teilung einer Zelle durch eine perikline, ihrer Teilprodukte durch eine antikline Wand, wobei entweder die erstere oder die letztere zuerst entsteht.

richtung ist gleichfalls parallel der Kurzseite), treten 5 periphere Schichten, 3 davon besonders klar, hervor. Sie sind in der Mitte der Scheitelfläche stärker emporgewölbt als an den Rändern. Ihre Zellen sind nur antiklin geteilt. Erst im Blattgrund beginnt die Aufspaltung der zweiten und dritten Schicht. Die beiden innern Schichten gehören genetisch zusammen. Sie sind durch Aufspaltung, die, wie wir gehört haben, in der Minimalfläche beginnt, aus einer einzigen Schicht entstanden. Nunmehr sind auch die unmittelbar unter der Scheitel gelegenen Elemente periklin geteilt. Die Anordnung der Teilprodukte zu Gruppen ähnlich *Sarcina*-Kolonien tritt mit auffälliger Klarheit in der ganzen Doppellage hervor. Man erkennt ausserdem, dass die Doppellage dieselbe Emporwölbung wie die 3 äusseren Schichten aufweist, während sie an den Rändern fast horizontal liegt. Man kann mithin wohl annehmen, dass die Ursachen für die Emporwölbung der Maximalfläche in besonders intensivem Wachstum der anschliessenden Zellen-Komplexe zu suchen sind. Diese lassen denn auch gegenüber der Minimalfläche ziemlich beträchtliche Vermehrung erkennen. Sie ragen in die emporgewölbte Mitte der Scheitelfläche mit einer kleinen Spitzengruppe hinein, die die Mark-Initialen enthält. Hier erfolgen die Zellteilungen mit grosser Mannigfaltigkeit. Erst in weiterer Entfernung treten die vertikalen Markreihen wie in der Minimalfläche anschaulich hervor.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass das Urmeristem von *Veronica speciosa* in allen Entwicklungsphasen des Vegetationspunktes in folgender Weise in Tunica und Corpus gegliedert ist: Die Tunica ist dreischichtig. Alle 3 Schichten werden in der Scheitelfläche niemals, im Blatt mit Ausnahme der ersten, regelmässig aufgespalten. Im Blatt deriviert aus den aufgespaltenen Schichten das Parenchym. Über die Herkunft der Procambiumstränge des Blattes konnte ich nichts bestimmtes ermitteln. Möglicherweise stammen sie vom Corpus ab. Dieses zeigt im oberen Teil der Minimalfläche eine regelmässige Anordnung der Zellen in eine Corpus-Schicht, die, von den Rändern der Minimalfläche beginnend, unter Kreuzteilung der Elemente in eine Doppellage aufgespalten wird. Die Aufspaltung ist in der Maximalfläche beendet. Die untere Spalthälfte wird dem Corpus-Gewebe als einheitlicher Zuwachs aufgelagert. In der oberen wiederholt sich die Aufspaltung im folgenden Plastochron. Die Mark-Initialen sind in Maximalflächen besonders umfangreich vorhanden. Sie verursachen in der Hauptsache die Emporwölbung der Schnittfläche. Die Anordnung der vertikalen Markreihen wird durch das Wachstum der darüber liegenden Gewebeteile nicht verändert. Aus der Corpus-Schicht gehen die Procambiumstränge des Internodiums hervor.

Im grossen und ganzen verhält sich also diese *Veronica*-Art ganz ähnlich wie *Vinca*. Auch hier wird die HANSTEINsche Theorie bestätigt. Es entspricht Tunica-Schicht I dem Dermatogen, das die Epidermis, Tunica-Schicht II und III dem Periblem, das die Rinde, und das Corpus dem Plerom, das die Procambiumstränge und d. Mark-Initialen liefert. Wir werden aber bald Objekte kennen lernen, wo ähnliche Beziehungen nicht zutreffen.

Die ersten Vorgänge, die auf die Anlage von Achsel sprossen hindeuten, habe ich in den Achseln des zweiten Blattpaars an Vegetationspunkten mit Maximalfläche beobachtet. Wie schon bemerkt, sind die Randteile nicht so stark wie die übrige Scheitelfläche emporgewölbt. Sie werden durch die Entstehung zweier neuer Blätter, welche die Scheitelfläche mit breitem, halbkreisförmigem Blattgrund vollständig umschliessen, von dem Meristem der Scheitelmitte abgetrennt, sind dabei nachträglich zum Teil schwach aufgerichtet. Ein Rest bleibt jedoch immer an der Blattbasis flach ausgebreitet und veranlasst hier frühzeitig das Hervortreten einer kleinen Achselhöhle (Abb. 9). Hier sind in den mir vorliegenden Präparaten von den Tunica-Schichten die beiden äusseren frei von periklinen Teilungen erhalten geblieben. Die dritte Tunica-Schicht ist nicht mehr als Einheit zu erkennen. Sie ist unregelmässig aufgespalten und bildet mit den Derivaten des Corpus zusammen einen Komplex kleinzelligen Gewebes, in dem die Herkunft der einzelnen Zellen nicht mehr feststellbar ist. Bisweilen ist die Zellgruppe schon in diesem Stadium durch gestreckte, schmale Zellen tafelförmiger Art gegen das Scheitel-Meristem abgegrenzt. Sie liegen in 3 bis 4 Reihen untereinander. Auch im Querschnitt treten sie bei aufmerksamer Betrachtung in 5 bis 6 Reihen nebeneinander

hervor. Ich will weitere Mitteilungen über diese Beobachtungen bis an einen andern Ort zurückstellen und hier nur noch bemerken, dass die in Frage stehenden Bildungen bei *Veronica speciosa* niemals mit der Schärfe, Regelmässigkeit und Stetigkeit entgegnetreten, wie ich sie bei andern Objekten (*Syringa* und *Scrophularia*) beobachtet habe.

Im nächsten Stadium (Achseln des dritten Blattpaars an Vegetationspunkten mit minimaler Scheitelfläche) tritt die Achselhöhle noch deutlicher in Erscheinung. Die Knospenanlage ist schärfer abgesetzt, ihre Oberfläche fast horizontal. In dem sehr kleinzelligen Gewebe treten wieder die beiden peripheren Schichten mit grosser Deutlichkeit hervor. Unter ihnen ist aber die Anordnung der Elemente noch unregelmässiger als im vorhergehenden Stadium, oft kann man perikline Teilungen in der dritten Schicht beobachten. Es scheint aber ausserdem nachträglich auch noch tiefer gelegenes Corpus-Gewebe in den Neubildungsherd einbezogen zu werden. Die Abgrenzung der Achselkomplexe gegen das umliegende Rindengewebe ist manchmal noch vorhanden, unter Umständen noch deutlicher geworden als vorher. Oft aber beobachtete ich in dieser Richtung wie nach unten einen ganz kontinuierlichen Übergang in das Rindenparenchym des Internodiums.

An Vegetationspunkten mit Maximalfläche, in den Achseln desselben (dritten) Blattpaars, treten die Achselkomplexe schön gewölbt in die geräumige Achselhöhle des Tragblattes vor (Abb. 10). In diesem Stadium ist die primäre Differenzierung vollendet. Sie weisen durch die Emporwölbung ihrer Aussenfläche auf den Beginn eines selbständigen Formwechsels hin. Die Scheitelfläche ist gegen Internodium und Tragblatt scharf abgesetzt. Zwei periphere Schichten sind auch in diesem Entwicklungs-Stadium ganz deutlich vorhanden. Die unter ihnen liegenden Zellen weisen ebenfalls eine schärfer hervortretende Anordnung in Schichten auf (wenn auch nicht immer so deutlich wie in Abb. 10), sodass man den Eindruck gewinnt, die 3. Tunica-Schicht und die Corpus-Schicht des Achselsprosses beginnen sich zu organisieren, und zwar in der gleichen Weise wie am Hauptspross. Eine kleine, unmittelbar unter dem Scheitel-Mittelpunkt gelegene Zellengruppe ragt in die Aussenschichten empor und verursacht durch ihr weiteres Wachstum die Emporwölbung der Schichten in die Achselhöhle des Tragblattes. Sie enthält die Mark-Initialen. Der Umfang des Achselspross-Meristems hat natürlich stark zugenommen. Seine Abgrenzung gegen das umliegende Internodium durch schmale, tafelförmige Zellen besteht bisweilen auch noch in dieser Entwicklungsperiode.

Die beiden äusseren Tunica-Schichten stehen entwicklungsgeschichtlich in voller Kontinuität mit den korrespondierenden Schichten des primären Vegetationspunktes. Die dritte Tunica-Schicht, und wohl auch die Hauptmasse des Corpus des Achselsprosses, sind aus der dritten Tunica-Schicht des primären Vegetationspunktes hervorgegangen.

#### 4. *VERONICA MYRTIFOLIA* SM.

Der Vegetationspunkt von *Veronica myrtifolia* hat in allen Formwechsel-Phasen bei schmal elliptischem Grundriss (Fig. 4) kegelförmige Gestalt. Bei maximaler Meristementwicklung erreicht dieser Kegel besonders grossen Umfang. Über seinen Formwechsel vergleiche Tabelle IV.

Bei minimaler Oberflächen-Entwicklung (Abb. 11) messen die Kurzseiten der Scheitelfläche 0,053 mm, die Langseiten 0,133 mm. Die Höhe zwischen dem zweiten Blattpaar beträgt 0,058 mm. Zwischen den jüngsten Blättern ist sie geringer. Nach der Blattbildung ist in dieser Richtung vorübergehend überhaupt keine Wölbung vorhanden. Bei maximaler Meristem-Entwicklung beobachtete ich einen Grundriss von 0,128 mm x 0,253 mm. Die Scheitelfläche ist in diesem Zustande namentlich zwischen dem älteren Blattpaar sehr stark gekrümmt. Ihre Höhe beträgt hier 0,102 mm (Abb. 12). Der Zuwachs beim Übergang der Minimalfläche in die Maximalfläche ist auf den Kurzseiten fast dreimal so gross wie auf den Langseiten (141,5% gegenüber 58,3%).

In medianen Längsschnitten, die durch den grossen Durchmesser der Minimalfläche geführt sind (Abb. 11) erkennt man deutlich einen peripheren

Tab. IV. Formwechsel des Vegetationspunktes von *Veronica myrtifolia*.

Objekt- Serie.	Scheitelfläche		Zuwachs %		Höhe des				
	Grundriss		Höhe	Kurz seite	Lang- seite	1. Blattpaars		2. Blattpaars	
	Kurzseite	Langseite				l. Bl.	r. Bl.	l. Bl.	r. Bl.
1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.		8.	
L VIII 10	0,053	0,133	0,058	-	3,9			0,42	0,43
Q X 11	0,056	0,155	0,015	5,6	15,0				
Q IX 5	0,059	0,158	0,008	11,5	28,5	0,015			
L I 9	0,060	0,166	0,072	13,2	35,0			0,51	0,54
L II 2	0,062	0,169	0,004	16,9	37,4	0,026	0,031	0,22	0,23
L V 9	0,070	0,173	0,009	32,0	40,7	0,006	0,009	0,41	0,42
L IV 8	0,128	0,253	0,102	141,5	58,3	0,170	0,180	0,72	0,78

und einen zentralen Gewebeteil. Der periphere Teil umfasst zwei einschichtige Zellenlagen. Ihre Elemente sind in der Scheitelfläche nur antiklin geteilt. Die äussere ist auch im Blatt einschichtig, während die innere hier aufgespalten ist. Die durchgehende Aufspaltung lässt sich in jungen Blatthöckern (Abb. 13) ganz einwandfrei nachweisen.

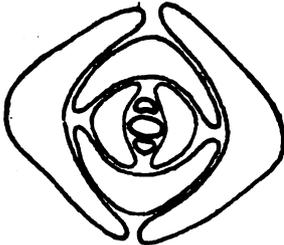


Fig. 4. Querschn. durch d. Scheitelfläche d. Vegetationspunktes von *Veronica myrtifolia*.

Die peripheren Elemente des zentralen Meristems sind ebenfalls (wie bei *Vinca* und *Veronica speciosa*) zu einer Schicht vereinigt, in der jedoch umfangreiche, noch in der Scheitelfläche gelegenen Teile aufgespalten sind. Dies trifft besonders zu für die Zellkomplexe in den Blattachsen. In der linken Hälfte der Scheitelfläche (Abb. 11) ist ausserdem auch der anschliessende Zellenzug bis in grosse Nähe der Scheitelmitte aufgespalten. In der rechten Hälfte beobachtet man an der entsprechenden Stelle einen ähnlichen Zustand nicht. Nur eine einzige Zelle nahe der Scheitelmitte hat sich durch eine schräge, nicht genau perikline Wand geteilt. Die unter der Scheitelmitte gelegenen Zellen zeigen keine periklinen Wände. An einem andern Objekt mit Minimalfläche (Abb. 13) habe ich aber auch die Aufspaltung dieses Teiles festgestellt. In der Abb. 13 sind in der rechten Hälfte der Scheitelfläche 3 Zellen periklin geteilt. Auf sie folgen nach rechts 3 ungeteilte Elemente. Innerhalb des rechten Blatthäckers und des Internodiums ist die Schicht durchgehend aufgespalten. In der linken Hälfte liegen im Scheitelteil der dritten Schicht nur ungeteilte Zellen. Erst im linken Blatthöcker konstatiert man die perikline Teilung.

Fasst man alle diese Beobachtungen zusammen, so ergibt sich, dass der in einer Schicht angeordnete periphere Teil des zentralen Meristems in Minimalflächen an den verschiedensten Stellen aufgespalten ist. Die Aufspaltung wird jedoch nicht einheitlich und gleichzeitig vorgenommen, etwa von den Blattachsen beginnend und gegen die Scheitelmitte fortschreitend, wie wir das bei *Veronica speciosa* festgestellt haben. Jederzeit liegen an den verschiedensten Stellen - mit Ausnahme der Blattachsen - ungeteilte Zellengruppen zwischen aufgespaltenen Zellenkomplexen. Bei der Beschreibung von Maximalflächen werde ich gleich auf ganz ähnliche Zustände aufmerksam machen.

An der Entstehung des Blattes nimmt die dritte Meristemschicht wesentlichen Anteil. In Abb. 11 erkennt man, dass sie vielfach aufgespalten in den Blattgrund einbiegt. In der Regel differenzieren sich alle ihre Zellen innerhalb des Blattes zu Procambiumzellen. Doch habe ich z.B. auch beobachtet, dass Derivate der oberen Spalthälfte an der Parenchymbildung teilnehmen. Bei der Analyse entsprechend jun-

ger Blatthöcker werden diese anatomischen Beziehungen nicht viel klarer. Ich komme darauf nochmals zurück.

Das nach innen zu sich erstreckende Gewebe des zentralen Meristems ragt kegelförmig in die Mitte der Scheitelfläche empor. Die Spitze dieses Kegels ist erfüllt von einer Zellengruppe, die infolge unregelmässiger Teilungen keine einheitliche Anordnung der Teilprodukte aufweist. Sie enthält die Initialen des Markes. Weiter nach unten nehmen die Zellen an Volumen ganz bedeutend zu und sind in Vertikalreihen angeordnet, die zu Markzellen werden. Die seitlich von ihnen gelegenen Zellenzüge entwickeln sich zu den Precambiumsträngen des Internodiums.

Die histologischen Verhältnisse in *Maximalflächen* demonstriert die Abb. 12 in einem Medianschnitt, dessen Schnittrichtung gleichfalls parallel zur Langseite der Scheitelfläche ist. Ohne weiteres erkennt man zunächst die stark gewölbte zweischichtige Tunica wieder; in ihr sind die Zellen nur durch antikline Teilungen stark vermehrt. Innerhalb des Blattes beobachten wir die schon vorher festgestellten Aufspaltungen. Unter den beiden Aussenschichten liegt ein mächtig entwickeltes Corpus. An seinem Gipfel sind die peripheren Elemente deutlich zu einer einzelligen Lage angeordnet. Weiter abwärts geht diese Schicht beiderseits in eine Doppellage über. In der linken Hälfte der Scheitelfläche ist der einheitliche Verlauf der aufspaltenden periklinen Wände ziemlich klar. An einigen Stellen erscheint er allerdings durch stärkere Wandbrechungen nicht unbeträchtlich gestört. Man kann trotzdem, ohne Schwierigkeiten, die Doppellage zusammenhängend bis in die Blattachsel verfolgen. In vielen Zellen ist nach der Aufspaltung nochmals eine antikline Teilung erfolgt, entweder nur in der einen Spalthälfte oder in beiden. Die genetisch zusammengehörigen Elemente treten ganz auffällig in Dreier- und Vierergruppen hervor.

In der rechten Hälfte der Maximalfläche (Abb. 12) bestehen an den korrespondierenden Stellen ganz ähnliche Zustände. Ungeteilte Elemente, aufgespaltene und perikline langgestreckte Zellen, Dreier- und Vierergruppen wechseln in unregelmässiger Folge. Nur in der Blattachsel ist die Aufspaltung einheitlich durchgeführt. Die Mannigfaltigkeit in der Aufspaltung ist, worauf ich schon hinwies, bereits in der Minimalfläche angedeutet. In der Maximalfläche kommt sie jedoch noch viel interessanter und charakteristischer zum Ausdruck, da der Raum, in dem sie sich auswirken kann, viel grösser ist.

Bemerkenswert ist, dass die scheidelständigen Zellen der Schicht keine periklinen Wände aufweisen. Ich habe aber bei der Schilderung von Minimalflächen bereits betont, dass die Aufspaltung auch an dieser Stelle erfolgt und kann nunmehr die dort angestellten Erörterungen über die Aufspaltung der infrage stehenden Meristemschicht vervollständigen. Alle Beobachtungen sprechen dafür, dass die Aufspaltung weder in einer bestimmten Richtung, noch in einer bestimmten Formwechselphase, wie etwa bei *Vinca*, erfolgt. Sie findet ungleichmässig und ungleichseitig statt. Ich nehme an, dass während eines Plastochrons der gesamte periphere Teil des zentralen Meristems mindestens einmal (wahrscheinlich mehrmals) durchgehend aufgespalten wird. Unter Umständen treten in Zusammenhang mit lokaler Aufspaltung Verschiebungen abgespaltener Zellen zwischen tiefer gelegene Elemente ein (vergl. das über derartige Verschiebungen hinten gesagte). In den periklinen Spaltungen der Corpus-Schicht (Schicht 3), die kurz hinter der Scheitelmitte zu beobachten sind (in Abb. 12 namentlich rechts, wo die fraglichen Zellen durch Kreuzchen hervorgehoben sind), wird man die ersten Vorbereitungen zur Bildung eines Blatthöckers zu sehen haben. Das wird besonders deutlich, wenn man damit das nächste Stadium (Abb. 13) vergleicht. Die Aufspaltung der zweiten Tunica-Schicht erfolgt also bei diesem Objekt stets später.

Das zentrale Meristem ist in Maximalflächen sehr voluminös entwickelt. Das tritt bei einem Vergleich mit Minimalflächen mit eindringlicher Schärfe hervor. Sowohl in seinem Gipfel wie an seinen Rändern beobachtet man häufig kleine durch Kreuzteilung entstandene Zellgruppen. Die Elemente unter der Scheitelmitte sind nur quer geteilt und haben sehr schmale Gestalt. Sie sind in nur wenigen Vertikalreihen aufgestellt und führen kontinuierlich in grössere, ab und zu fast kubische Zellen über, die bereits differenzierte Markzellen vorstellen.

An das Stadium der Maximalfläche schliesst sich im Ablauf des Formwechsels eine Reihe von Wachstumsprozessen an, welche die Ausbildung eines Internodiums zur Folge haben. Sie sind mit der Entstehung eines neuen Blattpairs und der Reduktion der Scheitelfläche auf ihren minimalen Umfang kombiniert.

Die Zellen der Corpus-Schicht (Schicht 3) zeigen z.T. auffällig grosse perikline Wände. Hingegen sind die unter den Mark-Initialen gelegenen Zellen (wie schon bemerkt) sehr schmal und nur quer geteilt. Ihr weiteres Wachstum erfolgt nur in der Weise, dass sie sich in der Richtung ihrer kurzen Wände sehr stark strecken und wiederholt quer teilen (Abb. 13). Ihre Anordnung in vertikalen Reihen tritt dadurch noch schärfer hervor. Sie wölben die Mitte des Scheitels immer steiler empor. Seine Ränder werden infolge dessen immer stärker aufgerichtet. Die beiden Aussenschichten folgen diesem Wachstum, indem sie ihre Elemente antiklin teilen. Die langgestreckten Zellen der Corpus-Schicht teilen sich, soweit das in zwischen nicht geschehen ist, ebenfalls antiklin. Die auf sie folgenden, hauptsächlich durch Kreusteilung entstandenen Elemente werden in der Richtung des Streckungswachstums mehr oder weniger stark gestreckt und erscheinen nach und nach in der Gestalt procambialer Zellen. Aus dem harmonischen Zusammenwirken aller dieser soeben aufgeführten Wachstumsprozesse resultiert ein Zustand, wie er in der Abb. 13 entgegentritt.

Die Procambiumstränge des Internodiums entstehen aus tiefer gelegenen Corpus-Gewebe. Sie enden, wie Abb. 13 zeigt, unterhalb der jungen Blatthöcker. Hier ist ihnen ein Zellkomplex der Corpus-Schicht aufgelagert, der durch sein Wachstum d. beiden Tunica-Schichten, die innerste in aufgespaltenem Zustand, emporwölbt und damit die Entstehung zweier Blatthöcker verursacht. Ich habe schon bei der Schilderung von Minimalflächen bemerkt, dass man im Höckerstadium des Blattes die Entstehung der Procambiumstränge aus der Corpus-Schicht ganz klar erkennen kann. Die Abb. 13 spiegelt diesen Zustand deutlich wieder.

Ich fasse auch die Gliederung des Vegetationspunktes von *Veronica myrtifolia* noch einmal kurz zusammen. Die Tunica ist zweischichtig. Im Corpus ist eine Corpus-Schicht deutlich organisiert. Sie erfährt eine durchgehende Aufspaltung in eine Doppellage, die aber hier in ganz eigener Weise vollzogen wird. Im Blatt differenzieren sich die Derivate dieser Schicht zu Procambiumsträngen, im Internodium zu der Hauptmasse des Rindenparenchyms. Die Procambiumstränge des Stengels entstehen aus den anschliessenden Corpus-Elementen. Auch bei diesem Objekt könnte man, wenn man lediglich die Scheitel-Mitte berücksichtigt, daran denken, die HANSTEINSche Theorie anzuwenden. Wir hätten dann ausser dem Dermatogen ein *e i n s c h i c h t i g e s* Periblem, und das Plerom entspräche unserem Corpus. Doch deriviert hier die Rinde durchaus nicht aus dem Periblem allein. In den jungen Internodien (vergl. Abb. 13) ist vielmehr die zweite Tunicaschicht garnicht aufgespalten und die Hauptmasse der Rinde leitet sich vom Corpus ab. Hier ist also die HANSTEINSche Theorie *n i c h t* verwirklicht und seine Termini sind nicht anwendbar.

Die Entstehung der *A c h s e l s p r o s s e* verläuft bei *Veronica myrtifolia* nicht so instruktiv wie bei *V. speciosa*. Sie beginnen erst relativ spät, äusserlich sichtbar zu werden. Erst in den Achseln des vierten Blattpairs treten sie als kleine Protuberanzen hervor. Ihr Entwicklungsgang lässt sich gleichwohl bis in die Achseln des zweiten Blattpairs zurückverfolgen.

Ich haben schon darauf hingewiesen, dass die Corpus-Schicht in Minimal- und Maximalflächen bei der Umbiegung in den Blattgrund regelmässig in eine Doppellage aufgespalten ist. Die hier gelegenen Zellgruppen werden bei der Entstehung des Internodiums nicht mit gestreckt. Ihre Elemente teilen sich zunächst nur antiklin. Ihre Anzahl wird dadurch annähernd verdoppelt. Auch in den Achseln des 3. Blattpairs treten diese Zellgruppen noch nicht scharfer hervor und sind gegen das Internodium äusserlich nicht erkenntlicher abgesetzt. Erst nach weiterer Ausbildung (Abb. 13) tritt eine schwache, aber deutliche Knickung in der Nähe der Blattachsel ein. Sie ist verursacht durch neue perikline Teilungen der Zellen innerhalb des Achsel-Komplexes. Sie erfolgen (ohne Regelmässigkeit) nur in den Elementen der aufgespaltenen Corpus-Schicht. Die Tunica bewahrt hierbei ihre Konstitu-

tion.

An der Basis des vierten Blattpaars ist jeder Achselkomplex durch eine ganz deutliche Knickung gegen das Internodium scharf herausmodelliert (Abb. 14). Dadurch tritt man die Achselhöhle des Tragblattes in die Erscheinung und der gesamte Achselkomplex schiebt sich nunmehr mit schwach gewölbter Scheitelfläche in sie vor. Sein Volumen ist durch weitere Teilungen der Corpus-Elemente entsprechend vergrössert.

Während des bisher geschilderten Entwicklungsganges bleibt die ursprüngliche Lage der Achselkomplexe unverändert. Während jedoch bei *Veronica spectiosa* die entsprechenden Komplexe schon in der Scheitelfläche eine fast horizontale Lagerung einnehmen, sind sie bei *Veronica myrtifolia* infolge der stärkeren Krümmung der Scheitelfläche steil aufgerichtet. Diese Aufrichtung wird während der Entstehung des Internodiums noch erhöht. In den Achseln des vierten Blattpaars wölbt sich demgemäss der Achselspross nicht senkrecht nach oben empor wie bei *Veronica spectiosa*, sondern schräg nach aussen gegen die Basis des Tragblattes.

Die weitere Entwicklung habe ich nicht verfolgt. Jedoch ermöglicht bereits das in der Abb. 14 reproduzierte Entwicklungsstadium, die histologische Konstitution des neuen Vegetationspunktes zu erkennen und die histogenetischen Beziehungen zur Konstitution des primären Vegetationspunktes nachzuweisen. Die zwei peripheren einschichtigen Lagen, die sich gegenüber dem darunter gelegenen Gewebe als histologische Einheit klar abheben, repräsentieren die Tunica des Achselsprosses. Diese steht demnach mit der Tunica des primären Vegetationspunktes in lückenloser Kontinuität. Das unter ihr gelegene kleinzellige Gewebe tritt aus dem umliegenden grosszelligen Rindenparenchym ebenfalls klar hervor. Es ist aus der Corpus-Schicht des primären Vegetationspunktes entstanden und stellt das Corpus des Achselsprosses vor. In seinem peripheren Teil erkennt man deutlich die mit den Verhältnissen im primären Vegetationspunkt übereinstimmende Schichtenanordnung. Weiter nach innen folgt ein unregelmässiges Zellnetz von geringer Dimension, das die Mark-Initialen des Achselsprosses enthält.

### 5. SYRINGA VULGARIS L.

Der Vegetationspunkt von *Syringa vulgaris* ist bereits von KOCH (20, 385 - 408) eingehend, jedoch nur an Längsschnitten, untersucht worden. Einen kurzen Beitrag über die Achselknospen-Bildung lieferte FAMINTZIN (6, 495). WARMING erwähnt in seinen Untersuchungen über die Verzweigung der Phanerogamen *Syringa* nur beiläufig (49, VIII). Auf diese Mitteilung nimmt CORBEL (8, 194) Bezug.

#### a. Der Formwechsel des Vegetationspunktes während eines Plastochrons.

Bei *Syringa vulgaris* ist der Grundriss des Vegetationspunktes etwa rechteckig (Fig. 5). Die Seiten dieses Rechtecks sind schwach nach aussen vorgewölbt, die Winkel gegen die Berührungspunkte der jüngsten Blattpaare spitz ausgezogen. Die Scheitelfläche ist zwischen den jüngsten Blatthöckern entweder vollkommen horizontal oder doch nur ganz wenig gewölbt; zwischen dem zweiten Blattpaar wird die Wölbung etwas stärker, erreicht aber niemals einen ansehnlicheren Grad. Durch die Kombination von Längs- und Querschnitt-Ansichten ergibt sich als wirkliche Gestalt des Vegetationspunktes ein sehr flacher "Kügel" mit annähernd rechteckigem Grundriss und wechselnder Erhebung der Scheitelmitte, nach den Blattbasen zu sanft abfallenden Seiten und in das jüngste Internodium verlaufenden Ecken. KOCH (20, 474) charakterisiert ihn in ganz ähnlicher Weise.

Die von mir beobachtete Minimalfläche hat bei einem Grundriss von 0,062 mm x 0,131 mm eine Höhe von 0,001 mm. Eine "Wölbung" der Scheitelfläche besteht also hier praktisch überhaupt nicht. Dem entspricht eine Fläche von 0,008 mm<sup>2</sup>.

Die Maximalfläche, die ich beobachtet habe (Grundriss: 0,124 mm x 0,218 mm; Höhe: 0,036 mm), ist schön gewölbt. Ihre Ausdehnung berechnet sich - ohne Berücksichtigung der Höhe - auf 0,027 mm<sup>2</sup>. In Wirklichkeit ist sie der Wölbung entsprechend etwas grösser. Die Maximalfläche ist also in diesem Falle 3 - 4mal so gross

Tab. V. Formwechsel des Vegetationspunktes von *Syringa vulgaris*.

Objekt-Serie.	Scheitelfläche		Zuwachs %		Höhe des				
	Grundriss		Höhe	Kurzseite	Langseite	1. Blattpaars		2. Blattpaars	
	Kurzseite	Langseite				l. Bl.	r. Bl.	l. Bl.	r. Bl.
1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.		8.	
Q XIII 26, 29	0,062	0,131	0,001	-	5,6	0,058	0,057	> 0,225	
L II 2	0,078	0,150	0,001	26	14,5	0,019	0,022	0,152	0,163
L IV 13	0,082	0,158	0,003	32,25	20,5	0,011	0,017	0,148	0,165
L V 21	0,083	0,180	0,001	34	37,5	0,006	0,008	0,148	0,125
L VI 20	0,086	0,188	0,001	39	43,5	0,061	0,060	0,287	0,281
L XI 12	0,099	0,218	0,030	45	66,5	0,100	0,098	0,360	0,440
Q XII 43, 46	0,124	0,218	0,036	100	66,5	0,180	0,183	> 0,385	

wie die Minimalfläche.

Zwischen Minimal- und Maximalfläche stellt man ganz ähnliche Übergangsstadien fest, wie sie bereits in den Tabellen II, III und IV für *Vincos* und die beiden *Veronica*-Arten aufgeführt sind (vergl. Tab. V). Man kann den Übergang recht an-

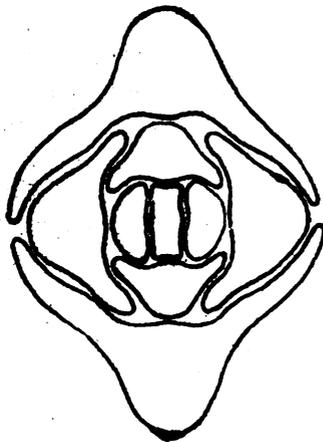


Fig. 5. Querschnitt durch die Scheitelfläche (Maximalfläche) des Vegetationspunktes von *Syringa vulgaris*. 44:1.

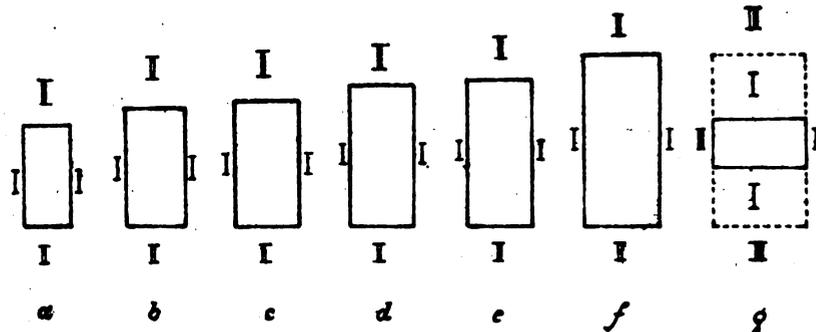


Fig. 6. Formwechsel der Scheitelfläche d. Vegetationspunktes von *Syringa vulgaris* während eines Plastochrons. (Schematische Rekonstruktion 100 : 1)

schaulich demonstrieren, wenn man Rechtecke konstruiert, deren Seitenlängen den Werten in Spalte 2 und 3 der Tab. V. entspricht. Diese Rekonstruktion ist in Fig. 6 a - g geschehen<sup>1)</sup>. Bei ihrer Beobachtung gewinnt man in eine Seite des Formwechsels, nämlich die rhythmische Vergrößerung und Verkleinerung der Scheitelflä-

1) Die Fig. 6 a - g entsprechen (unter Berücksichtigung des Masstabes der Rekonstruktion) fast vollkommen der wirklichen Grösse der Scheitelflächen. Die geringe Höhe von 0,001 bzw. 0,003 mm ist, wie schon im Text erwähnt, für den plastischen Zustand fast belanglos. Die Fig. 6 f und g sind, da in ihnen die bis auf das 36-fache angewachsene Höhe nicht berücksichtigt werden kann, nur Projektionen der wirklichen Scheitelflächen. Die römischen Ziffern bedeuten die Stellung der jüngsten Blattpaare.

che, in anschaulichster Weise Einblick.

Die in Fig. 6 a - g dargestellten Formwechsel-Prozesse vollziehen sich in einem Plastochron. Sie werden durch die Entwicklung eines neuen Blattpaars abgeschlossen. Dabei wird die Maximalfläche in die Minimalfläche umgewandelt. Diesen Vorgang habe ich an einem meiner Objekte beobachtet. Auf ihn bezieht sich Fig. 6 g. Die punktierten Teile der Figur sind diejenigen Bezirke der Maximalfläche, die



Fig. 7. Formwechsel des Vegetationspunktes von *Syringa vulgaris* während eines Plastochrons. (Rekonstruktion. Masstab 100:1. Schnittrichtung parallel der Kurzseite der Scheitelfläche.)

sich zu Blättern differenzieren. Der von ihnen eingeschlossene schmale, rechteckige Streifen ist die neue Minimalfläche. Ihr Umfang stimmt mit der Grösse des Rechtecks in Fig. 6 a überein. Es ist jedoch zu beachten, dass sich die Orientierung der Scheitelfläche im neuen Plastochron geändert hat. Sie ist um 90 Grad gedreht.

Erst nach Ablauf von stets 2 Plastochronen sind ja bei dekussierter Blattstellung wieder völlig übereinstimmende Seitenbeziehungen möglich.

Die Maximalfläche entsteht durch ununterbrochenes Wachstum der Urmeristenzellen, auf dessen nähere Schilderung ich bei der Darstellung der Konstitutionsverhältnisse des Vegetationspunktes zurückkomme. Es ist in der Richtung der Kurzseiten stärker als parallel zu den Langseiten. Die Kurzseiten erfahren nach meinen Beobachtungen einen Zuwachs um 100%, die Langseiten von 66,5% (vergl. Tab. V, Sp. 4 und 5). Diese Wachstums-Differenz wird in allen Plastochronen gleichmässig bewahrt. Sie ist die Ursache für die Form des rechteckigen Grundrisses der Scheitelfläche. Das stärkere Wachstum der Kurzseiten steht in engster Beziehung zur Blattbildung.

Die Scheitelfläche bleibt in den ersten Phasen des Plastochrons fast eben ausgebreitet. Erst ziemlich spät beginnt auch die Emporwölbung der Scheitelmitte bis zu der von mir beobachteten maximalen Höhe. Auch dieser Prozess lässt sich in einer Serie von Rekonstruktionen anschaulich vorführen. Das ist in den Figuren 7 a bis 7 g und zwar unter Berücksichtigung der Blattbildung geschehen<sup>1)</sup>. Zwischenstadien zwischen der flächenhaften Ausbildung (e) und der maximalen Emporwölbung (f und g) habe ich in meinem Material nur selten beobachtet. Wenn dies nicht auf einen Zufall zurückzuführen ist, muss man annehmen, dass die Emporwölbung verhältnismässig schnell erfolgt.

#### b. Histologische Konstitution des Vegetationspunktes.

Die nachfolgende Charakteristik der **M a x i m a l f l ä c h e** ist gewonnen an einem quergeschnittenen und einem längsgeschnittenen Vegetationspunkt. Beide haben nur eine ganz geringe Phasen-Differenz. In dem erstgenannten hat die Blattbildung bereits begonnen, in letzterem noch nicht. Die Schnittrichtung bei letzterem ist parallel zu den Langseiten der Scheitelfläche.

Das Urmeristem der Scheitelfläche konstituiert sich aus Tunica und Corpus (Abb. 15). Die Tunica ist zweischichtig. Das Corpus ist in seinem peripheren Teil ebenfalls schichtenförmig organisiert. Die beiden in der Abb. 15 deutlich hervortre-

1) Es sind zu kombinieren 6 a mit 7 a, 6 b mit 7 b, u. s. w.

tenden Schichten gehören genetisch zusammen. Sie entstehen aus der Corpus-Schicht. Weiter nach innen folgt ein ganz unregelmässiges Zellnetz.

Die Zellen der Tunica haben typisch embryonalen Charakter<sup>1)</sup>. Sie sind von einem homogenen Protoplasma erfüllt, das ausser dem zentral gelegenen Kern keinerlei auffallende Differenzierungen aufweist. Die Zellwände sind sehr zart. Nur die äussersten zeigen etwas stärkere Ausbildung. Ihre Gestalt ist annähernd kubisch. Ihre Grösse beträgt durchschnittlich 6  $\mu$ , schwankt jedoch zwischen 3 bis 12  $\mu$  in perikliner, 6 bis 15  $\mu$  in antikliner und 6 bis 12  $\mu$  in transversaler Richtung. Die Zellen der zweiten Tunica-Schicht sind durchschnittlich etwas grösser. Namentlich ihre antiklinen Wände werden bis 20  $\mu$  lang. Sie haben infolge dessen mehr zylindrische Gestalt.

Alle Zellen der Tunica haben ein einheitliches Wachstum. Sie sind im eigentlichen Scheitelteil frei von periklinen Wänden. Die erste Schicht bleibt (wie immer) auch über dem Blatt einschichtig. Die zweite Schicht ist beim Umbiegen in d. Blattgrund aufgespalten.

Kurz vor dem Einbiegen der Tunica in die Blätter fallen einige wenige schmale, neben- und übereinander liegende Zellen besonders auf (in Abb. 15 besonders links). Sie sind dadurch entstanden, dass in ihren Ascendenten die Teilung dem Wachstum vorausgeeilt ist. Ihre ursprüngliche Zylinderform ist infolge dessen in eine schmale, tafelförmige umgewandelt worden. Im Querschnitt erkennt man ausserdem, dass die Teilungen in einer ganzen Gruppe reihenförmig nebeneinander liegender Zellen erfolgt sind. Die langen antiklinen Wände treten mit auffälliger Klarheit hervor und verleihen dem kleinen Zellkomplex einen ausserordentlich regelmässigen Charakter. Er wird noch auffälliger dadurch, dass sich auch im darunter liegenden Corpus ganz ähnliche schmale Zellen finden. Es werden durch diese hohen, schmalen, tafelförmigen Zellen Randkomplexe abgegrenzt, die in den Achseln der Blätter liegen. Im Querschnitt (Abb. 16) stellt man fest, dass auch die benachbarten Zellen in derselben Weise verändert sind. Auch hier liegen die Teilprodukte in streng regelmässigen Reihen, deren Anordnung in Tunica und Corpus vollkommen übereinstimmt. Infolge des gleichsinnigen Verlaufs d. langen antiklinen Wände heben sich die ganzen Randkomplexe von den umliegenden Geweben scharf ab.

An diesen beiden Stellen der Maximalfläche besteht auch im Corpus-Gewebe eine klare, schichtenförmige Zellenordnung. In der Regel zählte ich (ausser den beiden Tunica-Schichten) noch 3 - 4 Zell-Lagen. Davon lassen sich die beiden oberen (bisweilen auch noch die dritte, in Abb. 15 besonders rechts) über die Blattachsel bis in den Blattgrund verfolgen. In der unteren, d. i. die vierte von aussen, treten im Bereich der Blattachsel vereinzelt perikline Teilungen auf. Innerhalb des Blattes, in das sie als einschichtige Zell-Lage eintritt, erfolgt ihre durchgehende Aufspaltung. Ihre Derivate differenzieren sich zu den procambialen Zellen des Blattes. Die Teilprodukte der dritten Schicht nehmen an der Herstellung des Blatt-Parenchyms Anteil.

In den anschliessenden "Zellenlagen", der 5. und 6. von aussen, ist ein derartig übersichtlicher Verlauf, namentlich im Bereich der Blattachsel, nicht zu konstatieren. Nur die nach der Scheitel-Mitte zu gelegenen Zellen sind, worauf ich bereits hinwies, ganz regelmässig und übereinstimmend antiklin geteilt. Jen-seits dieser tafelförmigen Zellen erfolgen die Teilungen nicht mehr in rein antikliner und perikliner Richtung. Infolge dessen ist auch das ganze Zellnetz hier weniger regelmässig. Innerhalb des Blattgrundes ist der Schichten-Verband wieder klarer. Hier erfolgen fortgesetzte Aufspaltungen, die das Hervortreten der Procambiumstränge des Blattes zur Folge haben.

In der Corpus-Schicht ist die Anordnung und genetische Zusammengehörigkeit der Zellen noch einigermaßen übersichtlich. Die genau unter dem Scheitelmittelpunkt gelegene Zellgruppe a, b, c (in Fig. 8 a) zeigt ganz besonders interessante Wachstumsverhältnisse. Unter Berücksichtigung des Alters der Zellwände (in Fig. 8 a durch verschieden starke Konturen zum Ausdruck gebracht) ergibt sich, dass die Zellgruppe a durch eine p e r i k l i n e Teilung (1 - 1) mit nachfolgen-

1) Vergl. hierzu SACHS (30, 141 und 31, 509):

der *antiklinen* Teilung der unteren Hälfte (2) aus einer einzigen Zelle entstanden ist. Links von ihr sind alle Zellen bis nahe an die Blattachsel *periklin* geteilt (Abb. 15). Jenseits der tafelförmigen Zellen folgen ungeteilte Elemente. Die unmittelbar vor den tafelförmigen Zellen gelegenen *periklinen* Teilprodukte haben sich in *antikliner* Richtung stark gestreckt.



Fig. 8 a.  
Aufspaltung der Corpus-Schicht von *Syringa vulgaris* im Scheitelteil der Maximalfläche.  
450 : 1.



Fig. 8 b.

Rechts von der Zellgruppe a (Fig. 8 a) liegt ebenfalls ein kleines Zellenpaket (b). In ihm sind die Teilungen in der Weise vor sich gegangen, dass die *antikline* Wand (1-1) zuerst entstanden ist und anschliessend sich die linke Teilhälfte *periklin* (2) geteilt hat. Die entsprechende Teilung des rechten

Teils ist noch nicht eingetreten. Die beiden folgenden Zellen (c) gehören genetisch ebenfalls zusammen. Sie sind durch *antikline* Teilung (1) entstanden. In diesem Falle ist noch keines der beiden Teilprodukte weiter geteilt. Der gesamte nunmehr folgende Teil der Schicht ist durchgehends in eine Doppellage aufgespalten. In diesem Zustand tritt sie in den Blattgrund ein (Abb. 15).

In dem benachbarten Schnitt derselben Serie bestehen ganz ähnliche Zustände (Fig. 8 b). Die Zellen d und e sind *antiklin* geteilt. In f ist dagegen eine *perikline* Wand aufgetreten. Anschliessend an f ist die ganze Schicht aufgespalten. Anschliessend an d folgen lauter Vierergruppen, die in der Blattachsel in ungeteilte Elemente übergehen. Erst im Blatt ist hier die Schicht wieder aufgespalten.

Die Zellengruppen c, d, e und die rechte Hälfte der Gruppe b sind für die Beurteilung der Wachstumsprozesse, die in der Corpus-Schicht stattgefunden haben, von ganz besonderer Wichtigkeit. Sie stellen den letzten Rest eines Zustandes dar, der hier in einem vorhergehenden Entwicklungsstadium bestanden hat. Ursprünglich war auch hier eine einheitliche, einschichtige Zellenanordnung vorhanden. Die Grösse dieser Zellen mag etwa der Grösse der *periklin* noch nicht geteilten Zellgruppen c, d und e entsprechen haben. Sie ist mithin von der Grösse der Tunica-Zellen nicht wesentlich verschieden. Die erste Veränderung, die eintrat, äusserte sich in zunehmender Streckung der Elemente in *antikliner* Richtung. Der Grad dieses Streckungswachstums lässt sich an der *periklin* noch nicht geteilten rechten Hälfte der Gruppe b noch erkennen. In diesem Zustande erfolgt die Aufspaltung.

Aus diesen Beobachtungen resultiert, dass der peripher zweischichtige Teil des *Syringo*-Corpus durch Aufspaltung aus einer Schicht entsteht. Schon KOCH hat eine derartige genetische Beziehung der hier gelegenen Zellen zueinander festgestellt. Die "Kreuzteilung der Elemente" (20, 394), die er wiederholt als charakteristisch für diesen Teil des Meristems bezeichnet, ist in den Zellgruppen a, b, c einerseits und d, e, f andererseits noch nicht vollkommen durchgeführt. Doch erkennt man ohne weiteres, dass nach *antikliner* Teilung der oberen, quer liegenden Zelle in a, nach *perikliner* Teilung der rechten, langgestreckten Zelle in b und nach entsprechenden Teilungen in den Zweiergruppen c, d, e und f ein Zustand erreicht ist, in dem 4 kleinere, genetisch zusammengehörige Zellen wie durch eine "Kreuzteilung" entstanden sind. Wie ich an Querschnitten feststellen konnte, werden diese 4 Zellen oder einige von ihnen durch eine transversale Wand oft nochmals geteilt, wodurch es zu einer Gruppierung der Teilprodukte wie in einer *Sarcina*-Kolonie kommt.

Ausserlich kommt dieses "rückständige" Verhalten bei der Aufspaltung in der Mitte der Corpus-Schicht zum Ausdruck in der geringen Höhe der Maximalfläche und der flachen Gestalt des Vegetationspunktes überhaupt. Würde auch dieser Gipfelkomplex der Corpus-Schicht rechtzeitig oder (wie wir bei *Scrophularia nodosa* hören werden) sogar zuerst aufgespalten, dann wäre auch die Scheitelfläche von *Syringa* stärker gewölbt und der Vegetationspunkt mehr gerundet.

Die histologische Konstitution der *Minimalfläche* demonstriert die Abbildung 16. Die Schnittrichtung ist parallel der Kurzseite der Scheitelfläche.

Schon die Tunica zeigt wesentliche Veränderungen. Innerhalb der Scheitelfläche sind die Zellen der äussersten Schicht infolge antikliner Teilung schmaler geworden. Selten ist ihr perikliner Durchmesser grösser als 6 - 8  $\mu$ . Sie wachsen wieder zur Grösse normaler Meristemzellen heran und teilen sich alsdann wieder antiklin. Infolge dessen verbreitert sich die Scheitelfläche in dieser Richtung. Über dem linken Blatthöcker haben einige Zellen einen auffällig grossen periklinen Durchmesser. Hier erfolgt vorübergehend Wachstum ohne Zellteilung. Die Zellen vor der Basis des linken drittjüngsten Blattes sind sehr schmal. Sie sind dadurch entstanden, dass die in der Maximalfläche an korrespondierender Stelle gelegenen Elemente sich wiederholt antiklin geteilt und auch die benachbarten Zellen an diesen Vorgängen sich beteiligt haben. In Querschnitten durch diese Region treten sie als dieselben nebeneinander liegenden Reihen schmaler, tafelförmiger Elemente hervor wie in der Maximalfläche. Ihre Anordnung ist infolge der viel zahlreicheren antiklinen Wände noch viel auffälliger.

Über dem rechten Blatthöcker und in der Achsel des rechten drittjüngsten Blattes liegen die Verhältnisse ein wenig anders. Den Blatthöcker umhüllen hohe, schmale Zellen. Sie sind durch ein- oder zweimalige antikline Teilung grösserer Elemente entstanden, wie sie im linken Blatthöcker noch bestehen. Dem Wachstum sind hier die Zellteilungen bereits gefolgt. Bis in die Achsel des rechten drittjüngsten Blattes sind die Zellen wieder breiter. Antikline Teilungen wie an der entsprechenden Stelle der linken Hälfte des Vegetationspunktes sind in ihnen noch nicht so zahlreich eingetreten. Derartige kleine Unterschiede in der Aufeinanderfolge der Wachstums- und Teilungsvorgänge lassen sich - wie auch sonst - immer wieder feststellen.

Die zweite Tunica-Schicht tritt am deutlichsten in den Achseln der dritten Blätter hervor. Vergleicht man diese Stellen mit den entsprechenden Partien der Maximalfläche, so fällt in erster Linie der ganz beträchtliche antikline Durchmesser der Zellen auf. Die hier gelegenen Elemente sind zu hohen, tafelförmigen Zellen geworden. Beim Umbiegen in den Blattgrund sind sie wieder kürzer (Abb. 16, besonders links). In mehreren Fällen beobachtete ich, dass sie unmittelbar in den Blattachsen periklin geteilt waren (in der Abbildung 16 ist das nicht der Fall).

In den Blatthöckern ist die zweite Tunica-Schicht aufgespalten. Von dort kann die Aufspaltung, wie schon KOCH angibt, bisweilen ziemlich weit nach der Mitte des Scheitels übergreifen, doch ist diese selbst in der Regel frei von jeder periklinen Teilung, die auch von KOCH hier nicht beobachtet wurde. Nur ganz ausnahmsweise habe ich in einer und der andern Zelle in der Nähe der Mitte Teilungen beobachtet. Es handelt sich dabei aber offenbar um keine völlige Aufspaltung der Schicht. Das geht schon daraus hervor, dass immer nur einzelne oder ganz wenige benachbarte Zellen diesen Vorgang zeigten und in den benachbarten Schnitten an den entsprechenden Stellen eine ganz saubere, ungestörte einschichtige Zelllage anzutreffen war. Unter Berücksichtigung meines gesamten umfangreichen Materials und auch der KOCHschen tatsächlichen Befunde halte ich eine durchgängige Aufspaltung der Schicht für höchst unwahrscheinlich und deute das gelegentliche Auftreten perikliner Wände an dieser Stelle als eine lokale und nur ganz ausnahmsweise eintretende Erscheinung. An der Schichtung wird dadurch auf die Dauer nichts geändert. Die unteren Derivate werden durch eine Art "Verwerfung", auf die ich später noch zurückkomme, in das Corpus hineingeschoben. Ich stehe denn auch nicht an, die zweite Schicht noch mit zur Tunica zu rechnen. Jedenfalls können aber die periklinen Teilungen der zweiten Schicht bei *Syringa* von den Blatthöckern aus sowohl nach der Mitte wie nach den Blattachsen zu viel weiter als bei einem andern der vorher beschriebenen Objekte verfolgt werden. *Syringa* nähert sich dadurch weitgehend dem Typus, den ich später für *Scrophularia* schildern werde.

1) KOCH ist zwar der Meinung, dass diese Zone auch aufgespalten wird, hebt aber ausdrücklich hervor, dass er perikline Wände in der Mitte niemals gesehen hat.

Mit dieser weitgehenden Aufspaltung, zu der wenigstens in manchen Schnitten noch die Neigung zu weiterer perikliner Teilung der Derivate kommt, steht es in Zusammenhang, dass es hier viel schwerer wird, Klarheit darüber zu erlangen, ob ausser den Derivaten der Tunica auch Elemente des Corpus zur Bildung der Blatthöcker beitragen. KOCH ist der Meinung, dass nur die beiden äusseren Schichten daran beteiligt sind. Die linke Seite seiner Figur III spricht deutlich zugunsten dieser Annahme. Aber schon bei dem rechten Blatthöcker der gleichen Figur liegen unzweifelhaft Zellen der dritten Schicht an analogen Stellen. Strecken sich diese eher als die Derivate der zweiten Schicht sich weiter teilen, so ist die Beteiligung auch dieser Schicht an der Blattbildung nicht ausgeschlossen. In manchen Präparaten macht es allerdings den Eindruck, als wäre ein aus der dritten Schicht derivierender "Zapfen" in den Blatthöcker hineingeschoben (Abb. 17). Es scheint so, als ob hier keine bestimmte Regel herrscht und ja nach der Zellkonstellation bald die dritte Schicht mit in den Blatthöcker einbezogen wird, bald nicht. Da ein genaueres Studium der Blatt-Entwicklung nicht im Plane der vorliegenden Untersuchung lag, verzichtete ich auf eine weitere Untersuchung dieser Frage.

Die Randkomplexe in den Achseln des dritten Blattpaars (Abb. 16) heben sich von dem gesamten Meristem mit grösster Klarheit ab. Ihre Abgrenzung erfolgt durch langgestreckte, schmale Zellen, die in 6 Reihen (wie in der Maximalfläche) untereinander liegen. Sie sind durch bedeutende Streckung in antikliner Richtung, verbunden mit antikliner Teilung, aus den entsprechend gelegenen Zellen der Maximalfläche entstanden. Ihre antiklinen Wände sind infolge der Streckung von 7,5 - 15  $\mu$  auf 15 - 25  $\mu$  herangewachsen, ihre periklinen Wände infolge der Teilung von 3 - 10  $\mu$  auf 2 - 6  $\mu$  verkürzt. In den unteren Schichten, der vierten und fünften von aussen beginnend, haben manche sich auch periklin geteilt. Namentlich durch die übereinstimmende Richtung der antiklinen Wände, die in ihrem Gesamtverlauf gegen den Meristemkern schwach gewölbt sind, tritt jeder Komplex sehr scharf hervor. Es sind dies die einzigen Stellen im Vegetationspunkt von *Syringa vulgaris*, an denen während des ganzen Formwechsels Gewebeteile in grösserer Tiefenausdehnung mit klarer Durchsichtigkeit zu deutlichen, kurzen Schichten angeordnet sind.

Auch im Querschnitt heben sich diese beiden Bereiche des Zellnetzes infolge der Regelmässigkeit der Zell-Lagerung mit besonderer Schärfe von dem gesamten umliegenden Gewebe ab. Die Elemente liegen hier als schmale Zelltafeln in 8 - 10 Reihen nebeneinander. Auch hier sind es besonders die langen antiklinen Wände, die die Entstehung eines ganz regelmässigen, nach innen ein wenig gekrümmten Zellnetzes verursachen.

Aus den von diesen auffallenden, schalenartigen Zell-Lagen umfassten Teilen des Vegetationspunktes gehen die Achselknospen hervor. Ehe ich auf ihre Entwicklung näher eingehe, fasse ich die bisherigen Ergebnisse noch einmal kurz zusammen.

Der Vegetationspunkt von *Syringa vulgaris* ist in Tunica und Corpus gegliedert. Die Tunica ist zweischichtig. Die erste Schicht bleibt stets, auch bei allen Organbildungs-Prozessen, einschichtig. Die zweite Schicht ist in Minimalflächen ebenfalls einschichtig, in Maximalflächen bisweilen lokal aufgespalten. Im Blatt erfährt sie stets eine Aufspaltung.

Das Corpus lässt in manchen Stadien eine schichtenmässige Anordnung der peripheren Zellen erkennen. In Maximalflächen ist eine deutliche Doppellage vorhanden. Ihre Aufspaltung findet in einem gipfelständigen Zellkomplex zuletzt statt. Die abgespaltenen Elemente werden dem Corpus-Gewebe aufgelagert. In diesem besteht infolge regelloser Zellteilung, die bisweilen Kreuzteilung sein kann, keine übersichtliche Zellanordnung. Erst weiter nach innen treten Vertikalreihen auf, in denen die Meristemzellen zu Markzellen umgebildet werden. In Minimalflächen ist eine Corpus-Schicht nicht deutlich erkennbar.

In Maximalflächen beginnt in den Achseln des zweiten Blattpaares die Ausbildung von zwei schmalen, uhrglasartigen Zellenzonen. An ihrer Entstehung sind Tunica und Corpus gemeinsam beteiligt. Sie sondern zwei Komplexe embryonaler Zellen ab, die sich zu Achsel sprossen entwickeln.

## c. Der Achselspross. Primäre Anlage und Histogenese.

Die abgesonderten Zellenkomplexe - einschliesslich der uhrglasartigen Zonen - erscheinen in Medianschnitten etwa in der Form von Ellipsen mit  $35 \mu$  und  $55 \mu$  grossen Durchmessern (Abb. 15). Ihr oberes Drittel ist durch die schräg nach oben verlaufende Scheitelflächen-Linie abgeschnitten. Im Querschnitt (Abb. 18) treten sie ebenfalls als vollständige Ellipsen mit kleinem Durchmesser von  $35 \mu$  und grossem von  $85 \mu$  auf. Räumlich kann man sich mithin jeden Komplex vorstellen als bikonvexe Linse.

Die Abtrennung der Randkomplexe vom Meristem der Maximalfläche ist ein sekundärer Vorgang. In einem früheren Zustand, in dem die sie verursachenden anatomischen Differenzierungen noch nicht begonnen haben, stehen sie mit dem scheitelständigen Meristem in lückenlosem Zusammenhang (Abb. 15, rechts). Erst wenn durch antikline Wände die tafelförmigen Zellen entstehen, wird auch die zunehmende Absonderung der Komplexe deutlich. Sie liegen auch dann noch im Bereich der Scheitelfläche.

Die tafelförmigen Zellen treten in der äusseren Tunica-Schicht zuerst auf. Anschliessend entstehen sie auch in der inneren Tunica-Schicht und den Corpus-Elementen. Die Zellteilungen erfolgen also akroflagal. Ich bemerke dies besonders, weil man beim ersten Anblick dieser Differenzierungen zunächst sofort an procambiale Vorgänge denkt und geneigt ist, ihr Auftreten zur Anlage der Procambiumstränge des Internodiums in genetische Beziehung zu bringen. Diese findet jedoch in tieferen Regionen des Corpus-Gewebes statt. Ausserdem schliesst auch die bei dem in Frage stehenden Differenzierungsprozess eingeschlagene akroflagale Richtung jede Beziehung zu procambialen Prozessen, die akropetal verlaufen, aus.

Jeder Komplex umfasst Elemente der Tunica und des Corpus. Alle Zellen haben die Charaktere des typisch embryonalen Zustandes. Die Zellen der Tunica sind nur antiklin geteilt (Abb. 15).

In Querschnitten, die durch die entsprechende Region eines Vegetationspunktes des gleichen Stadiums geführt wurden, erkennt man ohne grosse Schwierigkeiten die bisher geschilderten Vorgänge wieder. Ich habe, um die Kombination genau durchzuführen, die zu vergleichenden Gewebeteile in der Abb. 15 durch zwei, in der Abb. 18 durch eine punktierte Linie markiert<sup>1)</sup>. Die Analyse des linken Komplexes im Längsschnitt (Abb. 15) ergibt von innen nach aussen:

1. eine grössere Anzahl kleiner Zellen (+). Sie sind durch perikline und antikline Teilungen, u. a. durch Kreuzteilungen entstanden.

2. fünf tafelförmige Zellen (o), die durch ein- bzw. zweimalige Teilung aus zwei Zellen entstanden sind;

3. zwei voluminöse Zellen (.) ;

4. vier kleinere, durch annähernd perikline Teilungen entstandene Elemente (x) ;

5. Elemente des Blattparenchyms.

Im Querschnitt (Abb. 18 linkes Zellnetz) stellt man auf der punktierten Linie von links nach rechts fest:

1. eine Anzahl kleiner Zellen (+) ;

2. sechs tafelförmige Zellen, anscheinend aus drei grösseren durch einmalige antikline Teilung entstanden (o) ;

3. eine antiklin geteilte und eine ungeteilte voluminöse Zelle (.) ;

4. fünf kleinere Zellen, vermutlich Teilprodukte periklin oder annähernd periklin geteilter Elemente (x) ;

5. Zellen des Blattparenchyms.

Die unter gleicher Nummer und Bezeichnung aufgeführten Zellen sind aufeinander zu beziehen. Für den rechten Komplex (Abb. 15) und sein Querschnittsbild (Abb. 18, rechtes Zellnetz) führt die von denselben Gesichtspunkten geleitete Analyse

1) Der Abstand der beiden Linien in Abb. 15 entspricht der Querschnitts-Dicke ( $= 7,5 \mu$ ). Die Linie in Abb. 18 gibt die Richtung des medianen Längsschnittes (Abb. 15) an.

und Kombination zu ähnlicher Übereinstimmung.

Die weitere Entwicklung der Komplexe erfolgt in den Achseln des dritten Blatt-paares. Ich habe schon eingehend erörtert, wie in Vegetationspunkten mit Minimal-fläche die uhrglasförmige Zone grössere Ausdehnung gewinnt und aus dem Zellnetz von Längs- und Querschnitten mit eindringlicher Schärfe hervortritt. Durch sie werden die linsenförmigen Komplexe einseitig scharf umrissen. Sie erscheinen wie zwischen die jüngsten und dritten Blattpaare eingekeilt, und man bekommt den Ein-druck, als wachse an diesen Stellen ein "Fremdkörper" heran, der gegen das Urmer-istem durch die Zone der tafelförmigen Zellen besonders abgeschlossen wird.

Bisher waren die Tunica-Schichten hier frei von periklinen Wänden. Die äusse-re Schicht bleibt wie gewöhnlich auch weiterhin einfach. Die zweite hingegen wird früher oder später teilweise aufgespalten. Schon in diesem Stadium habe ich wie-derholt perikline Teilungen besonders in den unmittelbar im Blattwinkel gelegenen Zellen beobachtet. Die Figur 9 a gibt einen solchen Fall wieder, der zugleich sehr schön erkennen lässt, wie eines der Teilprodukte aus dem Verband der Schicht in das darunter gelegene Gewebe gewissermas-sen herausgedrängt wird. Der fragliche Zellkomplex ist durch Einzeichnung der Kerne hervorgehoben. Fig. 9 b zeigt schematisch die Folge der Teilungen.

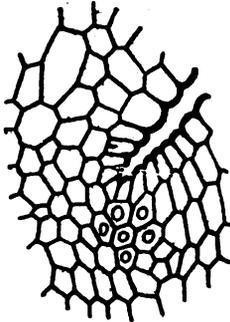


Fig. 9 a. *Syringa vulgaris* Totale Auf-spaltung der 2. Tunica-schicht und "Ver-werfung" von Tunica-Elementen zwischen Corpuzellen. 450:1.

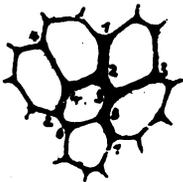


Fig. 9 b. Schemati-sche Skizze zu 9 a.

Perikline Teilungen der zweiten Tunica-Schicht in den Randkomplexen habe ich häufiger an der Umbiegungsstelle der Schicht in den Blattgrund als im übrigen Teil beobach-tet. Sie treten aber auch hier auf. Wenn ich auch in kei-nem Falle eine durchgehende Aufspaltung beobachten konnte, so ist doch kaum anzunehmen, dass sich die Zellen der 3. Schicht vom Corpus des Hauptkegels herleiten.

Die bisher beschriebenen Differenzierungen vollziehen sich zum grössten Teil ausserhalb des Bereiches der Scheitelfläche. Von ihr sind die Komplexe durch die jüngsten Blattanlagen getrennt. Es ist deshalb auch nicht mehr an-gebracht, weiterhin den Ausdruck "Randkomplex" für ihre Bezeichnung zu gebrauchen. Ich will diese Gewebeteile, weil sie sich zu Achselsprossen entwickeln, nurmehr Achsel-spross-Meristeme nennen.

KOCH hat in seiner ausgezeichneten Analyse des Vege-tationspunktes von *Syringa vulgaris* die frühesten Zustände der Achselspross-Bildung nicht erwähnt. Er setzt den Beginn der Knospenentwicklung in die Achseln des dritten oder vierten Blattpaars (20, 403) und betont wiederholt, dass die Achselsprosse "aus embryonalem Gewebe hervorgehen, das mit demjenigen des Vegetationspunktes nicht mehr zusammenhängt" (20, 396 und 403) <sup>1)</sup>. Auf Grund meiner Beobachtungen muss dieser Satz eine nicht unwesentliche Einschränkung erfahren. Es existiert ein Zu-stand, in dem jedes Achselspross-Meristem mit dem Vegetationspunkt als ein Teil desselben in vollständigem Zusammenhang steht und erst nach u. nach, jedoch noch innerhalb der Scheitelfläche durch sich differenzierende Zellen vom Urmeristem abgetrennt wird und bis zur Entstehung eines neuen Blattpaars neben dem Scheitelmeristem, von ihm durch eine schmale Zone sich differenzieren-der Zellen getrennt, liegen bleibt. Erst mit der Emporwölbung neuer Blatthöcker scheiden die beiden Achselspross-Meristeme räumlich aus dem Bereich des Vege-tationspunktes im engeren Sinne, d. i. der Scheitelfläche, aus.

Die von FAMILTZIN (6, 594) angenommene genetische Beziehung der Achselspross-Anlage zu dem sich heranbildenden jüngsten Internodium existiert nicht. FAMILTZIN

1) Vergl. auch 20, 396: "Ein vom terminalen Vegetationspunkt herrührender iso-liertes (von K. getrennt) Komplex embryonalen Gewebes, also eine Art inter-kalarer Bildungsschicht, ist der Ausgangspunkt für das neue seitliche Organ".

sieht in den tafelförmigen Zellen den äusseren Teil des sich nach unten stark verbreiternden Internodiums. Diese morphologische Identifizierung hat zur Voraussetzung, dass die tafelförmigen Zellen im gesamten Umkreis des Stengel-Querschnittes ausgebildet sein müssten. Das ist nicht der Fall. An seinen Beobachtungen zutreffend ist lediglich die Tatsache, dass die Achselspross-Meristeme in einer späten Entwicklungsphase in das jüngste, nur als schmaler Meristem-Streifen vorhandene Internodium eingekleilt sind. Ihre Entstehung fällt in einen Zeitpunkt, in dem das jüngste Internodium überhaupt noch nicht vorhanden ist.

Die wesentlichsten Veränderungen des Achselspross-Meristems sind in dem Gewebeteil erfolgt, der entwicklungsgeschichtlich zum grössten Teil auf das Corpus des Vegetationspunktes zurückzuführen ist. Auf die Veränderungen in den schmalen Zellen der uhrglasförmigen Zone habe ich schon hingewiesen. Jenseits davon, im eigentlichen Achselspross-Meristem, sind fast alle unter der Tunica gelegenen Zellen periklin und antiklin geteilt (Abb. 16). Betrachtet man die rechte Achselspross-Anlage, so stellt man in der dritten Schicht von aussen fest, dass in der ersten Zelle, die auf die tafelförmigen Elemente folgt, eine parakline Wand aufgetreten ist. Die beiden rechten Nachbarzellen sind sehr hoch und schmal und verharren in ungeteiltem Zustand. Auf sie folgen der Reihe nach: eine Vierergruppe, eine ungeteilte Zelle und abermals eine Vierergruppe.

Ganz ähnliche Entwicklungszustände liegen in der entsprechenden Zellreihe der linken Knospenanlage vor. Diese Teile des Achselspross-Meristems zeigen also ein ganz ähnliches Verhalten wie die Corpus-Schicht in Maximalflächen.

In dem anschliessenden Gewebe findet ebenfalls lebhaftes Zellteilung statt. Fast alle Zellen werden davon betroffen, nur wenige verharren in ungeteiltem Zustande. Sie heben sich infolge dessen als besonders grosse Elemente von den umliegenden geteilten ab. Die Richtung der neuen Zellwände ist jedoch so ungleichmässig, dass man von antikliner und perikliner Teilung nicht mehr sprechen kann. So kommt es, dass auch ihre Anordnung sehr undurchsichtig ist und jeder Versuch, genetische Beziehungen zu bestimmten Zellverbänden der vorhergehenden Entwicklungsphase nachzuweisen, scheitert. An vereinzelt Stellen tritt lediglich die Gruppierung zu 2, 3 oder auch 4 genetisch zusammengehörigen Zellen (wie an den entsprechenden Stellen der Maximalfläche) deutlicher hervor und lässt auf ihre Entstehung durch vollkommene und unvollständige Kreuzteilung grösserer Elemente zurückschliessen.

Ein einheitliches Charakteristikum der geteilten Zellen ist ihr geringes Volumen. Trotzdem hat das gesamte Achselspross-Meristem an Gesamtvolumen gegenüber den Anlagestadien beträchtlich zugenommen. Es hat sich infolge dessen auch, wie Querschnitte zeigen, rechts und links von der Basis des Tragblattes weiter ausgedehnt. Die Ellipsen-Durchmesser betragen jetzt 50 und 200  $\mu$ .

Die weitere Entwicklung vollzieht sich in den Achseln des vierten Blattpaares (Abb. 19). Äusserlich fällt zunächst auf, dass sich die Neubildung von dem darüberliegenden Internodium scharfer absetzt. Während bisher die Aussenseite des jüngsten Blattdückers ganz gleichmässig gegen die Blattbasis abfiel, ist nunmehr beim Übergang des Internodiums in die Achselspross-Anlage die Oberfläche scharf nach innen geknickt. Dadurch beginnt die Achselhöhle des Blattes als solche sichtbar zu werden. Die Achselspross-Anlage wird nach und nach in sie verlagert. Besonders deutlich ist die Knickung auf der Aussenseite der Tunica. Sie besteht aber auch innerhalb ihrer und der folgenden Schichten. Diese Teile haben ausserdem eine deutliche Emporwölbung erfahren. Eine kleine Scheitelfläche beginnt somit am Spross-Vegetationspunkt hervorzutreten. Mehr oder weniger alle Zellen, besonders die der Tunica und die peripheren Corpus-Elemente, sind zu normaler Grösse embryonaler Zellen herangewachsen. Das Gesamt-Volumen hat dadurch weiter an Umfang gewonnen.

Die schichtenförmige Anordnung der peripheren Elemente tritt deutlich hervor. Für die Tunica des neuen Vegetationspunktes muss sie ja ohne weiteres erwartet werden. Aber auch in dem anschliessenden Corpus-Gewebe ist eine viel regelmässiger Zellgruppierung zustande gekommen als vorher (Vergl. Abb. 19). Tiefer im Innern liegt ein kleiner, unregelmässig geteilter Zellenkomplex, der gegen die

Mitte der schwach gewölbten Scheitelfläche steil aufgerichtet ist. Die Anordnung seiner Elemente lässt einen mehr oder weniger regellosen Verlauf der Zellteilungen voraussetzen. Die Emporwölbung der darüber gelegenen Schichten und die scharfe Absetzung der ganzen Achsel spross-Anlage gegen das Internodium sind in erster Linie durch das Wachstum dieses Zellenkomplexes verursacht.

In dieser unschwer durchzuführenden Gliederung des Achsel spross-Meristems kommt die inzwischen eingetretene Histogenese zum Ausdruck. Der junge Achsel spross in Abb. 19 konstituiert sich aus 2 Struktur-Elementen: Tunica und Corpus. Die Tunica umfasst zwei einschichtige Zell-Lagen. Sie stehen in genetischer Beziehung zu den korrespondierenden Schichten des primären Vegetationspunktes. Das Corpus weist in seinem peripheren Teil ebenfalls einen deutlichen Schichtenbau auf. Bei *Syringa* ist es viel schwieriger als bei den zuvor besprochenen Objekten mit Sicherheit zu entscheiden, auf welche Schicht des primären Vegetationspunktes die peripheren Corpus-Elemente zurückgehen. Bisweilen gewinnt man beim Verfolg des Zusammenhanges bis in den Hauptkegel den Eindruck, dass es dessen Corpus-Schicht ist, die diese Elemente liefert. Dann würden also Tunica und Corpus der Knospe aus den gleichnamigen Elementen des Stamm-Scheitels hervorgegangen sein. Nun treten aber zum mindesten gelegentlich an entsprechenden Stellen früherer Entwicklungsstadien perikline Wände auf (Fig. 9 a). Zudem kann ja auch im Scheitel selbst gelegentlich eine lokale Aufspaltung der Tunica erfolgen. Überall, wo derartige Teilungen eingetreten sind, gehen die fraglichen Zellen der Achselknospe dann auf die Derivate der zweiten Tunica-Schicht zurück. Ob aber solche Aufspaltungen in einem früheren Stadium wirklich eingetreten sind, kann man später nicht mehr entscheiden, da die inneren Tunica-Deszendenten dann gleichmässig zwischen die Reihe der Corpus-Zellen "verworfen" sind. Es kommt aber auf die Entscheidung hier auch nicht sehr an, da, wie wir gleich sehen werden, die zweite Tunica-Schicht der Knospe später ebenfalls perikline Teilungen erfährt.

Die folgenden Phasen der Achsel spross-Entwicklung bedürfen keiner speziellen Analyse. Es mag der Hinweis genügen, dass die anfangs nur schwache Wölbung der Scheitelfläche in eine ausserordentlich starke, fast halbkreisförmige Krümmung übergeht, wie sie am terminalen Vegetationspunkt nie auftritt (Abb. 20). In der zweiten Tunica-Schicht erkennt man lokale Aufspaltungen. Die Corpus-Schicht wird durchgehend aufgespalten und liefert auf diese Weise einen beträchtlichen Zuwachs. Im Corpus-Gewebe ordnen sich die Deszendenten der Mark-Initialen in Vertikalreihen. Das harmonische Zusammenwirken dieser Wachstumsprozesse hat die weitere Vergrösserung und das zunehmende Hervortreten des jungen Achsel sprosses in die Achselhöhle seiner Tragblattes zur Folge. Diese Vorgänge vollziehen sich in den Achseln des fünften Blatt paares. Sehr bald, gewöhnlich an Sprossen in den Achseln des 6. und 7. Blatt paares, erfolgt die Anlage eines Blatt paares. Nach seiner Ausbildung nimmt die Scheitelfläche die am primären Vegetationspunkt beobachtete Form an.

Von den Elementen des primären Vegetationskegels ist also schliesslich in diesem Stadium nur die erste Tunica-Schicht, das Dermatogen, als intakte Schicht erhalten geblieben. Die zweite Tunica-Schicht hat im Laufe der geschilderten Entwicklung so oft zum mindesten eine lokale Aufspaltung erfahren, dass höchst wahrscheinlich die ganze obere Kuppe des Corpus einer entwickelten Knospe letzten Endes auf Derivate dieser Schicht zurückzuführen ist. So wird bei der austreibenden Knospe, selbst wenn am Grunde noch Abkömmlinge des ursprünglichen Corpus vorhanden sind, schliesslich alles innere Gewebe von der zweiten Schicht des ursprünglichen Kegels abstammen. Es ist dies für die Theorie der Periklinal-Chimären, auf die noch zurückzukommen sein wird, von einiger Bedeutung.

Eine kurze Betrachtung erfordert zum Schlusse noch die weitere Entwicklungsgeschichte der uhr glasförmigen Zellenzone.

An Spross-Anlagen in den Achseln des dritten Blatt paares (Abb. 16) ist ihre Differenzierung bis zur Basis des Spross-Meristems durchgeführt. In den anschliessenden Entwicklungsstadien schreitet ihre Ausbildung gegen das Parenchym des Tragblattes weiter vor. Auf der an das Internodium angrenzenden Seite erfahren hingegen ihre Elemente eine nicht unbedeutende Veränderung (Abb. 19). Die tafelförmigen

förmigen Zellen strecken sich nämlich jetzt in der Richtung ihres kurzen Durchmessers, teilen sich und nehmen Form und Gestalt derjenigen Elemente an, zwischen die sie bisher eingeschaltet waren. Dieser Vorgang trägt zur Emporwölbung der Schichten des Spross-Meristems, ihrer anfänglich steilen Aufrichtung und der Verlagerung des Achsel sprosses in die Achselhöhle seines Tragblattes wesentlich bei.

An der Basis voll entwickelter Knospen mit zwei bis drei Blattpaaren ist die uhrglasförmige Zone mehr oder weniger vollständig erhalten. Sie verläuft von der Basis des Tragblattes bis annähernd zur Basis des Internodiums und schliesst den Achsel spross gegen das Blatt- und Rindenparenchym ab.

Ihr weiteres Schicksal habe ich nicht verfolgt. Ich vermute aber, dass sie, solange die Knospe in der Ruhe verharret, in der zuletzt beobachteten Form und Ausbildung erhalten bleibt. Wird infolge besonderer Vegetationsverhältnisse oder überhaupt erst in einer neuen Vegetationsperiode der Formwechsel des sekundären Vegetationspunktes fortgesetzt, dann beginnt möglicher Weise das Wachstum mit einer Streckung der tafelförmigen Zellen. Dadurch wird das basale Internodium des Achsel sprosses bedeutend verlängert und der Achsel spross weiter aus der Blattachsel hervorgehoben.

### 6. SCROPHULARIA NODOSA L.

Auch am Vegetationspunkt von *Scrophularia nodosa* habe ich eine Anzahl von Messungen ausgeführt, die in Tabelle VI zusammengestellt sind. Sie lassen eine

Tab. VI. Formwechsel des Vegetationspunktes von *Scrophularia nodosa*

Objekt-Serie.	Scheitelfläche		Höhe	Zuwachs %		Höhe des			
	Grundriss			Kurzseite	Langseite	1. Blattpaars		2. Blattpaars	
	Kurzseite	Langseite	1.Bl.			r.Bl.	1.Bl.	r.Bl.	
1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.		8.	
Q VI 15	0,08	0,145	0,038	-	28	0,09		0,45	0,49
L I 5	0,092	0,183	0,042	15	16	0,027	0,03		
Q V 3	0,1	0,18	0,06	25	24	0,12		0,48	0,44
L III 9	0,104	0,188	0,082	30	30	0,045	0,049	0,37	0,35
L IV 5	0,112	0,222	0,102	40	53	0,16	0,157	0,74	0,79

ähnliche periodische Formveränderung der Scheitelfläche erkennen wie die bisher beschriebenen Objekte; nur tritt sie hier noch viel deutlicher in die Erscheinung

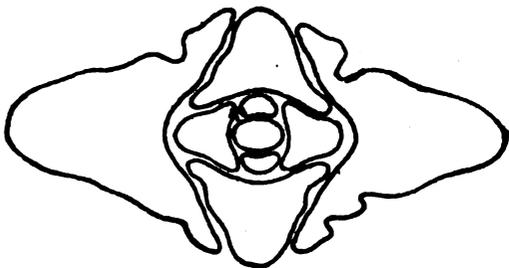


Fig 10 Querschnitt durch die Scheitelfläche des Vegetationspunktes von *Scrophularia nodosa*. 44 : 1.

Unter meinen Objekten zeigt der in Abb 24 reproduzierte Medianschnitt die grösste Oberflächen-Entwicklung. Die Kurzseiten messen in diesem Falle 0,112 mm, die Langseiten 0,222 mm, die Höhe 0,102 mm. Hier sind bereits die ersten Zellteilungen im Gange, welche die Blattbildung einleiten. An den mitgeteilten Massen ist die Höhe besonders beachtenswert. Der Vegetationspunkt von *Scrophularia nodosa* ist bei maximaler Meristem-Entwicklung ein kleiner, wirklicher Keimel mit elliptischem Grundriss (Fig. 10).

Die kleinste, in Längsschnitten von mir beobachtete Scheitelfläche hat einen Grundriss von 0,08 x 0,145 mm und eine Höhe

(über der Basis des jüngsten Blattpaares) von 0,038 mm. Der Vegetationspunkt ist in diesem Zustand kappenförmig (Abb. 21).

Kegelform und Kappenform folgen periodisch aufeinander. Die Kegelform ist der Ausdruck maximaler Meristem-Entwicklung, die Kappenform die Folge minimaler Meristem-Entwicklung. Schon KOCH (20, 475) hat diesen rhythmischen Wechsel zweier charakteristischer Scheitelflächen-Gestalten bei einigen seiner Untersuchungs-Objekte beobachtet.

Das Wachstum bei der Umbildung der Scheitelfläche in die Kegelform ist in der Richtung der Blattstellungs-Ebenen von annähernd gleichgrosser Intensität (40% : 56%). Der Grundriss des Vegetationspunktes bleibt also beim Übergang vom kappenförmigen in den kegelförmigen Zustand, abgesehen von den Höhen-Verhältnissen, annähernd unverändert. Ganz beträchtlich ist der Zuwachs der Höhe. Es wird im folgenden dargelegt werden, dass diesem Höhen-Zuwachs ein ganz eigenartiger Wachstumsmodus der subepidermalen Elemente zugrunde liegt.

Für den histologischen Bau des Urmeristems ergeben sich bei der Analyse medianer Längsschnitte ganz eigenartige Konstitutions-Verhältnisse. Die Zellen des Urmeristems sind peripher in 2 scharf hervortretenden Schichten angeordnet (Abb. 23). Sie lassen sich, vom Scheitel beginnend, über das jüngste Internodium und die Blattachsen bis in die jüngsten Blätter verfolgen. Auf sie folgt eine kompakte Masse regellos gelagerter Elemente, die gegen die Achseln der jüngsten Blätter durch hohe, langgestreckte Zellen in ganz scharf ausgeprägter Schichtenanordnung begrenzt wird. Für das gesamte unter den beiden Aussenschichten gelegene Meristem ist der Entwicklungsgang nicht ohne weiteres zu überblicken. Meist ist es ganz unmöglich, innerhalb dieser Füllmasse ein regelmässiges Schichtensystem zu rekonstruieren.

Die Zellen der beiden Aussenschichten haben annähernd gleiche Höhe (cf. Tab. I) und hohe zylindrische Gestalt.

In der äusseren Schicht teilen sie sich jederzeit nur antiklin. Die einschichtige Anordnung bleibt infolge dessen dauernd erhalten. Die Zellen der inneren Schicht lassen ihr eigenartiges Verhalten am klarsten in Minimalflächen (Abb. 21) erkennen. Sie wachsen, dem Verbreiterungsbestreben der Scheitelfläche folgend, zunächst wie die Elemente der Aussenschicht in perikliner Richtung und teilen sich antiklin. Die antiklinen Teilprodukte strecken sich aber stark und nehmen eine hohe, zylindrische Form an. Ihre antiklinen Wände sind in diesem Zustand stets viel grösser als die entsprechenden Zellwände der Aussenschicht. In der Abb. 24, die einen Vegetationspunkt zur Zeit der Umwandlung der Kegelform in die Kappenform in medianem Längsschnitt darstellt, ist dieser Zustand in den Zellen, die direkt unter der Scheitelmittle liegen, sehr schön zu beobachten. Hier enthält ausserdem eine Zelle bereits eine perikline Wand. In einiger Entfernung von ihr sind alle vordem zylindrischen Zellen periklin geteilt. In manchen Teilprodukten hat sich die Aufspaltung schon wiederholt. Infolge dessen beginnen an diesen Stellen zwei Blatthöcker aus der Scheitelfläche hervorzutreten. Weiter abwärts, im Internodium, haben die Zellen wieder hohe zylindrische Gestalt. In den Blattachsen sind sie bisweilen wieder niedriger und nehmen sogar kubische Form an. Innerhalb der dritten Blätter sind sie in perikliner Richtung langgestreckt und aufgespalten.

Verfolgt man das Schicksal des Scheitelteiles der zweiten Schicht weiter, so



Fig. 11. Aufspaltung d. Corpus-Schicht in Scheitelteil d. Minimalfläche v. *Scrophularia nodosa*. 450:1

konstatiert man, dass sich die in Frage stehenden Zellen periklin zu teilen beginnen (Abb. 21 und Fig. 11; Fig. 11 ist der Abb. 21 entnommen). Das Alter und die genetische Zusammengehörigkeit der Zellen ist durch verschiedene Stärke der Zellwände zum Ausdruck gebracht). Unmittelbar unter dem Scheitel-Mittelpunkt liegt eine Vierergruppe (a), die offenbar aus einer Zelle durch einmalige antikline Teilung mit nachfolgender perikliner Teilung der Derivate entstanden ist. Nach links folgen 2 schmale Zellen (b), die sich noch nicht periklin geteilt

haben. Die folgende Vierergruppe (c) lässt wieder die perikline Teilung zweier genetisch zusammengehöriger Elemente erkennen. Rechts von der Vierergruppe a liegen zwar Dreiergruppen. In der ersten (d) ist nur die linke, in der zweiten (e) nur die rechte Zelle periklin geteilt. In allen noch nicht aufgespaltenen Gliedern dieser Gruppen steht die perikline Teilung vermutlich unmittelbar bevor. Es wird also der ganze Scheitelteil der zweiten Schicht durchgehend in eine Doppellage aufgespalten.

Zeitlich steht der Beginn der Aufspaltung in engster Beziehung zur Erhöhung der Scheitelfläche über die jüngsten Blatthöcker und zur Wiederherstellung des kegelförmigen Zustandes des Vegetationspunktes. Lässt man die Annahme gelten, dass in jedem Glied einer Vierergruppe das Wachstum mit derselben Intensität fortwirkt wie in der ungeteilten Zelle, dann wird daraus allein schon ersichtlich, dass die Spross-Spitze um ein Beträchtliches fortwächst, d.h. dass sowohl die Breite der Scheitelfläche zwischen den jüngsten Blatthöckern wie auch ihre Höhe über denselben grösser wird.

Hinsichtlich der Richtung und des Verlaufs der Aufspaltung wäre zu bemerken, dass sie nach meinen Feststellungen in verschiedenen Zellen, deren gegenseitige Lageverhältnisse oben angegeben wurden, bereits vollzogen war. Ob sie in den Zellen, die unmittelbar unter dem Scheitel-Mittelpunkt liegen, begonnen und von hier aus auf die seitlich davon gelegenen Elemente übergegriffen hat, liess sich in diesem Falle nicht mehr entscheiden. In einem andern Fall (Abb. 23) war jedoch der Scheitelteil der zweiten Schicht noch nicht aufgespalten, während seitlich davon in vereinzelt Zellen die perikline Teilung bereits durchgeführt war. Das Eine ist jedenfalls sicher, dass sie nicht an einer bestimmten Stelle, etwa in der Scheitel-Mitte, beginnt und von da aus allseitig gleichmässig, unter Teilung jeder Zelle, von der einen zur andern fortschreitet. Immer sind zwischen aufgespaltenen Zellen vereinzelt Elemente oder kleine Gruppen wie Lücken oder Inseln gelegen, in denen die perikline Teilung noch nicht erfolgt ist. Man legt sich bei der Betrachtung derartiger Zustände unwillkürlich die Frage vor, ob nicht doch vielleicht die Aufspaltung der zweiten Schicht eine recht lückentafte ist. Dass dem nicht so ist, beweisen die Zustände in späteren Entwicklungsstadien, in denen, wie in Abb. 24, zwei deutliche periphere Schichten vorhanden sind. An der durchgehenden Aufspaltung ist mithin nicht zu zweifeln.

Histologisch bedeutungsvoll ist die Aufspaltung dieses Bezirkes, insofern durch sie Elemente des Zuwachses geschaffen werden, die der Füllmasse des Vegetationspunktes "aufgelagert" werden. Wir haben es bei diesem Vorgang, der sich fortgesetzt wiederholt, mit einem ganz neuen, bisher noch nicht beobachteten, eigenartigen Wachstums-Typus von Vegetationspunkten zu tun. Die aufgelagerten Elemente erfahren ihrerseits sowohl perikline wie antikline Teilungen, ohne dass es möglich wäre, darin eine bestimmte Regel zu erkennen. So kommt es, dass der zentrale Teil des Urmeristems weder deutliche perikline Schichten noch etwa antikline Reihen aufweist.

Zu den bisher geschilderten Vorgängen steht das Wachstum der zweiten Schicht in den Randteilen der Scheitelfläche in einem gewissen Gegensatz. Es wurde schon erwähnt, dass an diesen Stellen keine Aufspaltung stattfindet <sup>1)</sup>. Durchgängig trifft man hier Zellen in jener hohen, zylindrischen Gestalt an, wie ich sie als charakteristisch für die Elemente der zweiten Schicht in Maximalflächen bezeichnet habe (Abb. 24). Gegen die Blattbasis zu verjüngt sich ihr antikliner Durchmesser mehr und mehr, sodass in den Blattachsen ihre Form fast vollkommen den Elementen der Aussenschicht gleicht. An diesem Zustande wird auch nichts geändert, wenn sich zwei neue Blatthöcker an der Grenze zwischen dem zentralen und dem peripheren Teile der Scheitelfläche emporzuwölben beginnen und dadurch die bisherigen Randteile für die Ausbildung des Internodiums vom Scheitelteil des Vegetationspunktes abge sondert werden. Sowohl vor (Abb. 23) als nach der Anlage eines Blattpaars (Abb. 24) teilen sich an diesen Stellen die Zellen der zweiten Schicht

1) Eine Aufspaltung an diesen Stellen findet jedoch bei der Achselknospenbildung statt, worauf noch zurückgekommen wird.

nur antiklin. Die Teilungen wiederholen sich in jeder Zelle ein oder auch mehrere Male, wodurch, wie der Querschnitt zeigt (Abb. 25) die Teilprodukte schmale tafelförmige Gestalt annehmen. Derartige Teilungen spielen sich nun auch in tiefer liegenden Zellen - und zwar ausschliesslich in den Blattachsen - ab, sodass man hier ausser den beiden Aussenschichten noch 3 bis 4 ähnliche Zell-Lagen feststellt (Abb. 23 und 24). Die antiklinen Wände ihrer Elemente bilden zusammen mit den entsprechenden Wänden der darüberliegenden Zellen eine ganz charakteristische Schar gleichgerichteter Kurven, deren Brennpunkt in der Richtung der Blattachse liegt. Im Querschnitt (Abb. 25) treten diese Zellen in schmaler tafelförmiger Gestalt auf und sind in 6 Reihen nebeneinander angeordnet. Die confokale Lagerung ist jedoch weniger präzis als im Längsschnitt. Räumlich vorgestellt gleicht der ganze äusserst winzige Schichtenkomplex einer kleinen Uhrschale, die im Scheitel-Meristem so orientiert ist, dass ihre Öffnung gegen die Blattachse, ihr Boden ungefähr gegen das Scheitel-Meristem gerichtet ist. Die Grundzüge des anatomischen Baues und die Orientierung der Schale stimmen mit den bei *Syringa* beobachteten Verhältnissen vollkommen überein.

Die Entstehung dieser Schalenkomplexe wird durch Abbildung 22 schön illustriert. Man sieht, dass, während der Mittelkomplex des Scheitels durch perikline Wände (a) aufgespalten wird, die seitlichen Zellen sich zwar in perikliner Richtung strecken, dass aber perikline Teilung hier unterbleibt und vorläufig nur antikline Wände angelegt werden.

An dieses Stadium schliesst sich das in Abb. 23 wiedergegebene an. Viele von den abgespaltenen Zellen des Füllgewebes haben sich unter grosser Mannigfaltigkeit geteilt. Ihre Ascendenz ist nur noch schwer zu erkennen, die Zugehörigkeit bestimmter Elemente zu einer abgespaltenen "Schicht" nicht mehr festzustellen, ein Schichten-Verband infolge dessen auch nicht mehr nachzuweisen. Die seitlich davon gelagerten Zellen sind durch weiteres Streckungs-Wachstum noch höher geworden. Ihre Zahl ist durch antikline Teilungen vermehrt und die bisherige Zylinderform infolge dessen in eine schmale, tafelförmige Gestalt umgewandelt worden. Ihre Anordnung in äusserst regelmässigen, übereinander lagernden, kurzen Schichten tritt mit eindringlicher Klarheit hervor.

Endlich ein letztes Entwicklungsstadium in Abb. 24. Das Urmeristem hat sein maximales Volumen, die Scheitelfläche den höchsten Grad ihrer Emporwölbung erreicht. Innerhalb des Füllgewebes dauern die Zellteilungen an. Die Anordnung der Teilprodukte ist immer unübersichtlicher geworden, doch ist es klar, dass sie alle Derivate der zweiten Schicht sein müssen. Nur in den hohen, tafelförmigen Elementen ist die überaus distinkte Lagerung, wie sie in der Abb. 22 bereits zu erkennen ist und in Abb. 23 mit zunehmender Schärfe hervortritt, infolge des einheitlichen, antiklinen Wachstums- und Teilungs-Modus beibehalten. Erst nachträglich treten in vereinzelt Zellen dieses Schalenkomplexes auch perikline Teilungen auf, die aber die Regelmässigkeit der Gesamt-Struktur in keiner Weise beeinflussen.

Wie die entsprechenden Bildungen bei *Syringa*, stehen auch hier die Schalenkomplexe mit der Anlage der Achselknospen in engstem Zusammenhang.

Schon in Abb. 22 ist die entsprechende Zellgruppe, deren Elemente ganz anders als die "Schalenzellen" gestaltet sind und in ihren Formen grosse Übereinstimmung mit den Zellen des Urmeristems aufweisen, deutlich zu erkennen. Diese Elemente (in Abb. 22 durch Eintragen des Kernes besonders gekennzeichnet) haben rein embryonalen Charakter. Es sind im Längsschnitt 10. Besonders auffällige Teilungen sind in ihnen noch nicht zu erkennen. Nur an den äusseren Zellen des Komplexes konstatiert man eine etwas auffällige Streckung in antikliner Richtung. Die weiter innen gelegenen Elemente haben in allen Richtungen etwa gleichgrosse Durchmesser.

In Abb. 23 erkennt man ohne weiteres, dass die von den uhrglasförmigen Schalen umhüllten Zellen-Komplexe in den Achseln der zweiten Blätter ein fortgeschrittenes Entwicklungs-Stadium der in Frage stehenden Zellengruppen sind. Die Anzahl der Zellen in jedem Komplex ist durch perikline und antikline Teilungen der meisten Elemente annähernd auf das Doppelte vermehrt. Ihre Grösse ist jedoch bedeu-

tend geringer als vordem. Ein Wachstum hat in ihnen kaum stattgefunden, denn im Volumen des gesamten Komplexes besteht kaum ein Unterschied gegenüber dem vorhergehenden Stadium. Die erste Schicht zieht als einheitliche, ungeteilte Zell-Lage darüber hinweg. Die zweite Schicht wird jedoch in diesem Bereich aufgespalten, worauf ich schon anmerkungsweise hinwies. Fig. 12 zeigt ein solches Stadium. Die Ausdehnung der Zellkomplexe ist auf dieser Entwicklungsstufe eindeutig bestimmt. Gegen das Scheitelmeristem ist die Grenze ganz scharf gezogen, auch gegen das benachbarte Blatt einigermassen deutlich abgesetzt.



Fig. 12. *Scrophularia nodosa*. Aufspaltung der 2. Schicht bei der Anlage e. Achselsprosses. 450:1.

Im Querschnitt erscheint die ganze Zellgruppe ellipsenförmig (Abb. 25), eingeschlossen zwischen die tafelförmigen Zellen einerseits und parenchymatisches Gewebe des Blattgrundes andererseits. Ich zählte 20 Zellen. Der gesamte Komplex hat einen ganz geringen Durchmesser ( $45 \mu$ ), ganz minimales, linsenförmiges Volumen und erscheint wie zwischen Blattbasis und Scheitelmeristem eingekeilt. Berücksichtigt man, dass infolge der Linsenform die Anzahl der Zellen gegen die Ränder der Linse immer geringer werden muss, so geht man wohl kaum fehl, wenn man die Zahl der Zellen, die der gesamte Komplex umfasst, auf etwa 80 bis 100 schätzt.

In Abb. 24 ist an diesen Verhältnissen fast nichts geändert. Durch die Entstehung eines neuen Blattpaars und die dadurch bedingte steilere Aufrichtung der Randteile der Scheitelfläche sind die beiden Knospen-Anlagen schärfer in die Achseln des dritten Blattpaars gerückt und in dem Stadium der Abb. 21 bereits als kleine Höcker in die Blattachsel vorgewölbt.

Das weitere Schicksal der die Knospenanlage in voll entwickeltem Zustand fast becherartig umhüllenden Zell-Lagen ist mit der Vorwölbung der Knospe in die Achselhöhle des dritten (Abb. 21) und vierten Blattpaars (Abb. 26) eng verknüpft. Das Knospenmeristem erfährt durch weitere Teilungen seiner Elemente weiteren Grössenzuwachs. Wieder ist es die zweite Schicht, die an diesen Wachstumsprozessen wesentlichen Anteil nimmt, indem sich zunächst einzelne ihrer Zellen periklin teilen und damit die Aufspaltung der ganzen Schicht vorbereiten. Ihr Verhalten entspricht also vollkommen den Vorgängen im Scheitel des primären Vegetationspunktes. Schon in diesem Stadium macht sich eine aktive Teilnahme der Umhüllungs-Zone am Wachstum des Achselsprosses bemerkbar. Ihre Elemente teilen sich nicht nur wiederholt in der Richtung ihres längsten Durchmessers, sondern strecken sich dabei auch zugleich unter zunehmendem Wachstum in der Richtung der kurzen Wände. Dadurch wird das Spross-Meristem nach und nach in die Achselhöhle d. dritten Blattes emporgehoben, setzt sich gegen das darüberliegende kurze Internodium schärfer ab und zeigt den Beginn einer Scheitelwölbung (Abb. 21). In der Achsel des vierten Blattes sind diese Vorgänge noch weiter vorgeschritten (Abb. 26). Die Zellen des Knospen-Meristem haben sich - im Gegensatz zu den Strukturverhältnissen in primären Vegetationspunkten - fast schichtenförmig angeordnet und überlagern einen Kern steil aufgerichteter Zellreihen. Die Umhüllungszone ist nicht mehr oder nur noch in geringen Resten vorhanden. Ihre Elemente sind in der Bildung des basalen Knospengewebes vollkommen aufgegangen.

Bisher haben wir bei der Besprechung dieses Objektes die Termini *Tunica* und *Corpus* vermieden und haben nun noch die Frage zu erörtern, ob diese Begriffe hier Anwendung finden können. Dem steht nichts entgegen. Es kann hier aber natürlich nur die äusserste Schicht (das Dermatogen) als *Tunica* gelten. Die zweite Schicht zeigt bereits alle charakteristischen Bestandteile des *Corpus*. Von ihr derivieren infolge der häufigen periklinen Aufspaltung alle Zellen mit Ausnahme der epidermalen. Von einer Gliederung in *Periblem* und *Plerom* kann natürlich nicht die Rede sein.

## ZUSAMMENFASSUNG UND DISKUSSION.

## 1. GESTALT UND FORMWECHSEL DES VEGETATIONSPUNKTES.

Die Untersuchung des Vegetationspunktes von *Vinca minor*, *Veronica speciosa*, *Veronica myrtifolia*, *Syringa vulgaris* und *Scrophularia nodosa* lehrt, dass der Vegetationspunkt phanerogamer Pflanzen mit dekussierter Blattstellung eine ganz spezifische Gestalt aufweist, die während des Spitzenwachstums gesetzmässige Modifikationen erfährt. Bei N.J.C. MÜLLER (24, 259 ff) finden sich zum ersten male genauere Angaben über die Form solcher Vegetationspunkte, wobei allerdings der Formwechsel nicht berücksichtigt ist. Erst ASKENASY (1) hat darauf aufmerksam gemacht, dass das Urmeristem des Vegetationspunktes einen dauernden Wechsel seines Umfanges erleidet und infolge dessen auch seine äussere Form keine stereotype ist. In unserer Zeit hat SCHÜEPP (36 - 39) auf diese Vorgänge wieder nachdrücklich hingewiesen.

Pflanzen mit dekussierter Blattstellung haben durchgehend einen kappen-, hügel- oder schwach kegelförmigen Vegetationspunkt mit annähernd rechteckigem bis elliptischem Grundriss. Ausser an den 5 vorgenannten Objekten habe ich übereinstimmende Formverhältnisse beobachtet bei *Ligustrum Iboia* S. et Z., *Forsythia suspensa* Vahl, *Sambucus nigra* L., *Sambucus racemosa* L., *Lonicera japonica* S. et Z., *Lonicera ibetica* Marsh., *Deutzia crenata* S. et Z., *Elaeagnus longipes* A. Gr., *Melaleuca myrtifolia* Sm., *Stachys recta* L., *Nepeta grandifolia* MB. und *Nepeta macrantha* Fisch.

Der Grundriss des Vegetationspunktes ist durch die Insertion der beiden jüngsten Blattpaare bestimmt. Bei der Entstehung eines neuen Blattpaars sind zwei Möglichkeiten gegeben. Entweder bleibt der Bildungsherd auf zwei opponierte, nicht besonders umfangreiche Bezirke der Scheitelfläche beschränkt. Das Urmeristem wächst an diesen Stellen fingerartig nach aussen und fast senkrecht nach oben. Zwischen den beiden Primordien bleiben zwei mehr oder weniger grosse Lücken offen, die von den älteren Blättern überdeckt werden. In diesem Falle ist der Grundriss des Vegetationspunktes annähernd rechteckig (*Syringa vulgaris*). Wirkt hingegen bei der Blattbildung, von zwei opponierten Punkten ausgehend, nach und nach - mit Ausnahme der Scheitelmittle - das gesamte übrige Urmeristem mit, dann kommt es zur Ausbildung von Blättern mit breitem, fast halbkreisförmigem Grund, sodass sich unter Umständen die Flanken der Primordien gegenseitig berühren und der Rest der ursprünglichen Scheitelfläche von den Neubildungen vollständig umschlossen wird. So entsteht der elliptische Grundriss (*Vinca minor*, *Veronica speciosa*, *Veronica myrtifolia*).

Zwischen diesen beiden Grundriss-Formen besteht kein prinzipieller Gegensatz.

Die geometrische Form des Grundrisses wird während des Formwechsels dauernd beibehalten. Nur der Umfang des Vegetationspunktes wird in entsprechenden Intervallen vergrössert oder verringert. Hand in Hand damit geht eine periodische Umkehrung der Grössenverhältnisse der Lang- und Kurzseiten bzw. des grossen und kleinen Durchmessers. Durch die Entstehung eines neuen Blattpaars an den Kurzseiten werden diese zu Langseiten, die Langseiten hingegen zu Kurzseiten. Die Folge ist, dass die Scheitelfläche gegenüber dem vorhergehenden Plastochron gewissermassen um 90 Grad gedreht ist.

Durch die Blattbildung verliert der Vegetationspunkt regelmässig umfangreiche Teile seines Materials <sup>1)</sup>. Er ist auf das Minimum seines Umfanges reduziert und erscheint infolge dessen in entsprechenden Schnitten als Minimalfläche. Dieser Rest wächst innerhalb eines gewissen Zeitraumes, der sich empirisch feststellen lässt <sup>2)</sup>, zu maximalem Umfang heran. Man kann diesen Prozess als eine Art Regeneration bezeichnen, wie dies auch SCHÜEPP (38, 45) getan hat, wenn man unter Rege-

1) SCHÜEPP (38) unterscheidet als extreme Fälle den *Elodea*-Typus, bei dem das Verhältnis Vegetationspunkt : Sprossglied-Anlage = 10 : 1 ist, und den *Mesembrianthemum*-Typus mit dem Verhältnis 1/10 : 1. - 2) Vergl. SCHÜEPP (38, 28 und Tab. IV).

neration im weitesten Sinne die Ergänzung verloren gegangener Teile versteht. Dieses Regenerations-Wachstum erreicht an dekussierten Vegetationspunkten, wie Messungen und Berechnungen zeigen, in 2 aufeinander senkrechten Richtungen die grösste Intensität. In der Regel ist es auf den Kurzseiten stärker als auf den Langseiten. Das wird verständlich, wenn man bedenkt, dass die Blätter an den Kurzseiten entstehen. Diese müssen also relativ intensiver wachsen als die Langseiten, um für die nächsten Blatt-Anlagen Raum zu schaffen.

Diese Vorgänge bewirken eine durchgreifende Umgestaltung der äusseren Form des Vegetationspunktes. Minimalflächen sind stets weniger gekrümmt als Maximalflächen. Zwischen dem jüngsten Blattpaar kann jede Wölbung vorübergehend sogar vollständig fehlen und auch zwischen dem zweiten Blattpaar bis auf einen verschwindend kleinen Grad zurücktreten. In diesem Entwicklungszustand, der unmittelbar nach der Blattbildung realisiert ist, ist der Vegetationspunkt bei manchen Pflanzen fast flächenhaft ausgebreitet (*Syringa vulgaris*). Man beobachtet diese Form bei Objekten, bei denen die Blätter näher der Scheitelmittle entstehen und fast senkrecht aus der Scheitelfläche emporkommen. KOCH (20, 475) sieht in dieser Tatsache ein allgemeines Charakteristikum für Pflanzen mit Dekussation. Bei derartigen Objekten erreichen auch die Maximalflächen keinen auffälligen Krümmungsgrad. Der Vegetationspunkt kommt über die kappenförmige Ausbildung nicht hinaus. Ein "Form"-Wechsel findet in diesen Fällen nur in ganz geringem Masse statt. Er erstreckt sich mehr auf den periodischen Wechsel in dem Umfang des Grundrisses als auf die Umwandlung der äusseren Gestalt. Dass er auch hier vorhanden ist, geht aus den Beobachtungen und Abbildungen zur Genüge hervor, wenn man namentlich Medianschnitte von Minimal- und Maximalflächen bei gleicher Schnittrichtung miteinander vergleicht.

Bei andern Objekten (*Vinca minor*, *Veronica speciosa*, *Veronica myrtifolia*, *Scrophularia nodosa*) sind auch die Minimalflächen in den beiden Hauptrichtungen deutlich gewölbt, und der Vegetationspunkt ist demgemäss bereits in dieser Entwicklungsperiode kappen- bis kegelförmig ausgebildet. In Maximalflächen erreicht die Wölbung namentlich zwischen dem älteren Blattpaar ihren höchsten Grad. Der Vegetationspunkt ist dann stets ein wirklicher, wenn auch wiederholt sehr kleiner, aber massiger Kegel mit ziemlich steil aufgerichteter Spitzenzellgruppe und steil abfallenden Seiten (*Scrophularia nodosa*, *Veronica myrtifolia*). Er erreicht natürlich nie die hohe, schlanke Form, wie sie etwa bei *Elodea* und *Hippuris* entgegentritt. Bei derartigen Objekten wie *Scrophularia* und *Veronica myrtifolia* ist der Formwechsel am deutlichsten ausgebildet. Nicht nur der Grundriss erfährt hier eine rhythmische Vergrösserung und Verkleinerung; auch die äussere Gestalt des Vegetationspunktes ist einer periodischen Umprägung unterworfen, die umso auffälliger ist, je grösser der Form-Unterschied zwischen der Maximal- und der Minimalfläche ist.

## 2. ARCHITEKTONIK DES VEGETATIONSPUNKTES.

Bei den fünf genauer untersuchten Objekten besteht eine deutliche Gliederung des Urmeristems in zwei Struktur-Elemente: *T u n i c a* und *C o r p u s*. *Tunica* und *Corpus* sind in jedem Falle scharf voneinander getrennt und haben ihren spezifischen Wachstums-Modus, wirken aber gleichwohl in harmonischer Weise im Gesamtwachstum des Vegetationspunktes zusammen. Nur die sorgfältige Analyse des Urmeristems während des Formwechsels gibt die Kriterien für ihre Unterscheidung an die Hand.

Die *T u n i c a* konstituiert sich aus Zellschichten, deren Anzahl für jedes Objekt spezifisch ist. Bei *Scrophularia nodosa* ist es eine einzige, bei *Veronica myrtifolia* und *Syringa vulgaris* sind es zwei, bei *Veronica speciosa* und *Vinca minor* drei. Eine einschichtige *Tunica* besitzen ferner, soweit dies meine nicht erschöpfende Untersuchung dieser Pflanzen zu entscheiden erlaubt, *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa*, eine zweischichtige *Melaleuca myrtifolia*, *Ligustrum Iboia*, *Lonicera iberica*, *Lonicera japonica*, *Elaeagnus longipes*, *Forsythia suspensa*, *Cytisus purpureus*, *Laburnum vulgare*, *Mespilus germanica* und *Crataegus monogyna*, während bei *Deutzia orenata* eine dreischichtige *Tunica* vorhanden zu sein scheint.

Die einheitliche Tunica erfährt während des Formwechsels eine schwächere oder stärkere Krümmung. Sie wächst bei der Vergrößerung der Minimalfläche zur Maximalfläche **ausschliesslich in die Fläche**. Die Tunica-Zellen teilen sich also über dem Scheitel nur antiklin. Der einmal zustande gekommene Schichtenverband wird dadurch dauernd gewahrt.

In der Regel treten während der Regeneration des Urmeristems in den Tunica-Zellen nie perikline Wände auf. Erst bei den Organbildungs-Prozessen erfolgt bei den von mir untersuchten Dikotylen in gewissen Bereichen der Scheitelfläche, die stets ausserhalb der Scheitelmitte liegen, durch perikline Zellteilungen die Aufspaltung bestimmter Schichten. Die äusserste Tunicaschicht wird auch bei diesen Vorgängen nie davon betroffen. Sie bleibt am Vegetationspunkt dauernd einschichtig. HANSTEIN hat sie als Dermatogen bezeichnet (12, 21). Die Kritik seiner Theorie hat betont, dass das Dermatogen das einzige allgemein verbreitete Histogen von eindeutigen, anatomisch-morphologischem Wert ist.

Es gibt allerdings zweifellos Pflanzen, bei denen auch ein Periblem und Plerom im HANSTEINschen Sinne vorhanden ist. Unter den von mir untersuchten Objekten trifft dies für *Vinca minor* und *Veronica speciosa* zu. Für *Veronica myrtifolia* konnte man nach der Gliederung im Scheitel geneigt sein, die zweite Tunica-Schicht als Periblem, das Corpus als Plerom zu werten, doch entsprechen ihre Derivate nicht den HANSTEINschen Forderungen, denn an der Bildung der Rinde sind ausser den Deszendenten der Tunica auch Corpus-Elemente beteiligt. Bei *Syringa* und vollends bei *Scrophularia* kann von Periblem und Plerom keine Rede sein.

Nur bei einem einzigen Objekt - *Syringa vulgaris* - wurde festgestellt, dass gelegentlich auch perikline Teilungen in Zellen der zweiten Tunicaschicht vorkommen können, die an d. Organbildung zunächst in keiner Weise beteiligt sind. Sie sind in der Regel auf eine einzige Zelle oder eine kleine Zellgruppe beschränkt. Nur in einem einzigen Fall erstrecken sie sich über eine kurze Zellreihe. Durch derartige

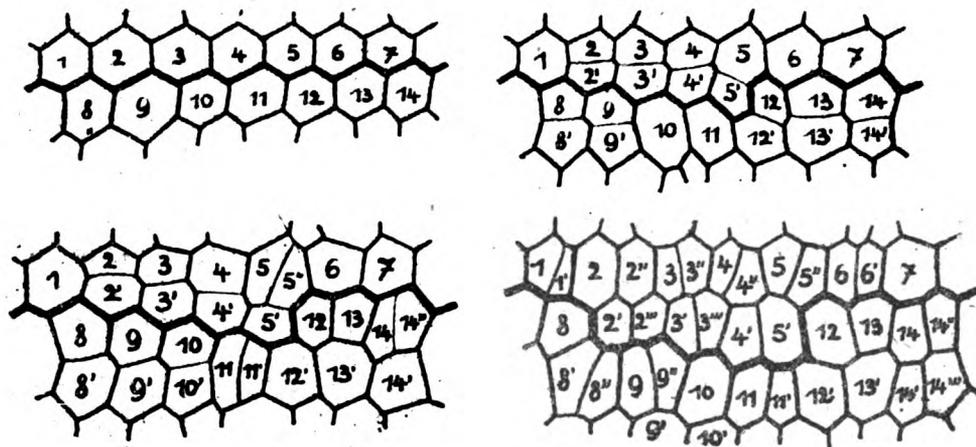


Fig. 13. Schema zur Veranschaulichung einer durch lokale Aufspaltung verursachten, aber verschleierten Verschiebung benachbarter Zellen (nach BUDER).

ge Vorgänge ist der einheitliche Schichten-Verband zunächst gestört. Die nach innen gelegenen Spaltstücke bleiben nicht im Schichtenverband, sondern werden disloziert, "verworfen". Zunächst sind sie dem darunter liegenden Gewebe, also hier dem Corpus, einfach aufgelagert. Durch das Wachstum der oberen Spaltstücke, die bald wieder normale Grösse annehmen, werden sie nach und nach aus dem Schichtenverband herausgedrängt. Die tiefer liegenden Zellen wachsen an ihnen allmählig empor und schliesslich deutet nichts mehr darauf hin, dass in lokalem Bereich einer Schicht eine Aufspaltung stattgefunden hat. Der Prozess ist dann vollständig verschleiert. Man kann sich diesen Vorgang an der Hand der beigegeführten schematischen Skizze (Fig. 13) deutlich vor Augen führen. Die Fig. 13, welche mir Herr Prof. BUDER in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt hat, ist so anschaulich gehalten, dass sie einer Erklärung kaum bedarf.

Es sei in diesem Zusammenhang an ähnliche Verwerfungen erinnert, die sich bei der Peridermbildung des *Cytisus Adami* abspielen (vergl. BUDER 4, p. 246, Fig. 11). Auch dort können sich die Derivate benachbarter Zellschichten aneinander vorbeischieben, sodass Abkömmlinge verschiedener Schichten in eine und dieselbe Schicht

gerückt werden. Nur lässt sich hier diese Verwerfung auch später noch deutlich erkennen; die Zellen des *Laburnum*-Korkes unterscheiden sich durch ihre dicken Wände leicht von den in "gleicher Schicht" gelegenen zartwandigen *Purpureus*-Korkzellen. Auch bei allen Rückschlägen und Umschlägen der Periklinalchimären (z. B. von *Crataegomesplus Dardari* zu *Cr. Asneresti*) finden ähnliche Verwerfungen statt.

Die bezeichneten Aufspaltungen von Tunica-Zellen sind bei *Syringa* eine ganz lokale, nicht gerade häufig zu beobachtende Erscheinung. Für die Konstitution der Tunica sind sie von umso geringerer Bedeutung, als sie niemals den Schichtenverband dauernd ernstlich gefährden. Deshalb habe ich es vorgezogen, die zweite Schicht im Urmeristem von *Syringa* mit zur Tunica zu rechnen, statt sie dem Corpus zuzuweisen, was vielleicht auch möglich wäre. Jedenfalls stellt *Syringa* einen Typus dar, der zwischen ein- und zweischichtiger Tunica vermittelt. Im Rahmen der Periklinalchimären-Theorie gewinnt allerdings auch eine gelegentliche Aufspaltung und Dislokation von Tunica-Zellen offensichtlich ganz evidente Bedeutung.

Neben der Tunica habe ich das *Corpus* als zweites Strukturelement des phanerogamen Vegetationspunktes genannt. Das Corpus umfasst die gesamte übrige Füllmasse des Vegetationspunktes. Von der Tunica unterscheidet es sich dadurch, dass die Corpus-Zellen keine Anordnung zu Schichten mit reinem Flächenwachstum erfahren. Die Zellwände sind nicht mehr rein periklin und antiklin orientiert. Oft wirken zwei Teilungen im zeitlichen Verlauf einer Kreuzteilung zusammen. Das Corpus stellt die massenbildende Gewebe des Vegetationspunktes dar, durch dessen Wachstum die Krümmung der Tunica herbeigeführt wird.

Die peripheren Corpus-Elemente umschliessen das zentrale Corpus-Gewebe bisweilen in der Form einer Zellschicht. Wo dies der Fall ist, findet eine durchgehende Aufspaltung dieser Corpus-Schicht, also auch über dem Scheitelteil des Vegetationspunktes, statt. Darin liegt, wie man sieht, ein wesentlicher Unterschied der Corpus-Schicht gegenüber den Tunica-Schichten. Bei der Aufspaltung zerfällt die Corpus-Schicht in eine Doppellage, die sich von den Tunica-Schichten vorübergehend und zwar nur durch die Grösse der Zellen, sonst in keiner Weise unterscheidet. Man gewinnt infolge dessen bei der Betrachtung entsprechender Schnitte den Eindruck, dass der Schichten-Verband klarer, die Anzahl der Schichten grösser ist. Wo dies zutrifft, gehören nach meinen Beobachtungen die beiden innersten Schichten stets genetisch zusammen.

Die untere Spalthälfte der Corpus-Schicht wird dem Corpus-Gewebe als einheitlicher Zuwachs aufgelagert und nimmt durch unregelmässige Teilungen am Wachstum des Vegetationspunktes weiterhin regen Anteil. In der oberen Spalthälfte vollzieht sich, nachdem die Zellen zur normalen Grösse meristematischer Elemente herangewachsen sind, die Aufspaltung von neuem. Hinsichtlich der Zeit, die während eines einmaligen Vorganges dieser Art verläuft, bestehen, wie es scheint, die verschiedenartigsten Verhältnisse. Die Aufspaltung kann in einer ganz bestimmten Phase des Plastochrons stattfinden. So erfolgt sie beispielsweise bei *Vinca minor* im Anschluss an die Entstehung der Blatthöcker und wird in jedem Plastochron zu diesem Zeitpunkt und wie es scheint nur zu diesem wiederholt. In andern Fällen (*Veronica speciosa*, *V. myrtifolia*) spielt sie sich im vollen Zeitraum eines Plastochrons ab. Bei *Scrophularia nodosa* hingegen tritt sie in einem Plastochron mehrere Male ein. Eine bestimmte Gleichmässigkeit lässt sich hierbei meist nicht erkennen. Bald beginnt die Aufspaltung zuerst in den Achseln der Blätter und schreitet gegen die Scheitelmittle vor, bald erfasst sie einen Komplex scheitelständiger Zellen zuerst und ergreift erst nach und nach auch die abwärts gelegenen Elemente. Sehr oft tritt sie an verschiedenen Orten gleichzeitig auf. Die inselartig zwischen den aufgespaltenen Zellen liegenden ungeteilten Elemente werden dann erst nachträglich aufgespalten (*Veronica myrtifolia*). In allen Fällen ist das Ergebnis gleich: Die Corpus-Schicht ist nach Beendigung eines bestimmten Entwicklungs-Stadiums des Vegetationspunktes, das bei den verschiedenen Objekten keine Übereinstimmung zeigt, in eine Doppellage aufgespalten.

In dem zentralen Corpus-Gewebe hört jede übersichtliche Lagerung der Elemente auf. Hier erfolgen die Zellteilungen ohne jede Regelmässigkeit. Erst in tiefer ge-

legenen Teilen tritt eine klare Anordnung der zentral gelegenen Corpus-Zellen in Vertikalreihen fast bei allen Objekten wieder hervor. Hier werden die Corpus-Zellen zu Markzellen umgebildet.

Beim Wachstum des Vegetationspunktes wirken Tunica und Corpus trotz dem spezifischen Teilungsmodus ihrer Zellen in voller Harmonie zusammen. Die Tunica wächst vorzugsweise flächenhaft, das Corpus körperlich. In dem Masse, als sich das Volumen des Corpus durch Kreuzteilung seiner Elemente vergrössert, verbreitert sich die Tunica durch antikline Teilung ihrer Elemente. So erklärt sich die Vergrösserung der Minimalfläche zur Maximalfläche, worauf auch schon KOCH (20, 396 ff) bei *Syringa* hinwies.

Die Form des Vegetationspunktes ist wesentlich durch den Umfang des Corpus bedingt. Ist das Corpus nur schwach entwickelt (*Vinca minor*, *Veronica speciosa*, *Melaleuca myrtifolia*), dann bleibt auch der Vegetationspunkt ein zierliches Gebilde. Wo das Corpus grössere Ausdehnung gewinnt, tritt auch der Vegetationspunkt stärker hervor. Die Kegelform (*Veronica myrtifolia*, *Scrophularia nodosa*) ist in erster Linie verursacht durch die Ausbildung einer Spitzengruppe von Corpus-Zellen mit besonders intensivem Wachstum, welche die Markinitialien enthält. Wächst sie sehr steil empor, so entsteht der schlanke Vegetations-"Kegel", wie er bei *Elodea* und *Hippuris* vorhanden ist. Bei der Kappenform tritt diese Initialgruppe nicht aus dem Corpus-Gewebe hervor. Die fast flächenhafte Form des Vegetationspunktes von *Syringa vulgaris* erklärt sich z.T. aus dem eigenartigen Verhalten einer scheidelständigen Zellgruppe der Corpus-Schicht, die noch nicht vollständig aufgespalten ist, nachdem der Vegetationspunkte das Maximum seines Oberflächenwachstums bereits erreicht hat.

Bei allen eingehender untersuchten Objekten mit Ausnahme von *Scrophularia nodosa* ist der Schichtenbau in Maximalflächen infolge dessen auch klarer als in Minimalflächen. Die Anzahl der Schichten ist ja in der Regel um eine vermehrt. So weist z.B. *Vinca minor* in der Minimalfläche (Abb. 2) 4 Schichten, in der Maximalfläche (Abb. 3) 5 periphere Schichten auf. Bei *Veronica speciosa* zählt man ebenfalls 4 (Abb. 7) bzw. 5 (Abb. 8). Bei *Syringa vulgaris* sind es 3 (Abb. 16) bzw. 4 (Abb. 15). Die in dieser Hinsicht von KOCH mit grosser Vorsicht ausgesprochene Vermutung erweist sich damit als zutreffend. Als Ursachen hierfür sind jedoch nicht, wie KOCH dies tut (20, 408), in erster Linie die Verbreiterung der Scheitelfläche und das Flächenwachstum der Decklagen, sondern die Aufspaltung der Corpus-Schicht anzunehmen. Die Tatsachen, auf die KOCH hinweist, tragen allerdings wesentlich zur Erhöhung des Deutlichkeitsgrades der Schichtenanordnung bei. Denn es ist ohne weiteres einzusehen, dass ein Phänomen wie der Schichtenbau in einer grösseren Fläche viel wirkungsvoller zur Geltung kommen muss.

Ganz besonders eigenartige Verhältnisse bietet der Vegetationspunkt von *Scrophularia nodosa* mit seiner einschichtigen Tunica. Hier vollzieht sich das Spitzwachstum wesentlich durch die Tätigkeit der Corpus-Zellen. Unter ihnen lenken die Elemente der Corpus-Schicht unsere besondere Aufmerksamkeit auf sich. Sie werden nicht, wie es gewöhnlich der Fall zu sein scheint, in einem Plastochron ein einziges mal, sondern fortgesetzt, mehrere male nacheinander, aufgespalten. Wie bei anderen Objekten wird auch in diesem Falle die untere Spalthälfte der Corpus-Schicht dem Corpus-Gewebe aufgelagert. Da die Aufspaltung jedoch fortwährend wiederholt wird, lagern die abgespaltenen neu entstandenen Zellen bei der Betrachtung von Längsschnitten zunächst fast horizontal in Reihen stockwerkartig übereinander, ehe sie sich selbst weiter teilen, wodurch die ursprünglichen genetischen Beziehungen nach und nach verschleiert werden. So stellt *Scrophularia* einen ganz neuen, bisher noch unbekanntem Wachstumstypus des dikotylen Vegetationspunktes dar.

### 3. ORGANBILDUNG.

#### a. Blatt.

Da es mir, wie schon wiederholt hervorgehoben, vor allem darum zu tun war, Einblick in die Entstehung der Achselknospen zu gewinnen, habe ich die Vorgänge bei

der Blattbildung nur insoweit näher beachtet, als dies zur Verfolgung der Schichten, die das Material für die Achselknospen liefern, unbedingt notwendig war. Die hier gegebenen Mitteilungen machen also keinen Anspruch darauf, irgendwie erschöpfend zu sein.

In welchem Masse Tunica und Corpus eines Vegetationspunktes an der Blattbildung beteiligt sind, hängt von dem bestehenden Massenverhältnis zwischen den beiden Strukturelementen ab. Es leuchtet ohne weiteres ein, dass eine mehrschichtige Tunica eher in der Lage ist, aus sich heraus selbständig ein Blatt zu entwickeln als etwa eine einschichtige, zumal da die periphere Schicht des Vegetationspunktes bei der Anlage der Blätter wenigstens bei Dikotylen nicht aufgespalten wird.

*Vinca* hat eine dreischichtige Tunica. Bei der Entstehung des Blattes werden die 2. und 3. Tunica-Schicht im Bereich des Neubildungsherdens in der Regel durchgehend aufgespalten. Dabei kann die Aufspaltung in der zweiten Schicht beginnen und dann in der dritten einsetzen. Es kann aber auch der umgekehrte Fall eintreten. Es ist sogar möglich, dass die Aufspaltung der einen Schicht stellenweise überhaupt unterbleibt und Verwerfungen eintreten, wie sie oben für das Scheitelmeristem von *Syringa* schon geschildert wurden. Bei *Veronica speciosa* scheint ausser der dreischichtigen Tunica auch die Corpus-Schicht an der Blattbildung beteiligt zu sein. Auch in diesem Falle werden die 2. und 3. Tunica-Schicht im Bereiche der Neubildung durchgehend aufgespalten.

Von den Objekten mit zweischichtiger Tunica treten bei *Veronica myrtifolia* zweifellos auch Derivate des Corpus in die Blatthöcker ein. Für *Syringa* halte ich dies mit KOCH für unwahrscheinlich, weil in den fraglichen Stadien bzw. schon vorher eine wiederholte Aufspaltung der Tunica stattgefunden hat.

Bei *Scrophularia nodosa* tritt die einschichtige Tunica als blattbildendes Gewebe im engeren Sinne ganz zurück. Sie liefert nur die Epidermis. Das ganze Gewebe des Blattes deriviert bei dieser Pflanze letzten Endes von der Corpus-Schicht, die hier ja einer dauernden Aufspaltung unterliegt.

#### b. Achselknospen.

Die Achselknospen-Bildung lässt sich bei den 5 näher untersuchten Objekten bis in die Achseln des jüngsten (*Vinca minor*, *Scrophularia nodosa*) oder zweitjüngsten Blattpaares (*Veronica speciosa*, *V. myrtifolia*, *Syringa vulgaris*) zurück verfolgen. Die Achselknospen entstehen also in diesen Fällen nicht nur in grosser Nähe des Vegetationspunktes (KOCH 20, 403), sondern an diesem selbst. Ihre Anlage erfolgt ganz regelmässig während des Formwechsels wie die der Blätter. Ihre Entwicklung vollzieht sich jedoch bedeutend langsamer. Bei *Syringa vulgaris* lässt sich der Zeitpunkt der primären Differenzierungen ziemlich genau angeben. Nach Wiederherstellung der Maximalfläche werden in den Achseln des zweiten Blattpaares die ersten Zellteilungen sichtbar, welche die Sprossbildung einleiten.

Bei *Vinca minor* und *Veronica speciosa* haben diese Vorgänge zunächst nur den Charakter eines Entwicklungsstadiums, in dem die Anlage vorbereitet wird. Sie bestehen in der Hauptsache in der Aufspaltung der dritten Tunica-Schicht in den Blattachsen, die an diesen Stellen schon aus rein mechanischen Gründen begrifflich ist. Dadurch treten hier eigenartige, dreieckige Zellenzwickel stärker hervor, die bei weiterem Formwechsel in den Achseln älterer Blätter zu Achselsprossen werden.

Zwischen den primären Differenzierungen des Spross-Meristems und seinem Hervortreten in die Achselhöhle des Tragblattes vergeht eine Zeit, die von Fall zu Fall von verschiedener Dauer ist. Bei *Veronica speciosa* und *Scrophularia nodosa* werden die Achselsprosse in der Regel in den Achseln des dritten Blattpaares, bei *Syringa vulgaris* und *Veronica myrtifolia* des vierten Blattpaares äusserlich sichtbar. Erscheinen sie bereits an der Basis jüngerer Blätter als kleine Protuberanzen, dann ist ihr zeitiges Auftreten durch die Ausbildung einer Achselhöhle begünstigt. Wo diese längere Zeit unterbleibt, treten auch die Achselsprosse relativ spät in Erscheinung.

Hinsichtlich der Beteiligung von Tunica und Corpus lässt sich kaum grössere Einheitlichkeit konstatieren als bei der Blattbildung. Beide wirken in annähernd gleicher Weise an der Achselknospen-Bildung mit. Bei stark entwickelter Tunica (*Vinca minor*) oder bei überwiegendem Corpus (*Scrophularia nodosa*) überwiegt der Anteil der betreffenden Struktur-Elemente. Gleichwohl kann auch bei umfangreicher Tunica das Corpus in umfangreicher Masse an der Neubildung teilnehmen (*Veronica speciosa*). Gewöhnlich kommt es dann, wie schon KOCH an anderen Objekten beobachtet hat (20, 408), zur nachträglichen Einbeziehung von Corpus-Elementen. Die Achsel sprosse von *Melaleuca myrtifolia* entstehen ausschliesslich aus der zweischichtigen Tunica.

In anatomischer Hinsicht zeigen, wie zu erwarten war, primäre und sekundäre Vegetationspunkte übereinstimmende Architektur. Tunica und Corpus erscheinen an allen Vegetationspunkten eines Individuums in der gleichen Gliederung.

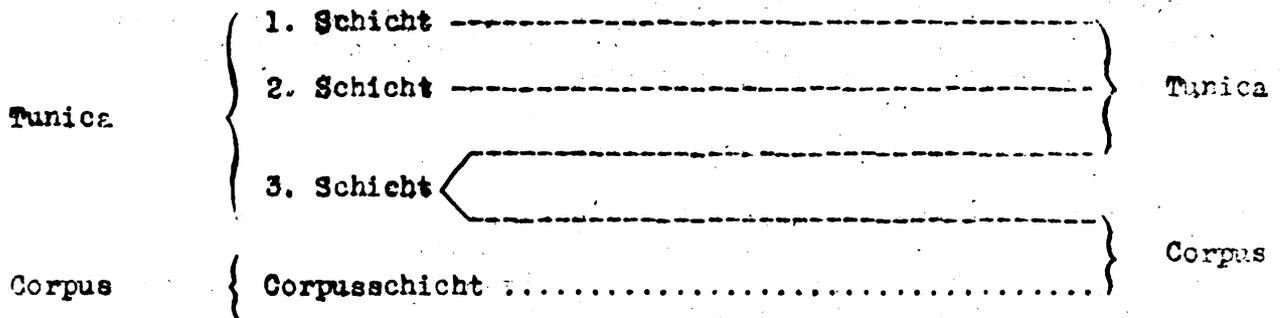
In histogenetischen Beziehung bestehen an jedem Objekte ganz spezifische Korrelationen, sodass es ganz unmöglich ist, ein einheitliches Schema für die Achsel spross-Bildung bei den Dikotylen aufzustellen. Für *Vinca minor*, *Veronica speciosa*, *V. myrtifolia*, *Syringa vulgaris* und *Scrophularia nodosa* lässt sich die Histogenese des sekundären Vegetationspunktes in folgende Schemata zusammenfassen.

Dabei bedeutet eine aus Strichen zusammengesetzte Linie (---), dass nur antikline Teilungen stattfinden. Eine punktierte Linie (.....) bezeichnet unregelmässige Teilungen. Ein Winkel ist das Zeichen für Aufspaltung.

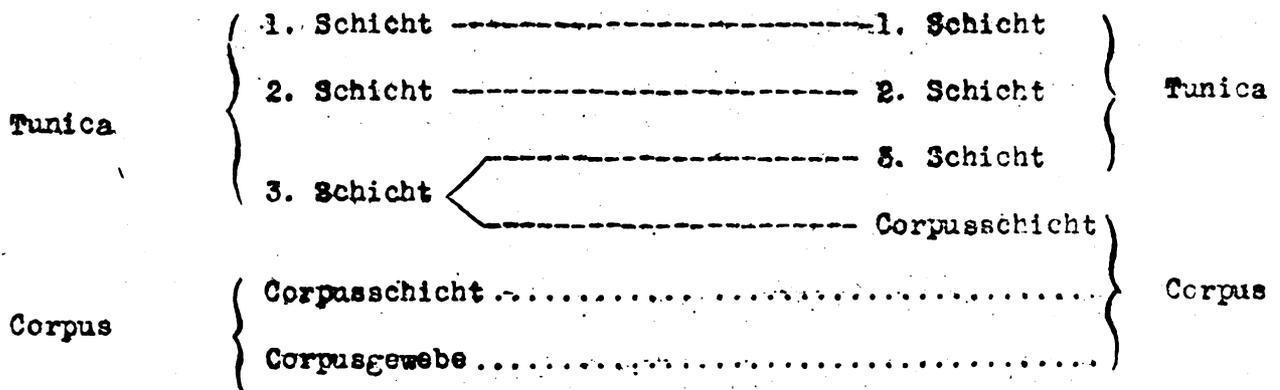
Primärer Vegetationspunkt.

Sekundärer Vegetationspunkt.

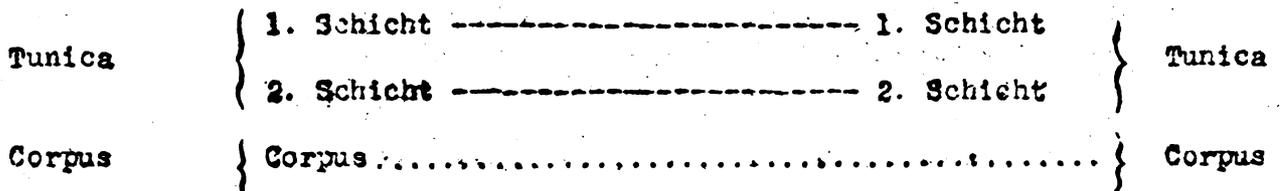
*Vinca minor.*

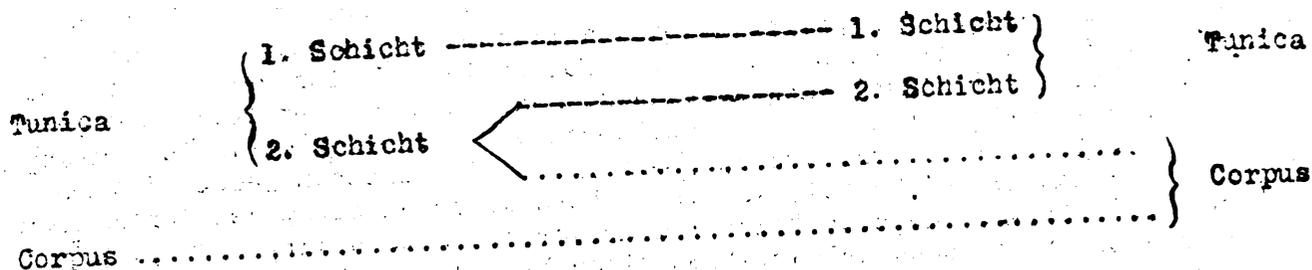
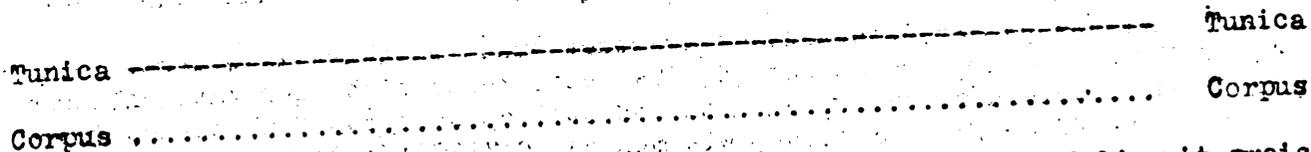


*Veronica speciosa.*



*Veronica myrtifolia.*



Primärer Vegetationspunkt,Sekundärer Vegetationspunkt.*Syringa vulgaris.**Scrophularia nodosa.*

Nur bei *Scrophularia* mit einschichtiger und *Veronica myrtifolia* mit zweischichtiger Tunica korrespondieren die Elemente von Tunica und Corpus im primären und sekundären Vegetationspunkt völlig miteinander. Bei allen anderen untersuchten Objekten wurden Derivate der innersten Tunica-Schicht des primären Vegetationspunktes zu Elementen des Corpus, sodass das primäre Corpus zu irgend einem Zeitpunkt völlig ausgeschaltet sein muss.

Die Achsel spross-Anlage ist in manchen Fällen mit der Ausbildung einer schalenartigen Zellenzone verbunden, die das Achsel spross-Meristem mit dem Beginn seiner Differenzierungen gegen das Scheitel-Meristem abgrenzt und nach und nach vollständig umschliesst.

Bei *Syringa vulgaris* und *Scrophularia nodosa*, ferner auch bei *Sambucus nigra*, *S. racemosa* und *Deutzia crenata* ist sie stets vorhanden. Bei *Syringa* tritt sie auch noch an der Basis weit entwickelter Achselknospen auf, während sie hingegen bei *Scrophularia* in der Bildung des ersten Spross-Internodiums frühzeitig aufhört. Bei *Veronica speciosa* ist sie in bedeutend schwächerem Grade entwickelt. Sie fehlt vollständig bei *Vinca minor* und *Veronica myrtifolia*. Auch in den nur kurzfristig studierten Objekten *Melaleuca myrtifolia*, *Lonicera iberica*, *L. japonica*, *Elaeagnus longipes* und *Forsythia suspensa* habe ich sie vermisst.

In der Literatur habe ich nur eine einzige ähnliche Beobachtung bei WARMING (49, 44 und Textfigur I) gefunden. Sie bezieht sich auf *Melilotus officinalis*. WARMING sieht in den schmalen, schalenartig zusammenschliessenden Zellen das Plerom der Achselknospe. Träfe diese Deutung zu, dann müsste man es einerseits als höchst verwunderlich beurteilen, dass dieses "Plerom" nicht an der ganzen Basis des Achsel sprosses, sondern, wie WARMINGs Figur erkennen lässt, nur etwa in der rechten Hälfte ausgebildet ist. Es bliebe ausserdem die Frage offen, wie diese Zellen in einem späteren Entwicklungsstadium der Achselknospe zu dem übrigen Knospengewebe in eine Lagebeziehung treten, die ihre Identifizierung mit dem Plerom des Spross-Vegetationspunktes rechtfertigen könnte. Andererseits liegt zwischen dieser Zellen-Zone und den Schichten des sekundären Vegetationspunktes ein umfangreiches Gewebe, dem infolge der regellosen Lagerung seiner Elemente unter den peripheren Schichten nach meiner Ansicht weit eher die Bezeichnung "Pleromet i Knospen" zukommen dürfte.

Die in Frage stehenden schmalen, tafelförmigen Zellen haben nach meiner Überzeugung überhaupt keine Beziehung zur Histogenese des Achsel sprosses. Diese vollzieht sich ausschliesslich in dem von ihnen umhüllten Gewebe. Sie können, wie die Beobachtungen bei *Scrophularia* zeigen, nachträglich in die Bildung des ersten Spross-Internodiums einbezogen werden. Andererseits bestehen sie aber auch noch recht lange in ihrer ursprünglichen Anordnung (*Syringa*).

Bei Erörterung der Ursachen, die für das Vorhandensein oder Fehlen der schalenartigen Zellenzone angeführt werden könnten, ist beachtenswert, dass ihre Ausbil-

ung fast nur bei solchen Objekten beobachtet wurde, bei denen die Differenzierungen eines selbständigen Meristems der Achselknospe bereits innerhalb der Scheitelfläche des primären Vegetationspunktes grosseren Umfang erreichen. Es liesse sich vermuten, dass ein gegenüber dem Scheitelmeristem intensiveres Eigenwachstum des Knospenmeristems die Entstehung der tafelförmigen Zellen verursacht. Tatsächlich unterbleibt ihre Ausbildung vollständig oder zum grossen Teil an Objekten, bei denen das Anlage-Stadium der Achsel sprosse nur in ganz minimalem Umfange, als dreieckige Zellenzwickel, zu erkennen ist. Dem widersprechen jedoch die Beobachtungen am *Scrophularia*-Scheitel, wo ein selbständiges Wachstum des Spross-Meristems in den Achseln der jüngsten Blätter kaum vorhanden sein dürfte und die Wachstums-Intensität des Scheitelmeristems einen besonders hohen Grad erreicht. In dieser Richtung dürften also kaum allgemeine Ursachen für die Ausbildung der Schale zu suchen sein.

Sie mit der Anlage des Internodiums in genetische Beziehung zu bringen, wie dies FAMINTZIN bei *Syringa* getan hat (6, 594) entspricht nicht den tatsächlichen Verhältnissen, da sie auch bei *Syringa* nur an zwei opponierten Punkten des Querschnittes anzutreffen sind und nicht, wie man bei FAMINTZINs Deutung erwarten müsste, in dessen gesamtem Umkreis. Viel wahrscheinlicher für diesen Fall ist ihre Beziehung zum basalen Internodium des Achsel sprosses. Sie ist eine Art Streckungsgewebe, durch dessen Tätigkeit der Achsel spross frühzeitig in die Blatthöhle seines Tragblattes emporgehoben wird. Wenn sie wie bei *Syringa* verhältnismässig lange persistiert, so spricht das noch nicht gegen diese Deutung. Möglicherweise verharret sie hier länger in Untätigkeit und streckt sich erst in der folgenden Vegetationsperiode.

Mit dieser Deutung in gutem Einklang steht die Feststellung, dass sie in der Regel nur an solchen Achsel sprossen deutlich ausgebildet ist, deren Entwicklungsgang in relativ kurzer Zeit beendet ist, so bei *Syringa* und *Scrophularia*. Hier sind die Achsel sprosse in den Achseln des vierten Blattpaares histologisch differenziert. Wo ihre Anlage nicht stattfindet, werden auch die Achsel sprosse erst später äusserlich sichtbar. Bei diesen Objekten muss das Spross-Meristem die gesamte Leistung der Emporwölbung durch einheitliches Wachstum aus sich selbst heraus zustande bringen, während es in den andern Fällen hierbei durch Tätigkeit der schalenartigen Zellen-Zone wesentlich unterstützt und durch das kombinierte Wachstum des Spross-Meristems und der Schale beschleunigt wird.

Die Ergebnisse über die Achsel spross-Bildung geben wesentliche Gesichtspunkte ab für die

#### 4. THEORIE DER PERIKLINALCHIMÄREN.

BUDER hat darauf hingewiesen, dass die Wuchsbeständigkeit der Periklinalchimären einen ganz bestimmten Modus in der Bildung der Achselknospen zur Ursache haben muss (4, 70). Er stellt es als unabwiesbare theoretische Forderung hin, dass bei diplochlamyden Formen (*Crataegomespilus Dardari*, *Solanum proteus*, *Solanum Gaertneriaum*) "die entsprechenden" (sc. periklinen) "Teilungen, wenn anders der neue Vegetationspunkt die Komposition des alten beibehalten soll, sich erst in der dritten Schicht von aussen vollziehen dürfen" (4, 70 ff).

Die Beständigkeit haplochlamyder Periklinalchimären histogenetisch zu begründen hat nie Schwierigkeiten bereitet, nachdem schon aus den Beobachtungen der älteren Autoren übereinstimmend sich ergab, dass die periphere Schicht des Vegetationspunktes bei der Formbildung niemals aufgespalten wird. Bei diesen Arten ist die Komposition des heteroplastischen Vegetationspunktes nie gefährdet. Bei jeder Neubildung spielen sich die entscheidenden Teilungen in Kernelementen ab. Selbst wenn, wie BUDER sagt, subepidermale Zellen eine perikline Teilung erfahren würden, könnte dadurch das bestehende topographische Verhältnis nicht gestört werden.

Problematischer ist dem gegenüber bis herte die Wuchsbeständigkeit der diplochlamyden Periklinalchimären erschienen. Notwendiger weise muss bei ihnen freilich die einmal zustande gekommene Komposition des Vegetationspunktes bei der Ver-

zweigung in der Weise gesichert werden, dass die Zellen der Mantelkomponente als massebildendes Gewebe keinen Ausschlag geben, d. h. nicht aufgespalten werden. BUDER weist schon mit Nachdruck darauf hin, dass, wenn sich auch nur die innerste Mantelschicht, und zwar mit einer einzigen periklinen Teilung, an der Achselsprossbildung beteiligen würde, oder etwa schon vorher eine perikline Aufspaltung erfahren hätte, der entstehende Spross bereits mindestens drei äussere Schichten der Mantel-Komponente aufweisen muss und schon bei der nächsten Knospen-Anlage vermutlich ganz ausgeschaltet wird (4, 71).

Ich habe die Achselspross-Bildung bei keiner diplochlamyden Periklinalchimäre untersucht. Die technischen Schwierigkeiten beim Studium von Vegetationspunkten mit spiraliger Organ-Anlage sind so gross, dass ich zunächst auf eine genaue Analyse spiraliger Vegetationspunkte ganz verzichtet habe (vergl. oben). Von einer vorläufigen Mitteilung meiner bisherigen Beobachtungs-Ergebnisse sehe ich ab, denn wie ich schon oben sagte, ist die Kenntnis aller Wachstumsprozesse am Vegetationspunkt mindestens während eines Plastochrons die unbedingte Voraussetzung aller weiteren Deduktionen.

Für die Stammform der *Crataegomespilus* von BRONVEAUX kann ich jedoch jetzt bereits angeben, dass die entscheidenden Teilungen bei der Achselspross-Bildung, wie BUDER postuliert (4, 71 ff) erst in der dritten Schicht von aussen stattfinden. Sowohl bei *Crataegus monogyna* wie bei *Mespilus germanica* erfolgt in den beiden Tunica-Schichten keine Aufspaltung. Dadurch wird im höchsten Grade wahrscheinlich, dass bei dem diplochlamyden *Crataegomespilus Dardari* - und sicher auch bei den diplochlamyden *Solanum*-Mischlingen WINKLERS - der Vorgang bei der Achselknospen-Bildung derselbe ist. Wesentlich gestützt wird diese Vermutung durch das übereinstimmende Ergebnis der Untersuchungen über die Achselspross-Bildung bei Pflanzen mit dekussierter Blattstellung.

Bei *Vinca* und *Veronica speciosa* bleiben die beiden peripheren Tunica-Schichten als solche über den Achselknospen erhalten. Bei diesen Arten wären also diplochlamyde Chimären möglich. Unmöglich wären sie hingegen bei *Scrophularia* und bei *Syringa* mindestens sehr unwahrscheinlich. Bei *Scrophularia* könnte ein diplochlamyden Vegetationspunkt überhaupt nicht zustande kommen, und selbst bei *Syringa* würde, wenn zufällig einmal eine entsprechende Kombination entstanden wäre, infolge der Neigung der zweiten Tunica-Schicht, sich gelegentlich auch über dem Scheitel durch perikline Wände zu teilen, bald ein völliger Rückschlag zur Mantelkomponente eintreten.

## ERGEBNISSE.

### A. FORMWECHSEL DES VEGETATIONSPUNKTES MIT DEKUSSIERTER BLATTANLAGE.

1. Der Formwechsel ist bei Pflanzen mit dekussierter Organanlage exakt messbar.
2. Der Formwechsel ist periodisch gegliedert. Jede Periode umfasst den Zeitraum eines Plastochrons.
3. Jedes Plastochron ist durch Minimal- und Maximalfläche begrenzt.
4. Innerhalb jedes Plastochrons erleidet der Vegetationspunkt eine mehr oder minder starke Umgestaltung seiner Form.

### B. ARCHITEKTONIK DES VEGETATIONSPUNKTES.

5. Das Urmeristem des Vegetationspunktes ist in Tunica und Corpus gegliedert.
  6. Unter Tunica verstehe ich die Gesamtheit der peripherischen Schichten des Vegetationspunktes, in denen, abgesehen von der Anlage der Blätter, in der Scheitel-Region des Kegels perikline Teilung unterbleibt.
- Bei *Vinca minor* und *Veronica speciosa* zählte ich 3 Tunica-Schichten, bei *Veronica myrtifolia* und *Syringa vulgaris* 2, bei *Scrophularia nodosa* nur eine (die dem HANSTEINSchen Dermatogen entspricht).

7. Das von der Tunica umschlossene Gewebe nenne ich Corpus. In ihm sind zwar

auch die äusseren Zellen zu bestimmten Zeiten in einer deutlichen Schicht angeordnet, aber diese wird während eines Plastochrons in der verschiedensten Art in eine Doppellage aufgespalten.

8. Der Schichtenverband ist in Maximalflächen infolge  $\pm$  gleichmässiger Aufspaltung der "Corpus-Schicht" gewöhnlich um eine Schicht gegenüber den Minimalflächen vermehrt, erscheint infolge dessen in Maximalflächen deutlicher als in Minimalflächen.

9. Der Vegetationspunkt von *Scrophularia nodosa* repräsentiert einen neuen Wachstumstypus des phanerogamen Spitzenwachstums.

10. Neben Pflanzen, bei denen die HANSTEINSche Dreigliederung der Histogene zutrifft (*Vinca minor*, *Veronica speciosa*) gibt es andere, bei denen dies nicht der Fall ist (*Veronica myrtifolia*). Bei *Scrophularia nodosa* kann füglich von Periblem und Plerom unter keinen Umständen die Rede sein. Hingegen ist überall ein Dermatogen - wie ja allseits anerkannt - vorhanden.

### C. ORGANBILDUNG.

11. Bei der Organbildung werden bestimmte Tunica-Schichten aufgespalten.

#### Blatt.

12. Je nach dem Umfang der Tunica und der Dicke der Blatthöcker sind an der Blattbildung nur die Tunica-Schichten (2 - 3) oder auch Corpus-Elemente beteiligt. Ein einheitliches Schema besteht nicht.

#### Achselpross.

13. Ein einheitliches Schema für die Bildung der Achselprosse bei den Dikotylen besteht nicht. Bei *Vinca minor*, *Veronica speciosa* und *V. myrtifolia* sind die beiden peripheren Tunica-Schichten in Haupt- und Achselpross identisch; bei *Scrophularia nodosa* und wahrscheinlich auch bei *Syringa vulgaris* bleibt nur das Dermatogen als solches erhalten.

14. Die Entstehung der Achselprosse ist in manchen Fällen mit der Ausbildung einer schalenartigen Zellenzone kombiniert, die bei der Emporwölbung des Achselprosses in die Achselhöhle seines Tragblattes vermutlich als Streckungsgewebe tätig ist.

### LITERATUR-VERZEICHNIS.

- (1) ASKENASY, Über eine neue Methode um d. Verteilung d. Wachstumsintens. in wachsenden Teilen zu bestimmen, in Verh. Nat.-med. Ver. Heidelberg n.S. II (1880) p. 70 - 153. - (2) De BARY, Vergl. Anat. d. Vegetationsorgane d. Phanerog. u. Farne, 1877. - (3) BERTHOLD, Untersuchungen zur Physiologie d. pflanzl. Organisation I (1898), II (1904). - (4) BUDER, Studien über Laburum Adami II. in Ztschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. V (1911) p. 209 - 284. - (5) BUDER, Chimären und Pfropfmischlinge, in Naturwissensch. 1915. - (6) FAMINTZIN, Über Knospenbildung bei Phanerogamen, in Bull. Acad. Imp. Sc. nat. St. Pétersbourg XII (1886) p. 589 - 598. - (7) FLOT, Recherches sur la zone pérимédullaire de la tige, in Ann. Sc. nat. Bot. 7. Ser. XVIII (1893) p. 37 - 112. - (8) GOEBEL, Vergl. Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorg. in Schenk's Handb. III.1. (1884) p. 100 - 430. - (9) GOEBEL, Organographie d. Pfl. 2. ed (1913-18). - (10) HABERLANDT, Über Scheitelwachstum d. Phanerog. in Mitt. Naturw. Ver. Steiermark 1880, p. 129 - 157. - (11) HAGEN, Unter. über d. Entwickl. u. Anatomie der Mesembrianthemen. Diss. Bonn 1873. - (12) HANSTEIN, Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt d. Phanerog. in Festachr. Niederrh. Ges. f. Nat. u. Heilk. Bonn 1868, p. 109 - 134. - (13) HANSTEIN, Beobachtungen, die erste Entwicklung der Achsen- u. Blattorg. phanerog. Pflanzen betr., in Verh. Naturh. Ver. Pr. Rheinl. u. Westf. XXVI (1869) p. 110 - 114. - (14) HERRIG, Beiträge z. Blattentwickl. einiger phanerog. Pflanzen. Diss.

- Berlin 1913 u. Flora N.F. VII (1915) p. 327 - 350. - (15) HIERONYMUS, Beiträge z. Kenntn. d. Centrolepidaceen, in Abh. Naturf. Ges. Halle XII (1873) p. 115 - 222. - (16) HOFMEISTER, Allgem. Morphol. d. Gewächse, 1863. - (17) JOST, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. ed. 1908. - (18) KARSTEN, Über d. Anlage seitlicher Organe bei d. Pflanzen. Diss. Bostock 1886. - (19) KOCH; Unters. über d. Entw. d. Cuscuten, in Hansteins bot. Abhandl. II (1874) p. 1 - 136. - (20) KOCH, Die vegetat. Verzweigung d. höh. Gewächse, in Pringsh. Jahrb. XXV (1893) p. 380-488. - (21) KUBIN, Die Entwicklung v. Pistia stratiotes, in Hansteins bot. Abhandl. III (1878) p. 1 - 32. - (22) LEITZ, Projektionsapparate. Katalog nr. 45 H, 1914. - (23) MÜLLER, N.J.C., Das Wachstum d. Vegetationspunktes v. Pflanzen m. dekuss. Blattstellung, in Pringsh. Jahrb. V (1866) p. 247 - 290. - (24) PAK, Allgem. Morphologie d. Pflanzen, 1890. - (25) PEDERSEN, Quel rôle joue la partition du cône végétatif dans la ramification des phanérogames? in Botanisk Tidsskr. 2. Ser. III (1873) p. 111 - 166. - (26) PRINGSHEIM, Kritik über Schacht, der Baum, in Bot. Ztg. 1853, p. 605 - 611, 621 - 626. - (27) REINKE, Untersuchungen über d. Morphologie d. Vegetationsorg. v. Gunnera, in Morph. Abhandl. 1873 u. Just, Jahresber. I (1873) p. 236. - (28) ROHRBACH, Beiträge z. Kenntn. einiger Hydrocharitaceen nebst Bemerkungen üb. d. Bildung phanerog. Knospen durch Teilung d. Vegetationspunktes, Halle 1871. - (29) SACHS, Lehrb. d. Bot. 4. ed. (1874). - (30) SACHS, Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 1882. - (31) SCHACHT, Der Baum (1853). - (32) SCHACHT, Beitr. z. Anatomie u. Physiol. d. Gew. 1854. - (33) SCHMITZ, Beobachtungen über d. Entw. d. Spross-Spitze d. Phanerog., Hab.-Schrift Halle 1874. - (34) SCHOUTE, Die Stelärtheorie, Groningen 1902. - (35) SCHÜEPP, Wachstum und Formwechsel d. Vegetationsp. d. Phanerog. in Ber. D. bot. Ges. XXXII (1914) p. 328 - 339. - (36) SCHÜEPP, Beiträge z. Theorie d. Vegetationsp. in Ber. D. bot. Ges. XXXIV (1916) p. 847 - 857. - (37) SCHÜEPP, Unters. über d. Wachst. u. Formwechsel v. Vegetationsp. in Pringsh. Jahrb. LVII (1917) p. 17 - 79. - (38) SCHÜEPP, Über d. Nachweis v. Gewebespannungen in der Spross-Spitze, in Ber. D. bot. Ges. XXXV (1918) p. 703 - 706. - (39) SCHUMANN, Morphologische Studien, 1892. - (40) SIEBEN, Einführung in die bot. Mikrotechnik, 2. ed. 1920. - (41) STRASBURGER, Lehrb. d. Bot. 11. ed. 1913. - (42) STRASBURGER-KÖRNICKE, Das grosse bot. Praktikum, 5. ed. 1913. - (43) STRASBURGER-KÖRNICKE, Das kleine bot. Praktikum, 8. ed. 1919. - (44) Van THIEGHEM, Traité de Botanique, 2. ed. 1891. - (45) VOECHTING, Zur Histologie und Entwicklungsgesch. v. Myriophyllum, in Abh. Leop.-Carol. Akad. XXXVI (1873) p. 1 - 18. - (46) VOECHTING, Beiträge zur Morphologie u. Anat. d. Rhipsalideen, in Pringsh. Jahrb. IX (1873-74) p. 327 - 484. - (47) VOECHTING, Der Bau und d. Entwicklung des Stammes der Melastomaceen, in Hanst. bot. Abhandl. III (1875) p. 1 - 92. - (48) WARMING, Forgræningsforhold hos Phanerogamerne, in Dansk. Videnskaberhøes Selskab Skrift. 5. Ser. Abt. 10, I (1872) p. 1 - 175 und I - L. - (49) WARMING, Autoreferat zu 49 in Justs Bot. Jahresber. I (1873) p. 230 ff. - (50) WARMING-JOHANNSEN, Lehrb. d. allgem. Bot. 1909. - (51) WESTERMAIER, Über die Wachstumsintensität der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente, in Verh. bot. Ver. Brandenb. XXII (1880) p. IV - V. - (52) WETTSTEIN, Handbuch der system. Botanik, 2. ed. 1911.

#### ERLÄUTERUNGEN ZU DEN ABBILDUNGEN.

Seite 393. - Abb. 1: *Vinca minor* L. Medianer Längsschnitt durch die Minimalfläche des Vegetationspunktes. Schnittrichtung parallel zur Kurzseite der Scheitelfläche. 450 : 1.

Abb. 3: *Vinca minor* L. Medianer Längsschnitt durch eine Minimalfläche. Schnittrichtung die in Abb. 1. Corpus-Schicht aufgespalten. Zellenzwickel in den Achseln der jüngsten Blätter. 450 : 1.

Seite 394. - Abb. 2: *Vinca minor* L. Medianer Längsschnitt durch eine Minimalfläche. Schnittrichtung wie in Abb. 1. Aufspaltung der Corpus-Schicht. Anlage des Internodiums und des Blattwalles. Histogenese des Achsel sprosses in der Achsel des 3. Blattes. 450 : 1.

Seite 395. - Abb. 4: *Vinca minor* L. Medianer Längsschnitt durch eine Maximalfläche. Schnittrichtung parallel zur Langseite. Anlage des Internodiums (primäre Rinde und Procambiumstrang). 450 : 1.

Abb. 5: *Vinca minor* L. Nachbarschnitt zu Abb. 4. Anlage des Prokambiumstranges des Internodiums und Initialgruppe des Blatt-Gefäßbündels. 450 : 1.

Abb. 6: *Vinca minor* L. Medianer Längsschnitt durch eine Minimalfläche. Schnittrichtung wie in Abb. 1. Streckung des Internodiums, Blattanlage, Blattwall-Initials, Achselpross-Anlage in der Achsel des 3. Blattes. 450 : 1.

Seite 396. - Abb. 7: *Veronica speciosa* Cunn. Medianer Längsschnitt durch eine Minimalfläche. Schnittrichtung parallel zur Kurzseite. Aufspaltung der Corpusschicht. 450 : 1.

Abb. 8: *Veronica speciosa* Cunn. Medianer Längsschnitt durch eine Maximalfläche. Schnittrichtung wie in Abb. 7. Corpusschicht aufgespalten, Beginn der Auflösung des Schichtenverbands. 450 : 1.

Abb. 9: *Veronica speciosa* Cunn. Medianschnitt durch eine Achselprossanlage mit Schalenkomplex in der Achsel des 2. Blattes. 450 : 1.

Abb. 10: *Veronica speciosa* Cunn. Medianschnitt eines Achselprosses in der Achsel des 3. Blattes. Histogenes des Sprossmeristems. 450 : 1.

Seite 397. - Abb. 11: *Veronica myrtifolia* Sm. Medianer Längsschnitt durch eine Minimalfläche. Schnittrichtung parallel der Langseite. 450 : 1.

Abb. 12: *Veronica myrtifolia* Sm. Medianer Längsschnitt durch eine Maximalfläche. Schnittrichtung wie in Abb. 11. 450 : 1.

Seite 398. - Abb. 13: *Veronica myrtifolia* Sm. Medianer Längsschnitt durch eine Maximalfläche. Schnittrichtung wie in Abb. 11. Streckung des Internodiums, Blattanlage, Achselpross in der Achsel des 3. Blattes. 450 : 1.

Abb. 14: *Veronica myrtifolia* Sm. Medianschnitt durch einen Achselpross in d. Achsel des 4. Blattes im Zustand der Histogenese. 740 : 1.

Seite 399. - Abb. 15: *Syringa vulgaris* L. Medianer Längsschnitt durch eine Maximalfläche. Schnittrichtung parallel der Langseite. Aufspaltung der Corpusschicht, unvollständig im Scheitelteil. In den Blattachsen Beginn der Achselprossanlagen und Entstehung der schalenartigen Zellenzonen. 450 : 1.

Abb. 18: *Syringa vulgaris* L. Querschnitt durch die Maximalfläche der Abb. 15. Sprossmeristem und uhrglasförmige Schale. 450 : 1. Dazu Lageskizze 26 : 1.

Seite 400. - Abb. 16: *Syringa vulgaris* L. Medianer Längsschnitt durch eine Minimalfläche. Schnittrichtung parallel zur Kurzseite. Blattbildung. Achselprosse mit uhrglasförmiger Schale in den Achseln des 2. Blattpaars. 450 : 1.

Abb. 17: *Syringa vulgaris* L. Medianer Längsschnitt durch eine Minimalfläche. Schnittrichtung wie in Abb. 16. Vorgeschrittenes Stadium der Blattbildung. 450:1.

Seite 401. - Abb. 19: *Syringa vulgaris* L. Medianschnitt durch einen Achselpross in der Achsel des 4. Blattes. Histogenese des Sprossmeristems. 450 : 1.

Abb. 20: *Syringa vulgaris* L. Medianschnitt durch einen Achselpross in der Achsel des 5. Blattes. Lokale Aufspaltungen i. d. 2. Tunicaschicht. Reste der Uhrglasförmigen Schale. 450 : 1.

Seite 402. - Abb. 21: *Scrophularia nodosa* L. Medianer Längsschnitt durch eine Minimalfläche. Schnittrichtung parallel zur Langseite. Aufspaltung der Corpusschicht im Scheitelteil, Blattbildung, Achselprosse mit Schale in d. Achs. d. 3. Blattpaars. 450 : 1.

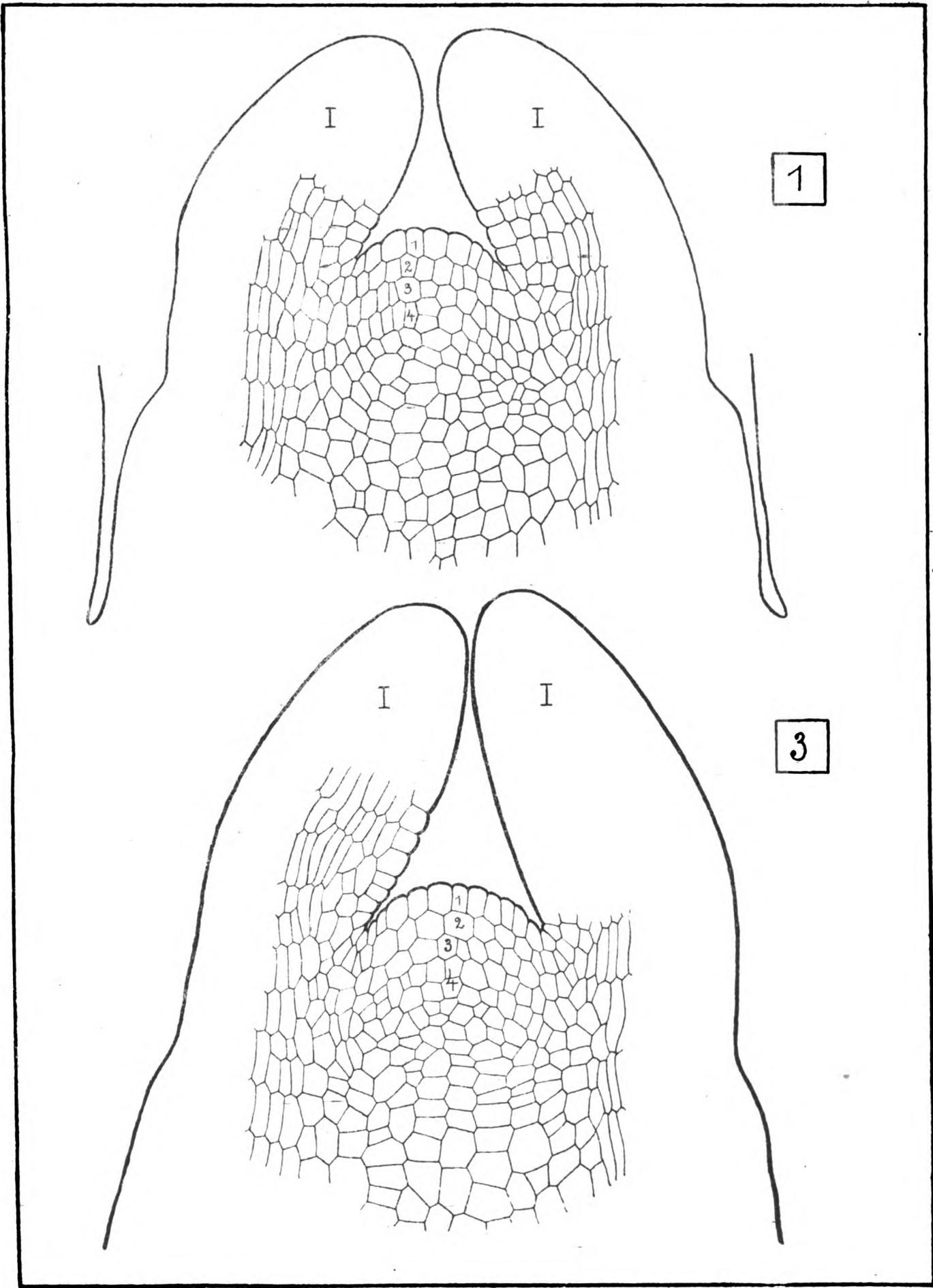
Abb. 22: *Scrophularia nodosa* L. Medianer Längsschnitt durch eine Minimalfläche. Schnittrichtung wie in Abb. 21. Anlage der Schale u. Abtrennung des Sprossmeristems in d. Achsel des jüngsten Blattes. 450 : 1.

Seite 403. - Abb. 23: *Scrophularia nodosa* L. Medianer Längsschnitt durch eine Maximalfläche. Schnittrichtung parallel zur Langseite. Aufspaltung der Corpusschicht, Achselprosse mit Schale i. d. Achseln des 2. Blattpaars. 450 : 1.

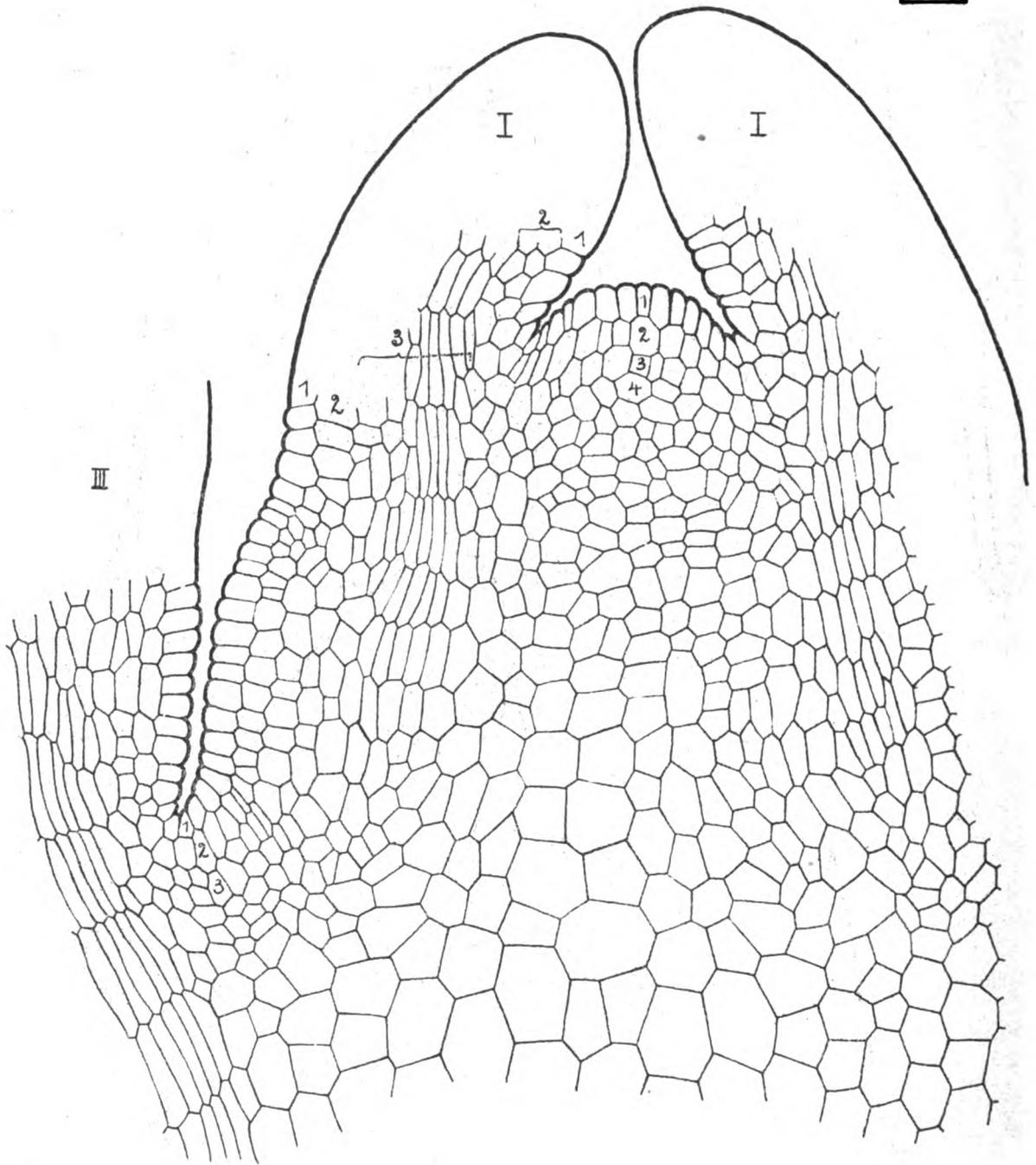
Abb. 24: *Scrophularia nodosa* L. Medianer Längsschnitt durch eine Maximalfläche. Schnittrichtung wie in Abb. 23. Anlage d. Blätter u. des Internodiums, Achselprosse mit Schale i. d. Achseln des 3. Blattpaars. 450 : 1.

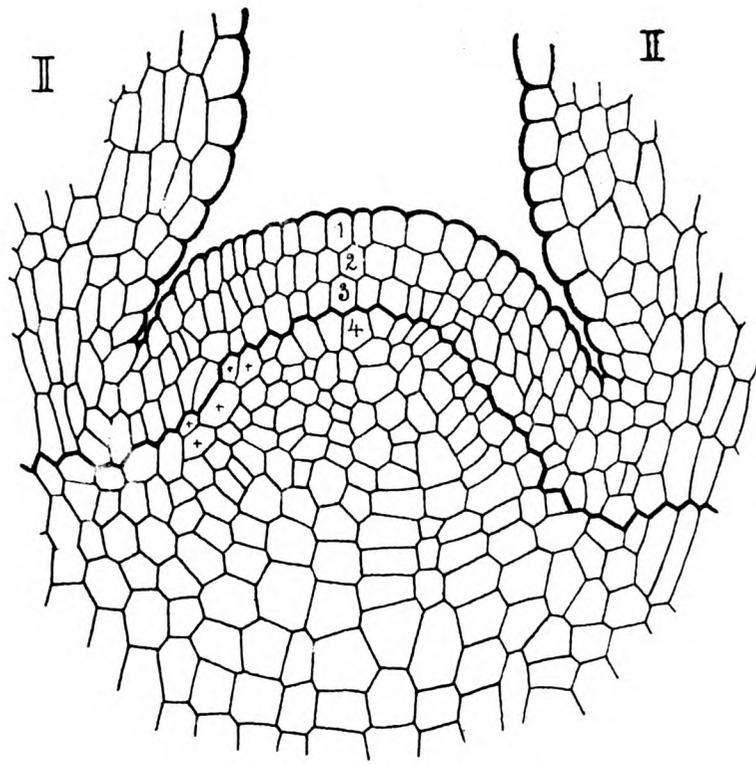
Seite 404. - Abb. 25: *Scrophularia nodosa* L. Querschnitt durch eine Achselpross-Anlage i. d. Achsel des 2. Blattes. Sprossmeristem mit Schale. 450 : 1.

Abb. 26: *Scrophularia nodosa* L. Medianschnitt durch einen Achselpross i. d. Achsel des 4. Blattes. 450 : 1.

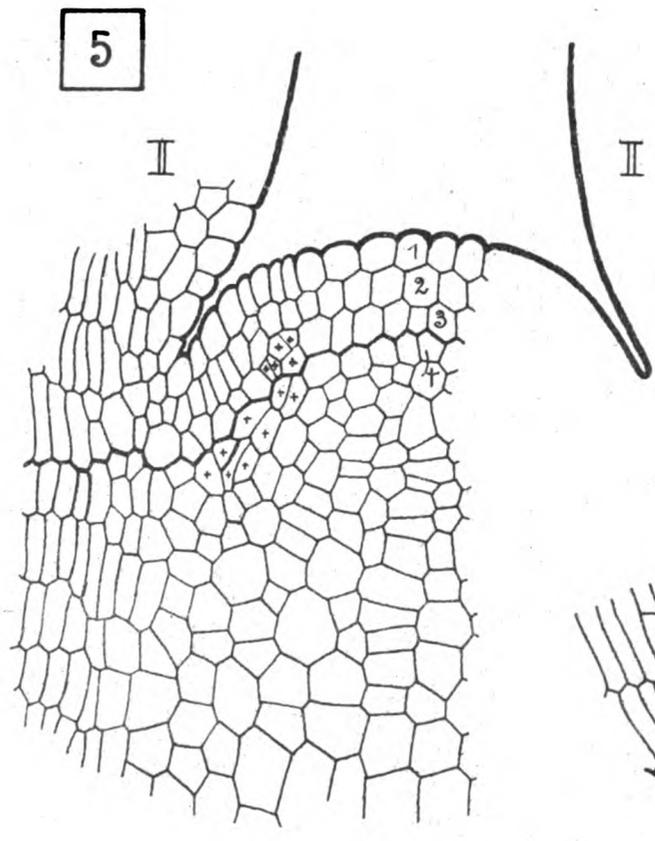


2

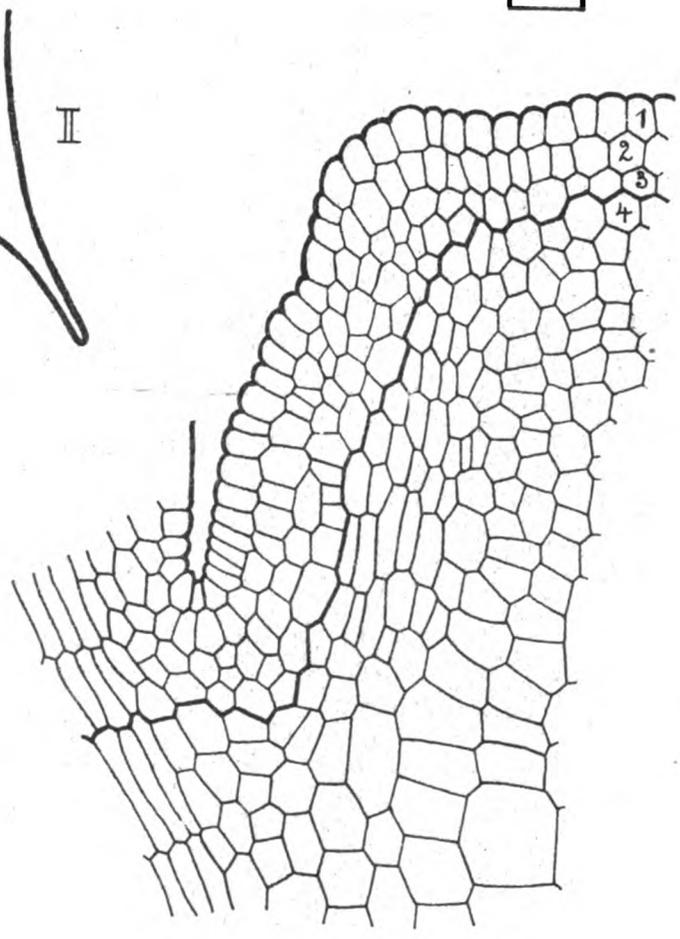




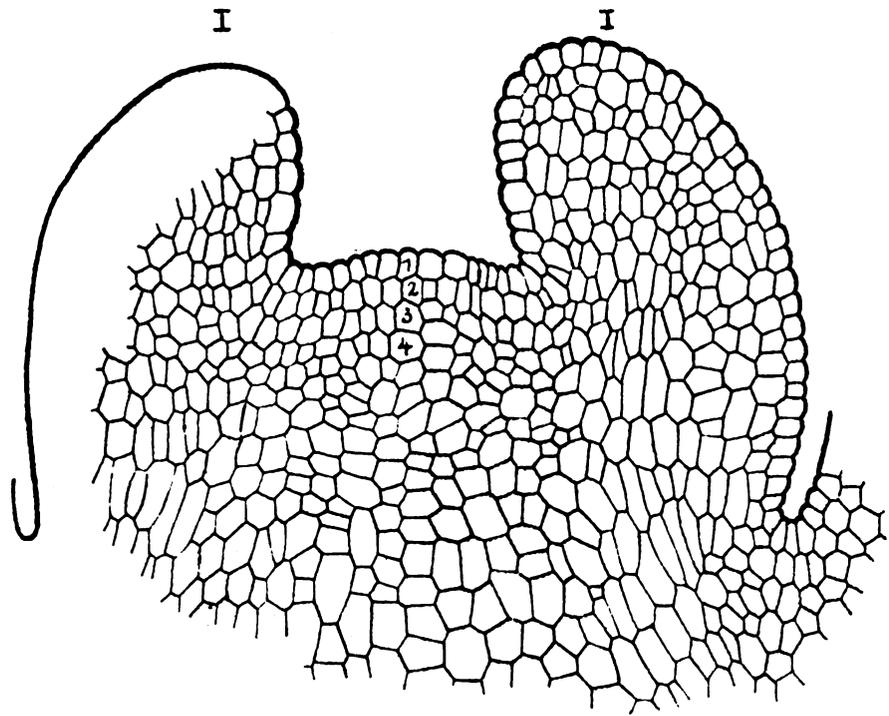
4



5

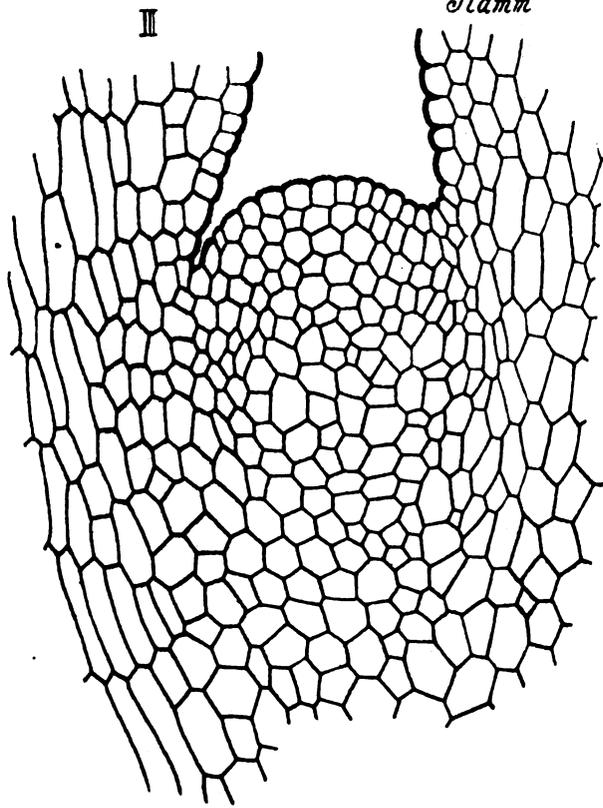


6

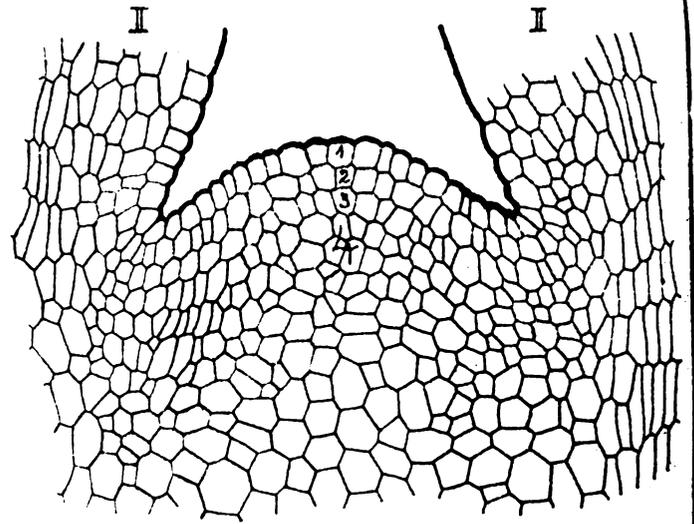


7

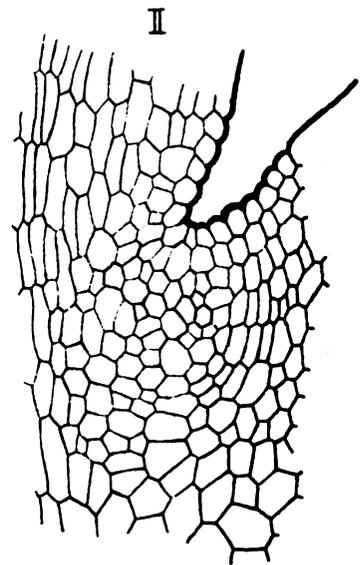
10



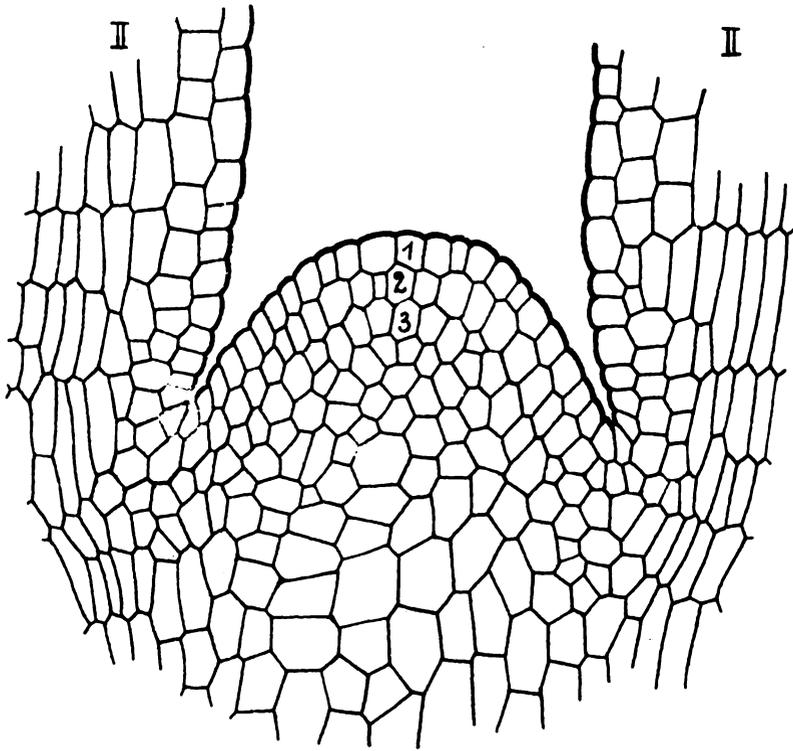
Stamm



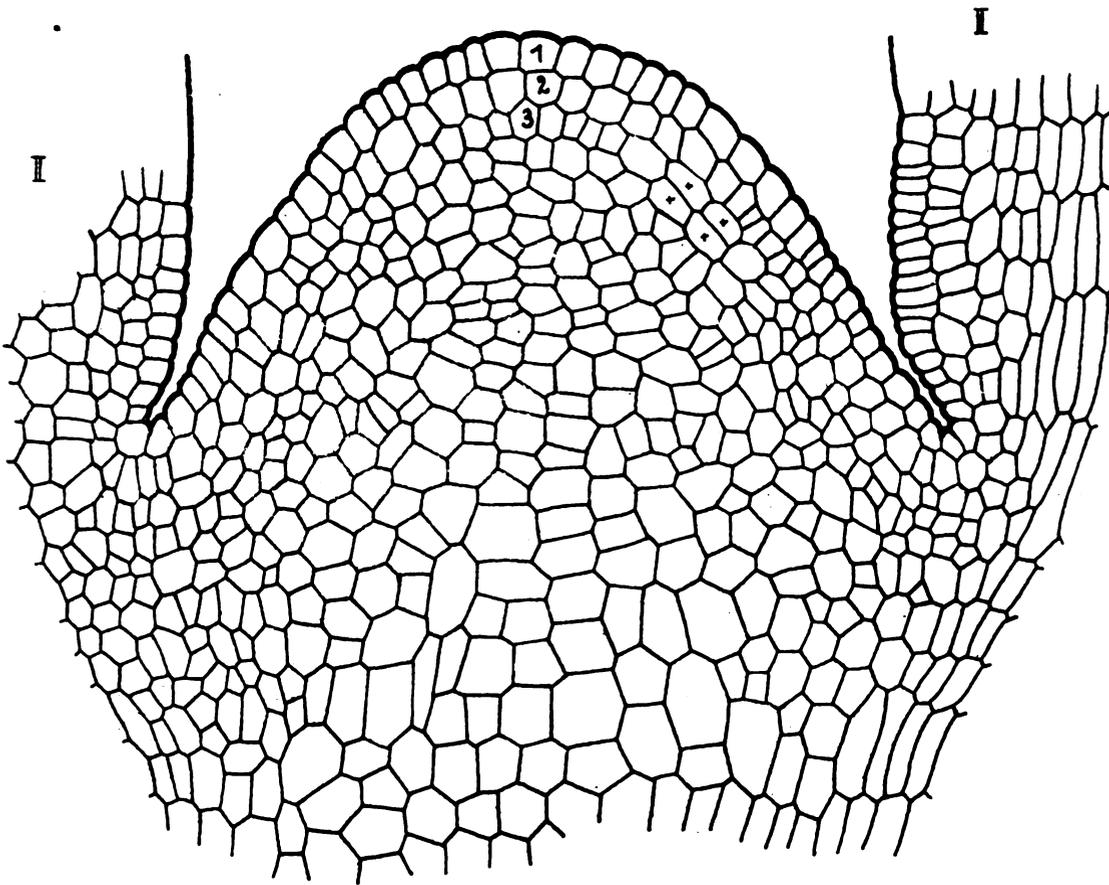
8



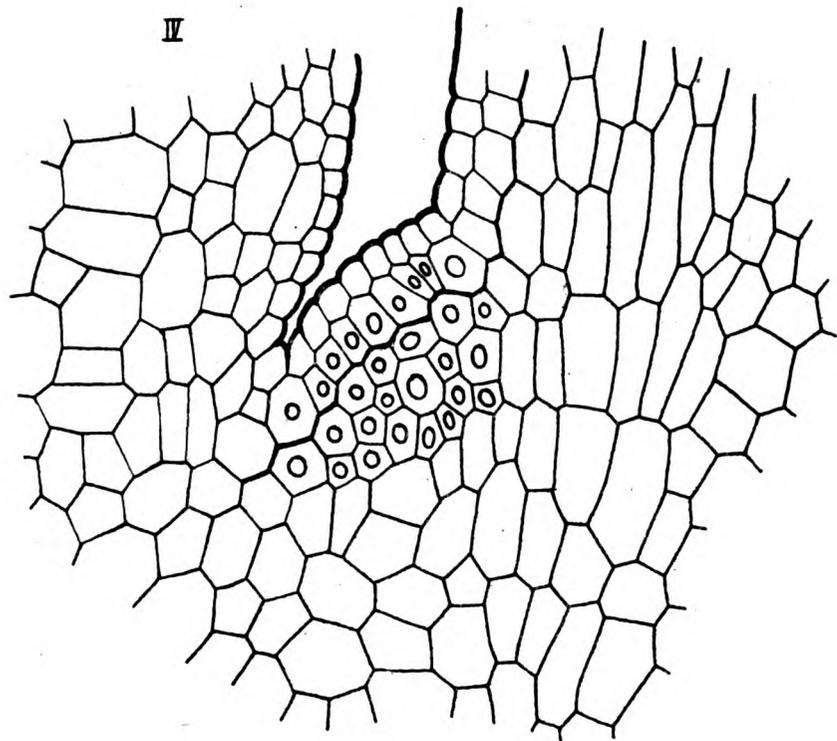
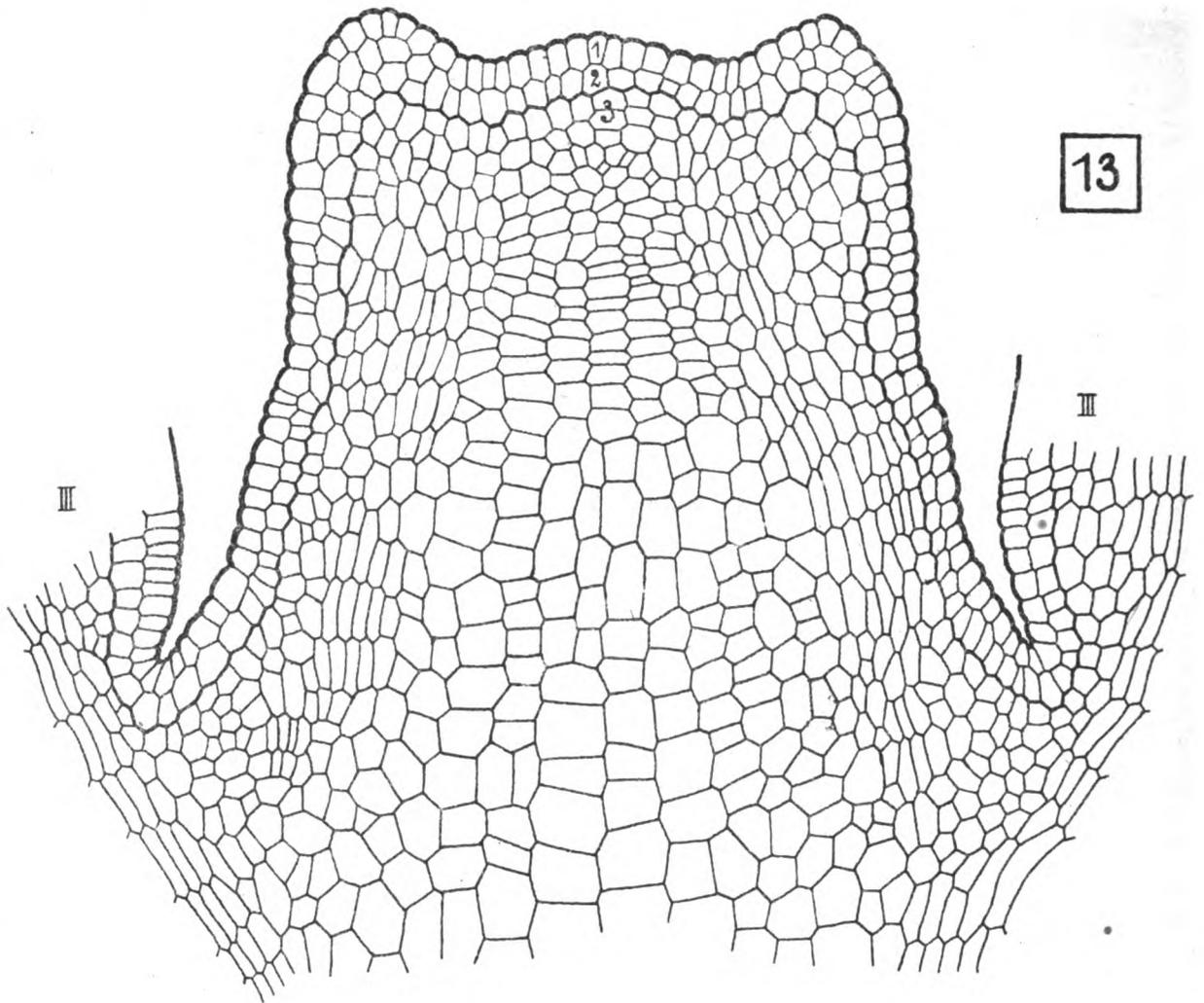
9

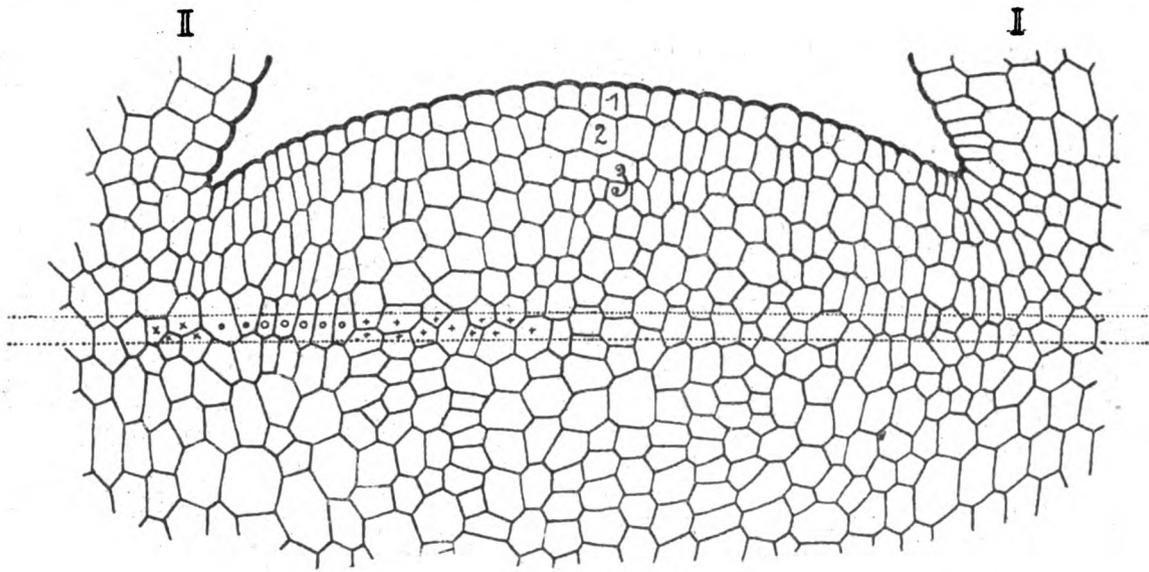


11

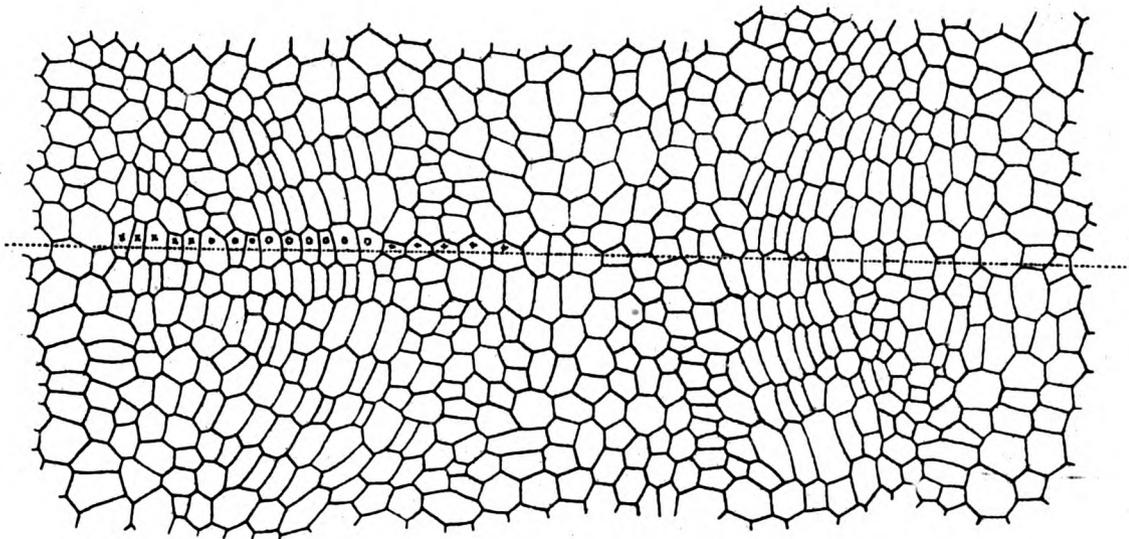


12

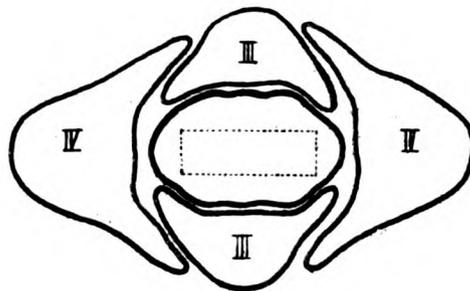


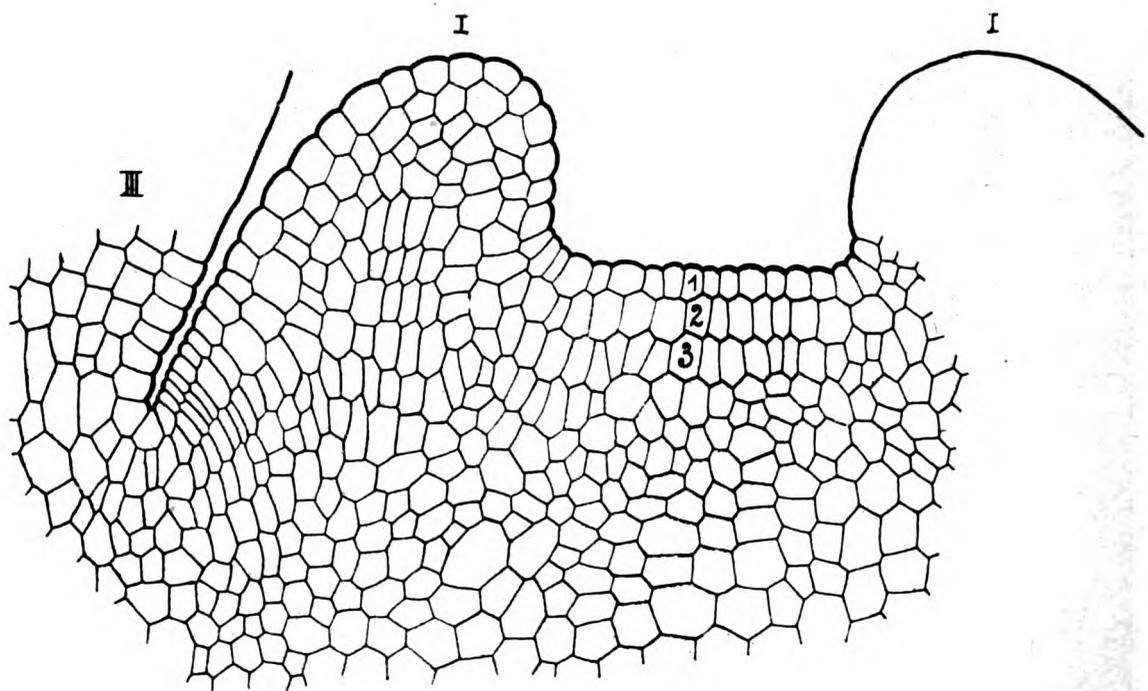
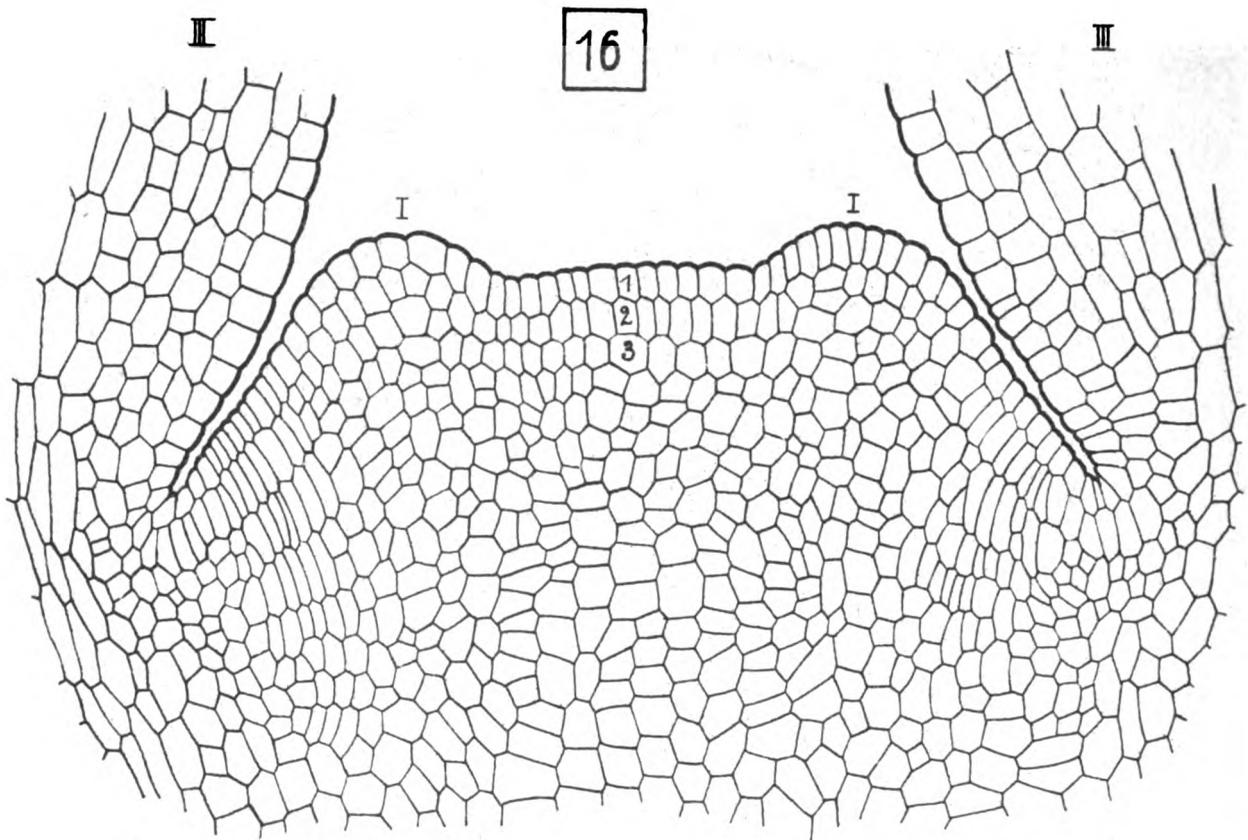


15

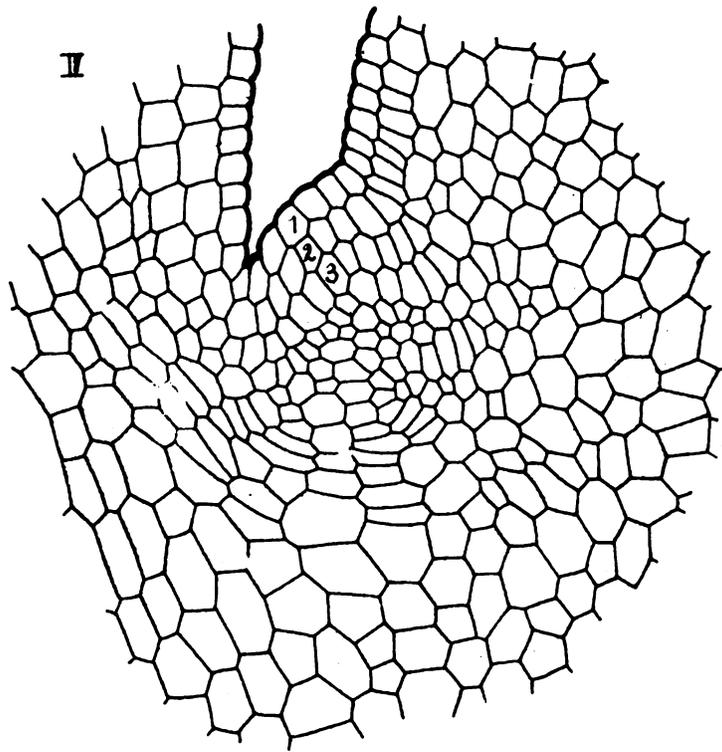


18

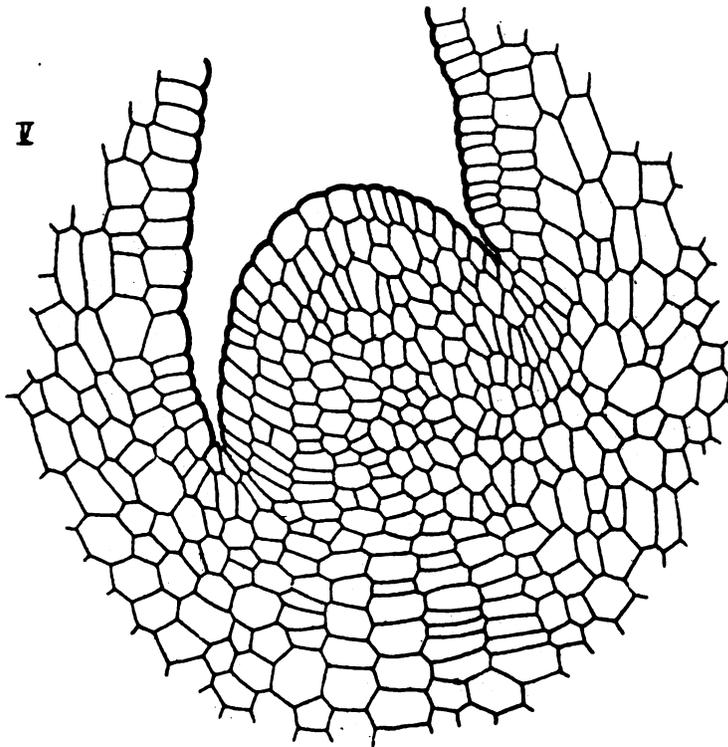




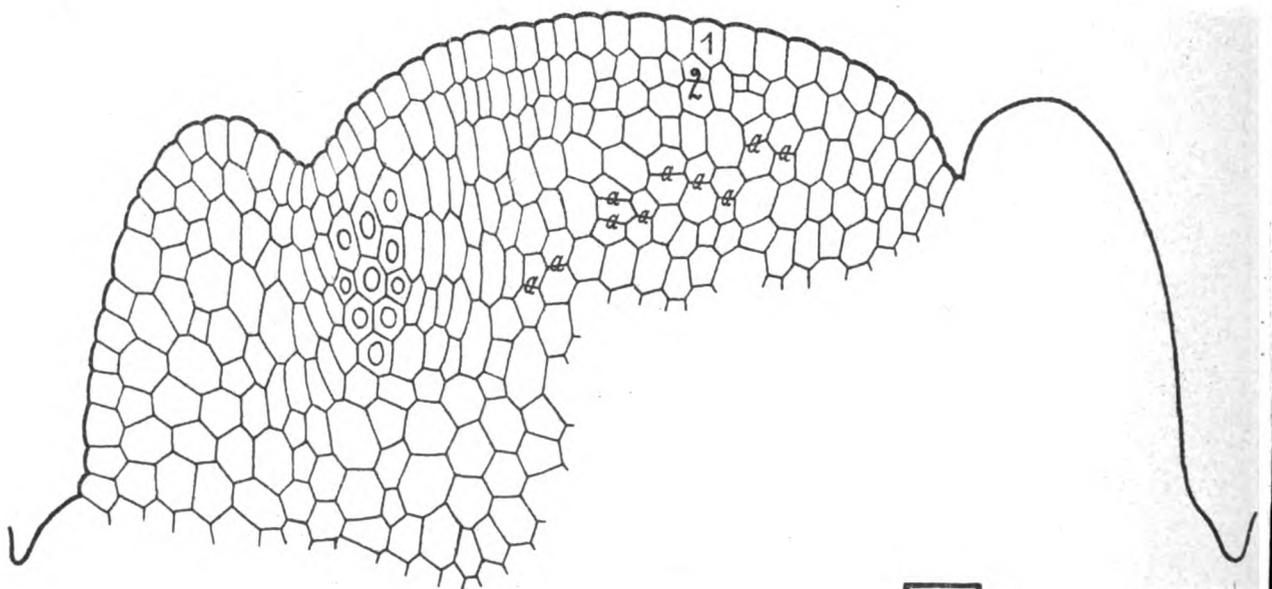
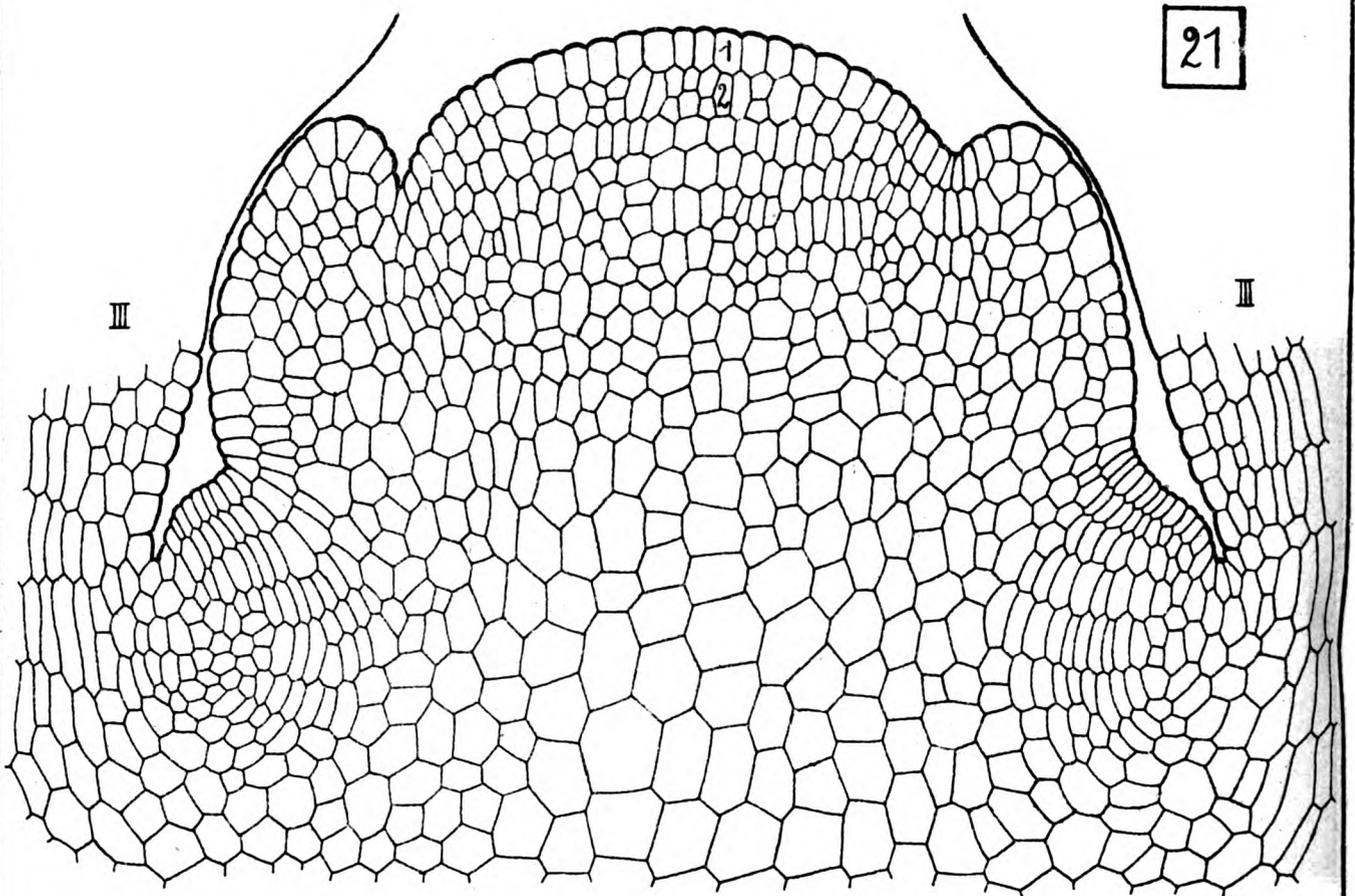
17

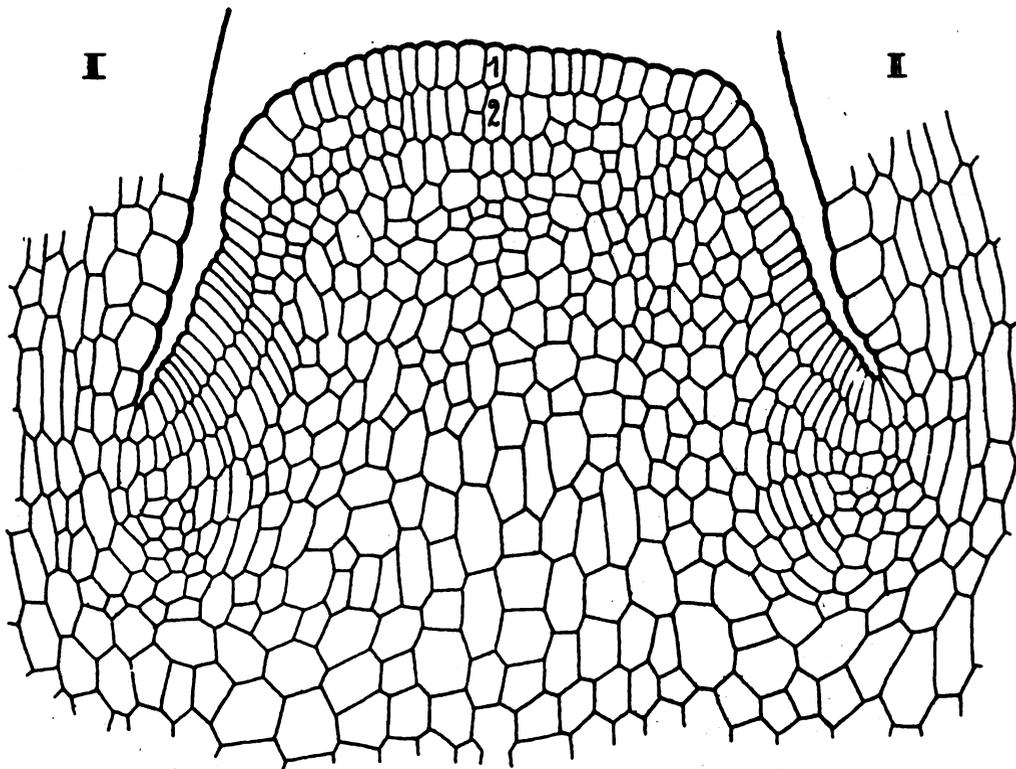
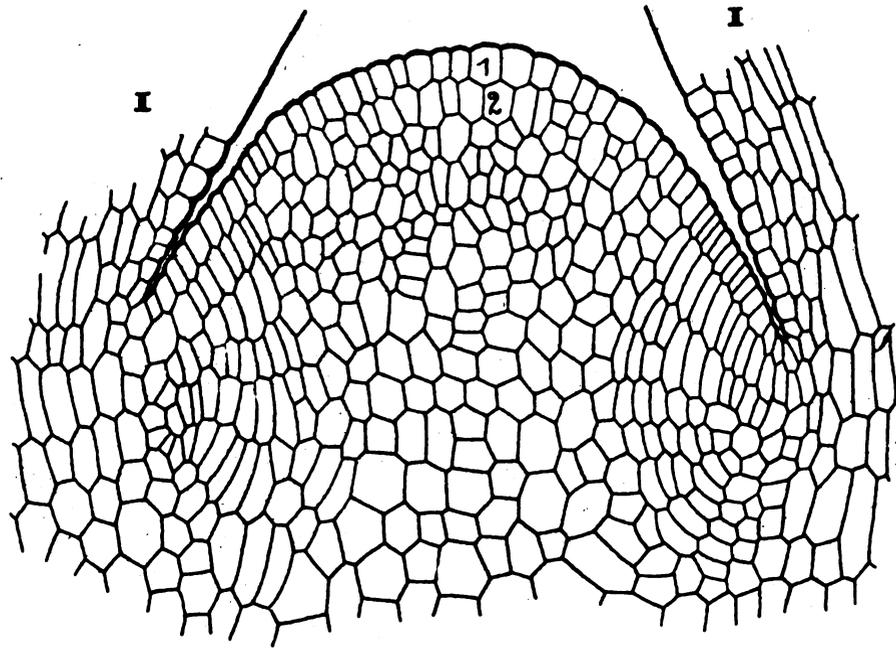


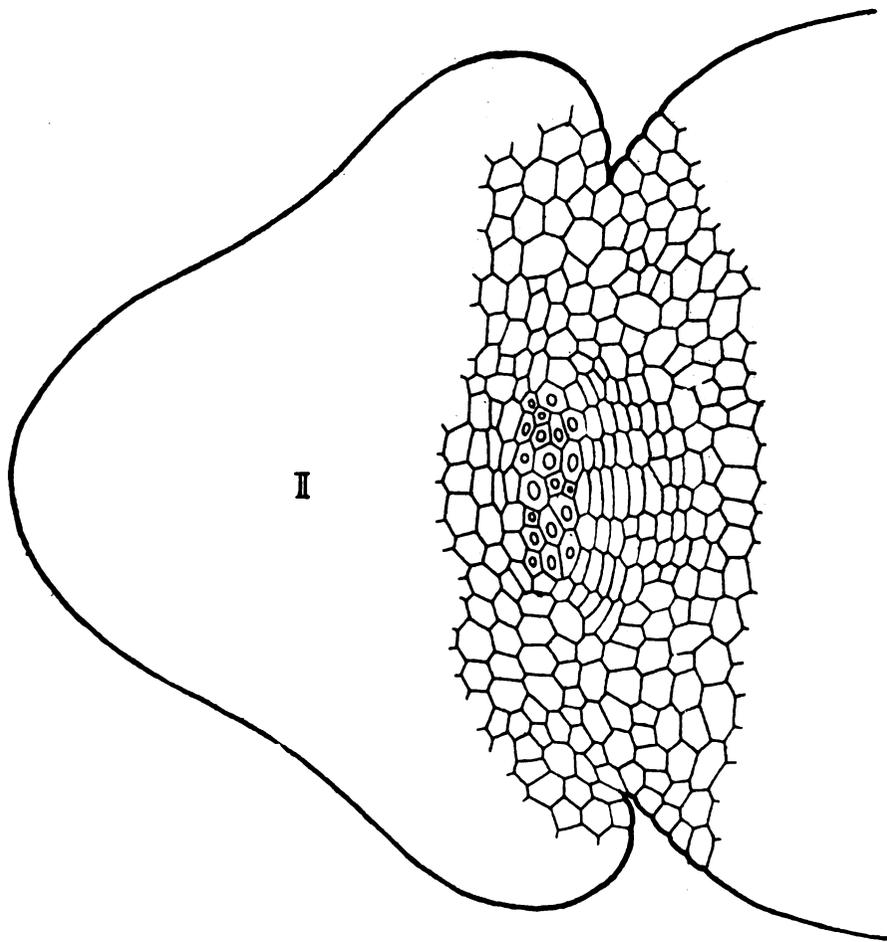
19



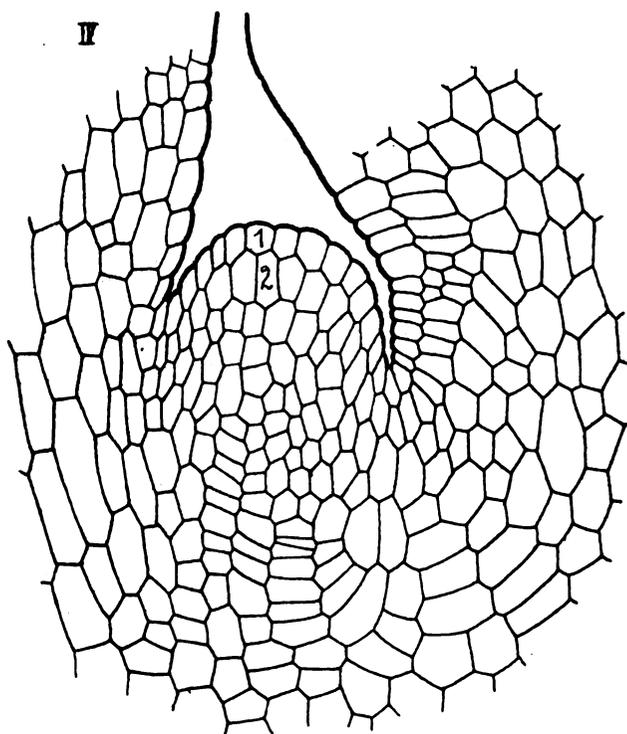
20







25



26