

Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefässbündel.

Von

V. Deinega,

Assistent am Bot. Institut der Kaiserl. Universität Moskau.

Hierzu Tafel XIX und 22 Textfiguren.

Auf den Vorschlag von Herrn Prof. Dr. Goebel habe ich mich mit Studien über die Entwicklung des Blattes und den Zusammenhang zwischen der Ausbildung des Blattes und der Anlage und dem Verlauf der Gefässbündel befasst.

Wie bekannt, haben über die Anlage und Entwicklung des Blattes Malpighi¹⁾, C. F. Wolff²⁾, De Candolle³⁾, Steinheil⁴⁾, Merklin⁵⁾, Schleiden⁶⁾, Nägeli⁷⁾, Trécul⁸⁾, Eichler⁹⁾, Hofmeister¹⁰⁾, Goebel¹¹⁾ gearbeitet. Durch die Arbeiten dieser Autoren ist festgestellt, dass das Blatt sich am Vegetationspunkte als ein Höcker oder Wulst, an dessen Bildung Dermatogen und die unter dem Dermatogen liegenden Periblemschichten theilnehmen, entwickelt. Die junge Blattanlage hat nicht immer eine breite Basis, und wenn wir später bei älteren Stadien eine halbumfassende oder ganzumfassende Basis treffen, ist diese Erscheinung schon secundär und eine Folge des nachträglichen Wachsthumms der basalen Partie der Blattanlage um die Axenspitze herum.

1) Marcelli Malpighii, opera omnia. Londoni 1686.

2) C. F. Wolff, Teoria generationis, editio nova Halac ad Salam. 1774.

3) De Candolle, Organographie der Gewächse. I.

4) Steinheil, Observations sur la mode d'accroissement des feuilles. Ann. d. sc. nat. S. II, t. VIII.

5) Merklin, Zur Entwicklungsgeschichte der Blattgestalten. Jena 1846.

6) Schleiden, Grundzüge d. wiss. Botanik. 2. Aufl., Bd. II.

7) Nägeli, Ueber Wachsthum und Begriff des Blattes. Zeitschrift f. wiss. Bot. 3. u. 4. Heft. 1846.

8) Trécul, Memoire sur la formation des feuilles. Ann. d. sc. nat. S. III, t. XX. 1843.

9) Eichler, Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen. Inaug.-Diss. Marburg 1861.

10) Hofmeister, Allgemeine Morphologie. Leipzig 1868.

11) Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Berlin 1883.

Es gibt u. a. Fälle, wo die allgemeine Blattanlage für einige Blätter sich als ein Ringwulst entwickelt, auf welchem als secundäre Auswüchse einzelne Blattanlagen erscheinen (z. B. *Platanus* nach Eichler, *Galium*-Arten).

Nach Eichler's Terminologie¹⁾ differenzirt sich das Primordialblatt (junge Blattanlage), sei es ein Höcker oder ein Wulst, in einen basalen Theil oder Blattgrund und ein Oberblatt.

Der Blattgrund betheiligt sich gar nicht an der weiteren Entwicklung der Blattspreite und kann entweder Nebenblätter bilden oder sich als Blattscheide entwickeln oder als eine basale, verdickte Partie der Blattbasis erhalten bleiben.

Aus dem Oberblatt entwickeln sich die Blattspreite und der Blattstiel, und zwar entwickelt sich der letztere infolge des intercalaren Wachsthums des Gewebes zwischen Blattgrund und Blattspreite. Diese Entwicklung findet ziemlich spät statt, wenn die Blattspreite schon mehr oder weniger differenzirt ist. Die Segmente der ausgeschnittenen oder die Theilblättchen der zusammengesetzten Blätter entwickeln sich als selbständige Hervorragungen oder Verzweigungen des Oberblattes. Nur die Segmente der fiederförmigen und fächerförmigen Palmenblätter stellen in dieser Beziehung eine Ausnahme dar, weil die Blattspreite sich als eine gefaltete Spreite entwickelt und die Trennung der Segmente infolge des Absterbens gewisser Gewebepartien eintritt. Ueber diese Frage werde ich später ausführlicher sprechen.

Was den Verlauf der Gefässbündel in dem Blattstiele und in der Blattspreite anbelangt, so gibt es hierüber in der Litteratur nur allgemeine Andeutungen, und die Arbeiten über diese Frage sprechen mehr über den fertigen Zustand und grossentheils über das äussere Relief der Blätter, d. h. über die Berippung oder Nervation.

Durch diese Arbeiten ist sichergestellt, dass die Gefässbündel im Blattstiele in der Richtung zur Spreite verlaufen und meist unter einander durch Queranastomosen verbunden sind.

Auf einem Querschnitte durch den Blattstiel sind die Gefässbündel entweder in einem offenen Bogen oder in einem Ring oder zerstreut ohne bestimmte Ordnung vertheilt. Bei den Blättern, die mehrsträngige Blattrippen haben (z. B. die grossen Blätter mit stark entwickelten Hauptrippen oder zusammengesetzte Blätter), verlaufen die Gefässbündel aus dem Blattstiele in diese Hauptrippen, wo sie gleichfalls entweder im Kreise oder im offenen Bogen oder zerstreut

1) l. c. pag. 7, 8.

angeordnet sind. Die Innervirung der seitlichen Theile der Blattlamina kommt entweder durch Biegung dieser Gefässbündel oder durch Bildung von Abzweigungen zu Stande. Nach dem Verlauf der Gefässbündel in der fertigen Blattspreite gruppirt De Bary¹⁾ alle Blätter in zwei grosse Hauptgruppen: 1. die Blätter mit getrennt verlaufenden Gefässbündeln und 2. diejenigen mit anastomosirenden Gefässbündeln.

Die zweite der genannten Gruppen theilt sich ihrerseits in zwei Untergruppen: 1. die Blätter mit streifigem Gefässbündelverlauf, bei denen die mittleren Gefässbündel gradlinig parallel gehen, während die seitlichen dem Blattrande parallel verlaufen und hier mit einander verschmelzen (die acroscopen Enden der unteren Gefässbündel mit den basiscopen Seiten des nächst höher verlaufenden Gefässbündels, z. B. fast ausschliesslich die monocotylen Pflanzen und von den Dicotylen einige schmalblättrige Eryngium-Arten; die typischen Aroideen, Dioscoreen, einige Smilaceen und Taccaceen bilden eine Ausnahme); 2. die Blätter mit netzartiger Nervatur (der grösste Theil der dicotylen Pflanzen und einige Monocotylen, Aroideen, Dioscoreen u. a.). Einige Aroideen und Dioscoreen stellen Uebergangsformen zwischen diesen zwei letztgenannten Untergruppen dar.

Was die Entwicklung der Gefässbündel in den Blättern und den Zusammenhang zwischen Blattentwicklung resp. Blattwachsthum und Anlage und Verlauf der Gefässbündel betrifft, so finden wir darüber nur kurze Andeutungen in einer Arbeit von Prantl²⁾, welcher behauptet, dass die Gefässbündel sich in der Richtung des stärkeren Wachsthums entwickeln. Diese ganz allgemein gehaltene Behauptung ist nur durch die Beobachtung an einigen dicotylen Pflanzen begründet; Zeichnungen sind in Prantl's Arbeit nicht gegeben.

Ueber die für die behandelte Frage hochinteressanten Gruppen der Palmen und Aroideen macht Prantl keinerlei näheren Angaben, weil ihm, wie er selbst angibt, geeignetes Untersuchungsmaterial nicht zur Verfügung stand.

Für meine Arbeit stand mir ein reiches Material zur Verfügung. Für die freundliche Ueberlassung desselben und der Litteratur, sowie für vielfache Unterstützung und Anregung spreche ich Herrn Prof. Dr. Goebel hier meinen herzlichsten Dank aus.

Die Darstellung meiner Untersuchungsergebnisse gliedert sich naturgemäss in folgende Abschnitte: 1. Die Entwicklungsgeschichte und

1) Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, Leipzig 1877, pag. 312.

2) Studien über Wachsthum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbesondere der Dicotylen. Ber. d. Deutschen bot. Ges., Bd. I. 1883, pag. 280.

der Verlauf der Gefässbündel bei einigen typischen monocotylen Pflanzen; 2. über einige dicotyle Pflanzen mit monocotyler Nervatur; 3. die Monocotylen mit der vom Monocotylenotypus abweichenden Nervatur; 4. die Dicotylen mit typischer, netzartiger Nervatur; 5. die Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter.

Was die zur Anwendung gekommenen Methoden betrifft, so wurden natürlich die Hand- und Mikrotomschnitte, letztere mit Hämatoxylin gefärbt, benutzt. Die wichtigsten Resultate lieferten jedoch freipräparirte und durchsichtig gemachte Blätter. Zum Durchsichtigmachen verwendete ich 5proc. Kalilauge und absoluten Alkohol. Nachher wurden die Objecte mit Anilinwassersafranin gefärbt, wodurch die Gefässe sehr deutlich werden, und entweder in Glycerin oder in Glycerin-Gelatine oder Canadabalsam eingeschlossen. Der Canadabalsam, der stärker aufhellt und den Farbstoff nicht auszieht, ist im Allgemeinen vorzuziehen. Um die jungen, durchsichtig gemachten Blätter (z. B. Aroideen) auszubreiten, wurden meistens zwei feine Pinsel benutzt.

Sehr schöne Resultate bekam ich auch, wenn die freipräparirten Blätter mit Eau de Javelle während 24 Stunden und nachher mit Kalilauge aufgehellt, dann nach Abspülen mit Wasser auf kurze Zeit in eine alkoholische Tanninlösung und nach Abspülen mit absolutem Alkohol in eine alkoholische Eisenchloridlösung gebracht wurden. Dann wurden die Präparate durch absoluten Alkohol und Toluol in Canadabalsam gebracht. Zuerst wurde, meines Wissens, diese Methode benutzt von Van Tieghem und Douliot („Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes.“ Annales des sc. nat. sér. VII, t. 8). Auch wässrige Lösungen können verwendet werden, die alkoholischen haben jedoch den grossen Vorzug, dass die Ueberbringung in Canadabalsam sich schneller ausführen lässt. Bei Ueberfärbung kann man mit alkoholischer Oxalsäurelösung entfärben.

Die letzte Methode zeigte sich sehr nützlich bei der Untersuchung sehr dicker Objecte, besonders beim Studium der Anlage der Segmente resp. Falten der Palmenblätter. Diese Methode, wobei sich speciell die Zellhäute färben, liefert sehr scharfe Bilder der Zellenanordnung.

I. Entwicklungsgeschichte des Blattes und Verlauf der Gefässbündel einiger typischen monocotylen Pflanzen.

Dactylis glomerata L.

Das ausgebildete Blatt von *Dactylis glomerata* können wir seiner Nervatur nach als den normalen Typus der monocotylen Blätter betrachten. Es ist differenzirt in eine stark entwickelte, geschlossene

Blattscheide und die linealische, parallelnervige Blattspreite. Dieses Blatt entwickelt sich als ein den Vegetationspunkt halb umhüllender Wulst. Dieser Wulst wächst in die Breite und wandelt sich auf solche Weise in einen Ringwulst um; in Folge dessen hat *Dactylis glomerata* eine geschlossene Blattscheide.

Diese Anlage fängt darauf an, mit ihrem Rand (Fig. 1A, *R*) in die Höhe zu wachsen. Dieses Wachstum geht ungleichmässig, und zwar wächst die erst angelegte Partie (*a*) viel schneller als die nachträglich gebildeten Partien des Ringwulstes. In Folge dieses ungleichmässigen Wachstums nimmt die junge Blattanlage nach und nach eine kapuzenförmige Gestalt an. Das so entstandene Primordialblatt differenzirt sich in eine sehr schwach entwickelte Blattscheide (Fig. 1B, *s*) und das Oberblatt resp. die Blattspreite (*sp*), ein Blattstiel wird nicht gebildet. Die Spitze des Primordialblattes entwickelt sich weiter zur Spitze der Blattspreite (Fig. 1B, *a*).

Bei der fortschreitenden Entwicklung des Blattes wächst nun die Blattspreite an ihrer Basis. In diesem Stadium kann man in dem Gewebe an der Uebergangsstelle zwischen Blattscheide und Blattspreite sehr lebhaft Theilungen finden; hier entwickelt sich später auf der Blattoberseite die Ligula. Die Blattscheide wächst auch mit ihrer Basis, aber sie entwickelt sich viel später als die Blattspreite. Was die Entwicklung der Gefässbündel betrifft, so wird zuerst ein medianes Gefässbündel

angelegt, welches zur Spitze des Blattes verläuft, d. h. in der Richtung des stärksten Wachstums des Blattes. Später entwickeln sich seitliche Gefässbündel, und zwar diejenigen, welche dem medianen Gefässbündel zunächst verlaufen, früher als die weiter entfernten. Diese Reihenfolge der Entwicklung der Gefässbündel stimmt vollkommen mit der Vertheilung des Wachstums im sich entwickelnden Blatte überein. In der Blattscheide gehen die Gefässbündel einander parallel, weil die Blattscheide in ihrer ganzen Ausdehnung ein gleichmässiges Wachstum hat, sie sind mit Queranastomosen verbunden. In der Blattspreite liegen in Folge des Breitenwachstums die Gefäss-

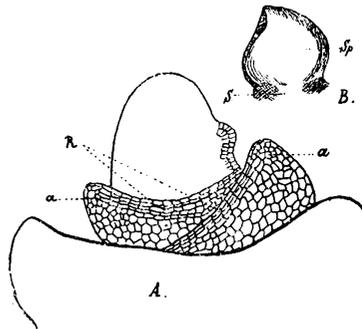


Fig. 1. *Dactylis glomerata*. A Vegetationspunkt mit jungen Blattanlagen, *R* Rand der Blattanlage, *a* erst angelegte Partie; B junges Blatt, differenzirt in Oberblatt resp. Blattspreite (*sp*) und Blattgrund resp. Blattscheide (*s*).

bündel in der Mitte ihres Verlaufs etwas weiter auseinander als in der Spitze des Blattes, wo dieses Breitenwachsthum geringer ist und wo die Gefässbündel infolge dessen convergiren.

Iris Germanica L.

Ueber die Entwicklungsgeschichte des Iris-Blattes finden wir Andeutungen bei Trécul¹⁾ und Goebel.²⁾ Nach den Untersuchungen von Trécul³⁾ entwickelt sich das Iris-Blatt als ein den Vegetationspunkt umhüllender Ringwall, der infolge eines ungleichmässigen Wachsthums die Kapuzenform annimmt. Aus dieser kapuzenförmigen Blattanlage (Scheide = gaïne) differenzirt sich durch fortgesetzt ungleichmässiges Wachsthum später die Blattspreite. Nach der Meinung von Trécul entwickelt sich die Blattscheide also früher als die Blattspreite. Auch in einer zweiten Arbeit, welche im Jahre 1880 erschien, hielt Trécul⁴⁾, obwohl inzwischen die oben citirte Arbeit von Eichler⁵⁾ mit einer brauchbaren Terminologie erschienen war,

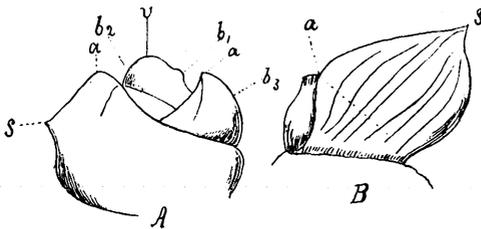


Fig. 2. *Iris variegata*. Blattentwicklung. *v* Stengelvegetationspunkt, *b*₁–*b*₄ Blätter, *S* Scheitel der Blattlamina, *a* Ende der Scheide. (Nach Goebel.)

an seiner Ansicht fest und behauptet wieder, dass die Blattscheide sich früher als die Blattspreite entwickelt. Goebel hat in seinem Referate über diese letzte Trécul'sche Arbeit auf diesen Fehler aufmerksam gemacht und sagt⁶⁾ hierüber: „... die ursprüngliche Blattanlage ist nicht die Blattscheide, vielmehr das, was Eichler „Primordialblatt“ genannt hat, d. h. eine Blattanlage, bei welcher die Scheidung in Oberblatt und Blattgrund noch gar nicht eingetreten ist. Dass das Primordialblatt scheidenförmig sein muss (für den Fall von *Iris*) ist

1) Trécul, I. Memoire sur la formation des feuilles. Ann. des sc. nat. S. III, t. 20. II. Formation des feuilles et apparition de leurs premiers vaisseaux chez des *Iris*, *Allium*, *Funkia*, *Remerocallis* etc. (Comptes rendus des séances de l'Acad. des sciences. T. XC, Paris 1880, pag. 1047.

2) Goebel, I. Bot. Ztg. 1881, pag. 95. II. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Berlin 1883.

3) I. pag. 286.

4) II. pp. 1048 u. 1049.

5) Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes. ... Marburg 1861.

6) l. c. pag. 97.

selbstverständlich, denn die geschlossene, hohle Laminaranlage kann unmöglich zuerst auftreten. Sie ist aber keine Neubildung an der Scheidenanlage, sondern durch einen Wachstumsprocess des Primordialblattes differenzieren sich erst Laminaranlage und Scheide, erstere hat hier nur eine von der gewöhnlichen abweichende Stellung, die Blattentwicklung im Ganzen aber stimmt mit dem sonst Bekannten überein“.

Später sagt G o e b e l in seiner Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane über die Entwicklungsgeschichte des Iris-Blattes Folgendes: 1) „Die Blattanlage hat auch hier dieselbe Form wie die oben beschriebene und ist auch hier bei ihrem Sichtbarwerden noch nicht stengelumfassend, was sie indess bald darauf wird. Das Primordialblatt wächst nun heran wie eine gewöhnliche Blattanlage. (Fig. 2, nach G o e b e l). Ihr Scheitel, in der Figur mit *a* bezeichnet, wird sonst zur Spitze der Blattlamina. Am Iris-Blatte aber liegt er später (vgl. *B*) an der Stelle, wo die Blattspreite in die Blattscheide übergeht. Diese „Verschiebung“ erklärt sich aus der Entwicklungsgeschichte. Die Blattanlage erfährt bald (*A*, *b*₃) ein starkes Flächenwachsthum und erhält infolge davon eine kahn- oder kapuzenförmige Gestalt. Auf ihrem Rücken ist das Flächenwachsthum am stärksten. Hier behält eine Stelle den Charakter des Vegetationspunktes (*s* in *b*₄, *A*), es bildet sich eine Hervorstülpung, die Anlage der „schwertförmigen“ Lamina. Dieselbe ist aber nur da hohl, wo sie in die Scheide übergeht, in ihrem übrigen Haupttheile von Anfang an eine solide Gewebeplatte. Es sind an der Blattanlage jetzt also zwei Scheitel, der ursprüngliche (*a*) und der neue (*s*). Bald erhält die Laminaranlage aber wirklich terminale Stellung. Den Uebergang dazu veranschaulicht das grössere Blatt in Fig. *B*; wo der Blattgrund (der sich später zur Blattscheide entwickelt) von der Laminaranlage durch eine gestrichelte Linie abgegrenzt ist. Die Spreitenanlage hat zwar noch seitliche Stellung, ihre Mittellinie ist aber schon um ca. 45° gehoben, der ursprüngliche Scheitel *a* dagegen nimmt seitliche Stellung an.“

Mir lag es bei meinen Untersuchungen hauptsächlich daran, die Entwicklungsgeschichte des Iris-Blattes unter Anwendung der anatomischen Methode nachzuprüfen und die Reihenfolge der Gefässbündelanlage zu verfolgen.

Das Blatt entwickelt sich als ein die Axenspitze nicht ganz umhüllender Höcker, der später infolge des fortschreitenden Wachs-

1) l. c. pag. 219—220.

thums sich in einen ganz geschlossenen Ringwall umbildet. Dieser Ringwall fängt mit seinem Rande zu wachsen an und dieses Wachstum geht ungleichmässig vor sich, wie bei *Dactylis glomerata*, d. h. der erst angelegte Theil wächst schneller und die andern Theile dieses Ringwulstes wachsen, je weiter sie von dem zuerst angelegten Theil entfernt sind, um so langsamer. Nur der Theil, welcher dem zuerst angelegten gegenüber liegt, wächst anfangs ziemlich schnell, aber später entwickelt er sich gar nicht weiter und bleibt als ein kleiner Wulst, bestehend aus in Reihen angeordneten Zellen, zurück.

Infolge dieses ungleichmässigen Wachstums nimmt die Blattanlage die Form einer Kapuze an und bildet so das Primordialblatt.

Schon bei der Entwicklung dieses kapuzenförmigen Primordialblattes wächst die Rückenante des zuerst angelegten Theils kielartig aus und bildet so die Anlage der späteren schwertförmigen Blattfläche, welche sich nachträglich durch starkes Flächenwachstum vergrössert. Dieses Flächenwachstum geht ebenfalls ungleichmässig vor sich und zwar wächst die mittlere Partie des Kiels schneller als beide seitlichen, so dass sich auf diese Weise aus dem Primordial-

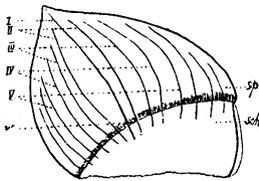


Fig. 3. *Iris germanica*.
Junges Blatt. I, II, III...
Gefässbündel, *sp* Blattspreite, *sch* Blattscheide, *w* Wachstumszone der Blattspreite.

blatte eine Blattscheide (Fig. 3 *sch*) und eine solide (massive), flügelartige, zugespitzte Blattspreite (*sp*) differenzirt.

Das weitere Wachstum dieser Blattspreite geht auf Kosten des meristematischen Gewebes vor sich, welches sich an der Uebergangsstelle (schattirte Zone *w*) zwischen Blattlamina und Blattscheide findet. Die Blattscheide wächst später auch mit ihrer Basis. Infolge stärkeren Wachstums der medianen Partie der Blattspreite entwickeln sich die zwei ersten Gefässbündel in dieser Richtung (I) und erst später entwickeln sich andere Gefässbündel auf beiden Seiten des Blattes, und zwar um so früher, je näher sie der am stärksten wachsenden mittleren Partie der Blattspreite gelegen sind (II, III...).

Wenn wir jetzt die Entwicklungsgeschichte des *Dactylis*-Blattes mit derjenigen von *Iris* vergleichen, werden wir sehen, dass der Unterschied darin liegt, dass bei *Dactylis* die Spitze des Primordialblattes sich weiter zur Spitze der Blattspreite entwickelt (Fig. 4A, a^1 , a^2 , a^3) und dass infolge des ungleichmässigen Wachstums dieser Blattlamina das erste Gefässbündel in dem Winkel der gefalteten Blattspreite, resp. im Mediane der Lamina angelegt wird (Fig. 4A und B I);

bei Iris aber differenziert sich als Blattspreite nur die Kante des Primordialblattes, weswegen diese Blattlamina schon in dem jungen Stadium solid (massiv) und nicht gefaltet ist.

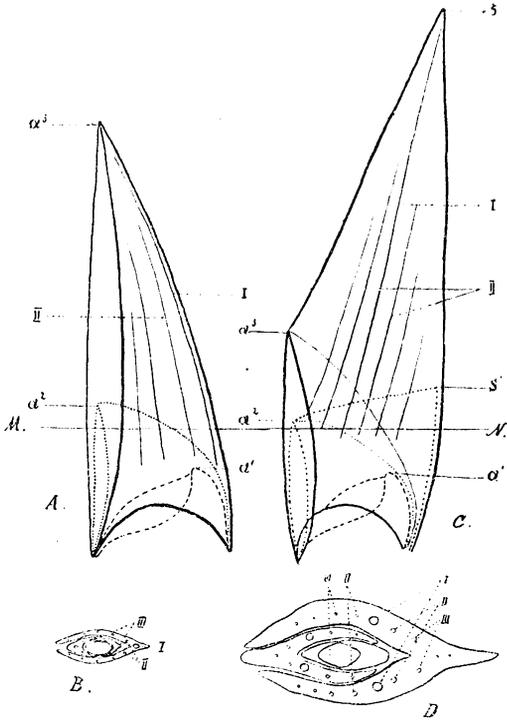


Fig. 4. Schemata der Blattentwicklung von *Dactylis glomerata* und *Iris germanica*. *A* *Dactylis glomerata*. α^1 Spitze des Primordialblattes, α^2 Spitze der jungen Blattlamina, α^3 Spitze der älteren Blattlamina, *I*, *II*, *III* Gefässbündel. *B* Querschnitt durch die Scheitelknospe in der Höhe *M*—*N*, *I*, *II*, *III* Gefässbündel. *C* *Iris germanica*. α^1 Spitze des Primordialblattes, α^2 Spitze der Blattscheide, α^3 Spitze der Blattscheide des älteren Blattes, S^1 neu entstandene Spitze der Blattlamina, S^2 Spitze der Blattlamina des älteren Blattes. *D* Querschnitt durch die Scheitelknospe in der Höhe *MN*, *I*, *II*, *III* Gefässbündel.

Indem die Spitze des Primordialblattes von *Iris* eine seitliche Stellung annimmt und als Spitze der Blattscheide zurückbleibt (Fig. 4 *C*, α^1 , α^2 , α^3), entwickelt sich durch starkes, ungleichmässiges Flächenwachstum der Kante eine neue Blattspitze S^1 , S^2 . Bei der weiteren Entwicklung findet das stärkste Wachstum in medianer Richtung dieser Blattlamina statt. In dieser Richtung des stärksten Wachstums werden die zwei ersten Gefässbündel angelegt (*I*). Bei

Iris haben wir also nicht ein einziges medianes, dem zuerst angelegten von *Dactylis* entsprechendes Gefässbündel, sondern hier entwickeln sich, wie schon Trécul bemerkt hat,¹⁾ gleichzeitig zwei Gefässbündel, welche eine seitliche Stellung einnehmen (Fig. 4 D, I).

Eichhornia crassipes Mart.

Das ausgebildete Blatt von *Eichhornia crassipes* besteht bekanntlich aus einer herzförmigen Blattspreite, einem langen, angeschwollenen Blattstiel und einer grossen, ochreaartig entwickelten Blattscheide. Es wird als ein ziemlich dicker, den Stengel halbumfassender Höcker angelegt, welcher sich später infolge des nachträglichen Wachstums in einen herumgreifenden Wulst umwandelt. Dieser Ringwulst wächst

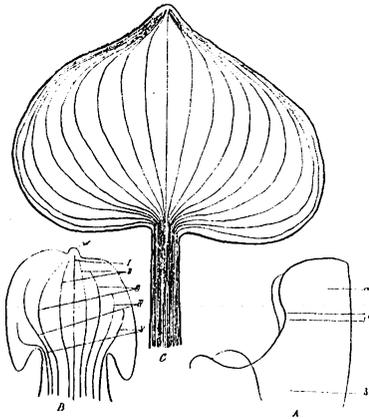


Fig. 5. *Eichhornia crassipes*. A Junges Blatt. a Blattspreite, b Blattgrund resp. Blattscheide, c Zone, woraus sich der Blattstiel entwickeln wird. B Aelteres Blatt, I, II, III Gefässbündel. C Schema des Verlaufs der Gefässbündel in dem ganz ausgebildeten Blatte.

ungleichmässig und zwar wächst die erst angelegte Partie schneller und nimmt eine stumpfe, abgeplattete Form an. Bei *Eichhornia* finden wir also das Primordialblatt als ein stumpfes, abgeplattetes Gebilde mit einer die Stengelspitze umfassenden Basis. Dieses Primordialblatt fängt an, sich in das verbreiterte Oberblatt (Fig. 5 A, a) und den Blattgrund (b) zu differenziren, wobei der verschmälerte Theil (c) zwischen beiden sich später als Blattstiel entwickelt.

Der stengelumfassende Blattgrund entwickelt sich später zur Blattscheide oder richtiger zur ochreaartigen, geschlossenen Röhre. Der obere Verschluss kommt zu Stande durch einen Auswuchs, welcher in der Weise der sog. axilaren Stipeln aus der Oberseite des Blattgrundes entsteht.

Was das Oberblatt betrifft, so nimmt die junge Blattspreite infolge frühzeitigen Flächenwachstums nach und nach eine spatelförmige Gestalt an (Fig. 5 B), und entsprechend dem stärkeren Längenwachstum in der mittleren Partie der spatelförmigen Fläche entwickelt sich hier das erste Gefässbündel (I), welches in das

1) II. pag. 1052.

wasserabsondernde Organ (*w*), das als Auswuchs der Blattspitze anhängt, hineinverläuft.

Auch hier wird also infolge des stärkeren Längenwachstums in der mittleren Region zuerst das mediane Gefässbündel angelegt, später entwickeln sich die anderen in derselben Reihenfolge (*II, III* . . .), welche wir bei den vorher besprochenen Pflanzen beobachteten. Der Unterschied besteht nur darin, dass nicht alle Gefässbündel, welche in der Scheide verlaufen, in den Blattstiel eintreten, und zwar geht ein Theil in die ochreaartige Scheide; der andere Theil gibt nur Abzweigungen für diese Scheide ab. Namentlich der Theil der Scheide, welcher sich als Auswuchs der oberen Seite des Blattgrundes entwickelt, wird nicht durch selbständige Bündel, sondern durch solche Abzweigungen versorgt.

Im Blattstiele verlaufen die Gefässbündel zerstreut; genauere Angaben über ihre Vertheilung behalte ich mir für später vor. Beim Eintritt in die Blattspreite biegen sie infolge des sehr starken Breitenwachstums bogenförmig aus und verlaufen in der Blattspreite dem Blattrande parallel in der Spitze (Fig. 5 *B, C*). Den Verlauf der Gefässbündel in der Blattspreite kann man, wie mir scheint, auf folgende Weise erklären. Zu dem Zeitpunkt, wenn die ersten Gefässbündel in die Blattspreite eintreten, findet hier noch ein verhältnissmässig schwaches Breitenwachstum, dagegen ein starkes Längenwachstum statt; daher gehen diese ältesten Gefässbündel (*I, II*) ziemlich geradlinig bis zur Spitze. Wenn später das Längenwachstum sich schon verringert und dagegen das Breitenwachstum stärker geworden ist, treten erst die jüngeren Gefässbündel in die Blattspreite ein; diese vertheilen sich also fächerförmig und biegen weiter oben nach der Spitze, welche geringeres Breitenwachstum hat, zusammen (*III, IV*).

Funkia ovata Spr.

Bei *Funkia ovata* bestehen die ausgebildeten Blätter aus einer zugespitzten eiförmigen Blattlamina, dem rinnenförmigen Blattstiel (die Ränder des Blattstiels verbreitern sich nach oben zu und gehen so stufenweise in die Blattspreite über) und der Blattscheide. Das Primordialblatt ist hier seiner äusseren Form nach, wie Fig. 6*A* zeigt, ein ziemlich regelmässiger Kegel. Dieses Primordialblatt differenzirt sich in Blattgrund und Oberblatt. Aus dem Blattgrund (*sch*) entsteht die Blattscheide, welche allmählich in den aus der dünnen Zone *st* des Oberblattes entstandenen, rinnenförmigen, geflügelten Blattstiel übergeht. Die ebenfalls aus dem Oberblatt sich entwickelnde Blattspreite (*sp*) entsteht eher als dieser Blattstiel.

Die dünnen Ränder des rinnenförmigen Blattstieles setzen sich in diejenige der Blattspreite fort. Die Anlage der Gefäßbündel ist wie bei den früher beschriebenen Pflanzen (Fig. 6 *B*, *I*, *II*, *III* . . .)

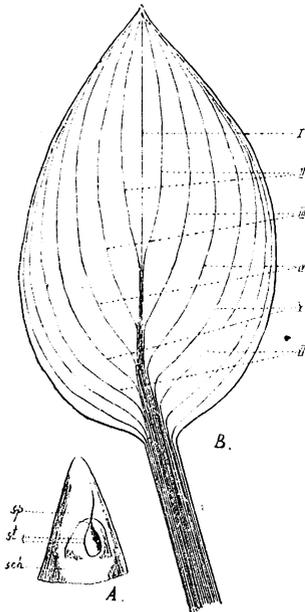


Fig. 6. *Funkia ovata*. *A* Primordialblatt, differenziert in Blattscheide (*sch*) und Oberblatt; die Region *sp* bildet sich zur Blattspreite, die Zone *st* zum Blattstiele um. *B* Schema des Verlaufs der Gefäßbündel in dem ganz ausgebildeten Blatte.

und stimmt mit den Trécul'schen Untersuchungen¹⁾ überein. In dem Blattstiele wie in der Blattscheide sind die Gefäßbündel in einer Reihe angeordnet und sind in den oberen, schmälern Partien der Blattscheide sowie in dem Blattstiele einander mehr genähert als in der Basis der Blattscheide. Das erst angelegte Gefäßbündel und die nächsten verlaufen in dem Blattmittelnerv, und zwar geht das erst angelegte gradlinig in die Spitze des Blattes (*I*), während die anderen aus der Mittelrippe herausbiegen, und zwar biegen die älteren später, d. h. erst in der oberen Partie der Blattspreite (*II*, *III*), die jüngeren früher, d. h. schon in der unteren Blatthälfte von der Mittelrippe ab (*IV*, *V* . . .) Infolge dieser Biegung der in der Mittelrippe verlaufenden Gefäßbündel geht die Mittelrippe nicht bis zur Spitze, sondern sie wird nach und nach schwächer und ist in der oberen Hälfte des Blattes fast unbemerkbar und nur wenig von den seitlichen Rippen verschieden. Die jüngeren Gefäßbündel, d. h. die Gefäßbündel, welche sich weiter von der erst angelegten entfernt entwickeln, verlaufen in dem Rande des rinnenförmigen Blattstieles und biegen beim Eintritt in der Blattlamina infolge des stärkeren Breitenwachstums derselben in den unteren jüngeren Theilen der Blattspreite ein. Diejenigen, welche sich zunächst dem Rande des Blattstieles entwickeln, also die jüngsten, biegen in die untersten Partien der Blattspreite ein. Wenn wir jetzt die Anlage und Vertheilung der Gefäßbündel von *Dactylis glomerata* und diejenige von *Funkia ovata* vergleichen, kann man, meiner Ansicht nach, den rinnen-

1) l. o. pag. 1050.

förmigen Blattstiel von *Funkia ovata* als einen verschmälerten Theil der Blattspreite oder als einen rudimentären Blattstiel (welcher auch der Blattspreite von einigen schmalblättrigen *Eryngium*-Arten entspricht) betrachten.

2. Dicotyle Pflanzen mit monocotylem Nervatur.

Eryngium.

In der Gattung *Eryngium* finden wir, wie bekannt, einerseits Pflanzen mit handförmig oder fiederförmig ausgeschnittenen Blättern, andererseits solche mit breiter oder schmaler, ungetheilter Blattspreite. In der letzten Gruppe sind insbesondere einige *Eryngien* mit schmalen Blättern, weil sie sowohl ihrem Habitus wie ihrer Nervatur nach den monocotylen Pflanzen (*Agave*, *Bromelia*) sehr ähnlich sind, interessant.

Ueber diese Pflanzen finden wir in der Litteratur ziemlich viele Angaben. So beschreiben K. Morisson¹⁾, Linnée²⁾, Ph. Miller³⁾, Jacquin⁴⁾, Cavanilles⁵⁾, Delaroché⁶⁾, A. de Chamisso et D. de Schlechtendahl⁷⁾, Lamark⁸⁾, De Candolle⁹⁾, Decaisne¹⁰⁾ diese Pflanzen.

Der grösste Theil dieser Arbeiten hat einen ausschliesslich systematischen Charakter und sagt von diesen Pflanzen hauptsächlich, dass sie eine parallele, den Monocotylen ähnliche Nervatur aufweisen.

Einige dieser Arbeiten (Delaroché und Decaisne) versuchen diese parallele Nervatur morphologisch zu erklären und sagen, dass diese Pflanzen anstatt der Blätter nur einen stark entwickelten Blattstiel oder Blatttrippen haben; was die Blattspreite betrifft, so ist diese reducirt zu den kleinen Segmenten oder zu Zähnen, mit welchen einige Blätter der schmalblättrigen *Eryngium*-Arten versehen sind.

1) Morisson K., *Plantarum historiae universalis oxoniensis pars tertia*. Oxonii 1725.

2) Linnaeus *Species plantarum*. 1753.

3) Miller Ph., *The Gardeners dictionary*. London 1731.

4) Jacquin N. J., *Icones plantarum rariorum*. Wien 1781—93.

5) Cavanilles, *Icones et descriptiones plantarum Matriti*. 1791—1801.

6) Delaroché Fr., *Eryngiorum nec non generis novi Asclepiadeae historia*. Parisiis 1808.

7) A. de Chamisso et D. de Schlechtendahl, *De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis*. *Linnaea* I. 1826.

8) Lamark, *Encyclopédie méthodique. Botanique*. Paris 1783—1803. Vol. IV.

9) Aug. P. De Candolle, *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Pars quarta*. Parisiis 1830.

10) Decaisne M. J., *Remarques sur les espèces du genre Eryngium a feuilles parallélinerves*. *Bulletin de la Soc. bot. de Fr.* T. 20. 1873.

Von neueren Arbeiten können wir hier die Arbeiten von Möbius¹⁾ nennen, welche einen vorwiegend anatomischen Charakter haben; der Verfasser zeigt, wie weit mit der äusseren Aehnlichkeit zwischen monocotylen Pflanzen und diesen Eryngien auch Aehnlichkeit im anatomischen Bau zusammengeht.

Aber alle diese Arbeiten betrachten nur den ausgebildeten Zustand der Blätter und berühren die Entwicklungsgeschichte und die Anlage der Gefässbündel in den Blättern gar nicht.

Für meine Untersuchung dieser Verhältnisse stand mir folgendes Material zur Verfügung: *Eryngium pandanifolium*, *E. yuccifolium*, *E. Serra*, *E. planum*, *E. campestre*.

Eryngium pandanifolium Cham.

Das Blatt entwickelt sich auch hier als ein ziemlich dicker Höcker, der sich schon früh in einen nicht ganz den Vegetationspunkt umhüllenden Wulst umwandelt.

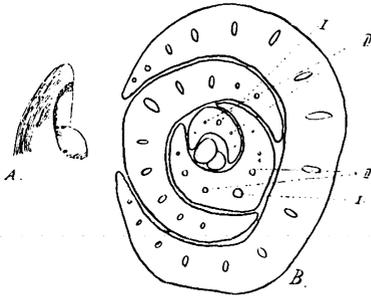


Fig. 7. *Eryngium pandanifolium*. *A* Primordialblatt, *B* Querschnitt durch die Scheitelknospe, *I*, *II*, *III* Gefässbündel.

Die erst angelegte Partie fängt nun ziemlich rasch zu wachsen an, während die anderen Theile dieses Wulstes nicht so schnell wachsen und auch hier um so langsamer, je später der Theil angelegt wurde. Auf solche Weise entwickelt sich das Primordialblatt (Fig. 7 *A*). Darauf wächst dieses Primordialblatt in

die Länge und in die Breite, differenzirt sich in eine Blattscheide und Blattspreite, welche nicht scharf von einander abgegrenzt sind.

Was die Anlage der Gefässbündel betrifft, so entwickelt sich zuerst das mediane Gefässbündel, d. h. das Gefässbündel, welches in der Richtung des stärkeren Wachstums des Blattes verläuft (Fig. 7 *B*, *I*). Später entwickeln sich die anderen Gefässbündel: zuerst diejenigen, welche dem erst angelegten am nächsten sind, und dann die anderen (*II*, *III* . . .). Infolge des verhältnissmässig gleichmässigen Längenwachstums der Blattspreite und des sehr schwachen Breitenwachstums verlaufen die Gefässbündel in der Blattspreite parallel und vereinigen sich mit einander

1) Möbius M., I. Untersuchungen über Morphologie und Anatomie der monocotylen-ähnlichen Eryngien. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XIV. 1884. II. Weitere Untersuchungen über monocotylen-ähnliche Eryngien. Ibid. Bd. XVII. 1886.

nur durch schwache Queranastomosen. Auf einem Querschnitte sind die Gefässbündel in einer Reihe angeordnet (Fig. 7 B) und diese Anordnung ist sehr ähnlich wie die bei den monocotylen Pflanzen.

Die Entwicklungsgeschichte der Blätter und die Anlage der Gefässbündel ist bei *Eryngium yuccifolium* Michx. ganz ähnlich wie bei *Eryngium pandanifolium*, nur sind die Blätter viel zarter und noch schmaler und dem Monocotylenotypus noch ähnlicher.

Eryngium Serra Cham.

Die erste Anlage des Blattes ist ganz wie bei den vorigen *Eryngien*, aber später differenziert sich das Primordialblatt in eine Blattscheide (Fig. 8 *sch*) und eine etwas verbreiterte und mit Einkerbungen versehene Blattspreite (*sp*). Die Reihenfolge der Anlage der Gefässbündel ist derjenigen der schon besprochenen Arten ganz ähnlich (*I, II*), aber weil in der Blattspreite gleichzeitig mit dem Längenwachsthum ein ziemlich starkes Breitenwachsthum vor sich geht, verlaufen die Gefässbündel in der Blattspreite divergirend und anastomosiren mit einander durch zahlreiche Anastomosen in verschiedenen Richtungen.

Eryngium planum L.

Bei *Eryngium planum* sind die unteren Blätter in ausgebildetem Zustande in eine ei-herzförmige Spreite und einen rinnenförmigen Blattstiel differenziert (Fig. 9 A). Die ersten Stadien der Entwicklung dieses Blattes bis zur Ausbildung des Primordialblattes weichen in keiner Hinsicht von den der vorigen Arten ab; aber das Primordialblatt fängt hier ziemlich früh an sich zu differenziren in einen Blattgrund (Fig. 9 B, *s*) und eine ziemlich breite, mit Einkerbungen versehene Blattspreite (*sp*). Zwischen Blattgrund und Blattspreite entwickelt sich später aus der Zone *pt* ein ziemlich breiter, rinnenförmiger Blattstiel.

Die erste Gefässbündelanlage ist wie bei den vorigen Arten (Fig. 9 C, *I, II*), aber später vertheilen sich infolge des sehr starken Breitenwachsthums der Blattlamina diese Gefässbündel sehr stark divergirend und anastomosiren mit einander in verschiedenen Rich-

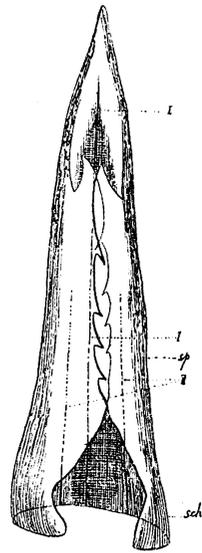


Fig. 8. *Eryngium Serra*. Junges Blatt, differenziert in Blattscheide (*sch*) und Blattspreite (*sp*). *I, II* Gefässbündel.

tungen (Fig. 9 A). Aus diesem Grunde erinnert die Nervatur der Blattspreite in ausgebildetem Zustande sehr an die der anderen Dicotylen. Die ersten Queranastomosen kann man an der Uebergangsstelle zwischen Blattspreite und Blattstiel constatiren. Der Blattstiel hat ein Dickenwachsthum, das auf der Oberseite vor sich geht (Fig. 9 C, a). In der Blattscheide und in dem Blattstiele sind die Gefässbündel in einer Reihe angeordnet, nur sind sie im Blattstiele einander mehr genähert.

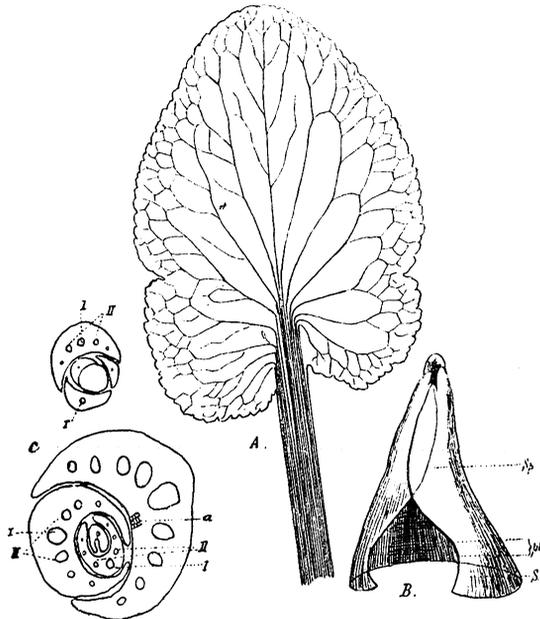


Fig. 9. *Eryngium planum*. A Schema des Verlaufs der Gefässbündel in dem ganz ausgebildeten Blatte. B Junges Blatt, s Blattgrund und sp Blattspreite (aus der Zone pt wird der Blattstiel entwickelt), C Querschnitt durch die Scheitelknospe, I, II Gefässbündel, a Region, wo das Dickenwachsthum des Blattstieles stattfindet.

Eryngium campestre L.

Die Anlage des Blattes und das Primordialblatt haben ganz dieselbe Form wie bei *Eryngium planum*, aber später treffen wir bei der Differenzirung der Blattspreite einen ziemlich grossen Unterschied an, und zwar werden hier infolge des sehr ungleichmässigen Breitenwachsthums der Blattspreite schon sehr früh in acropetaler Richtung Fiederchen angelegt; die ersten Entwicklungsstadien dieser Fiederchen sind den Anlagen der Einkerbungen bei *Eryngium planum* sehr ähnlich.

Was die Anlage der Gefässbündel betrifft, so entwickelt sich das erste Gefässbündel median und die übrigen folgen in derselben Reihenfolge wie bei den besprochenen Pflanzen. Das mediane Gefässbündel geht bis zur Spitze des Blattes und die seitlichen biegen in die Segmente und zwar die jüngsten in die unteren und die älteren in die oberen Segmente ein (Fig. 10). Infolge dessen finden wir auf einem Querschnitte durch die Mittelrippe in der oberen Partie viel weniger Gefässbündel als im unteren Theil.

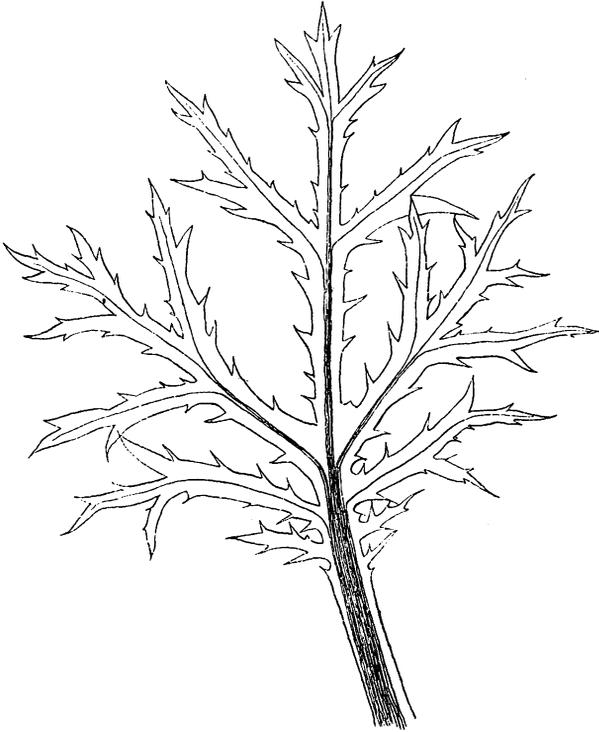


Fig. 10. *Eryngium campestre*. Schema des Gefässbündelverlaufs in dem ganz ausgebildeten Blatte.

Dies stimmt mit den Worten von Möbius¹⁾: „je stärker die Mittelrippe, um so grösser ist die Anzahl der Gefässbündel, welche in mehreren concentrischen Halbkreisen stehen“. Eine Erklärung für die Abnahme der Zahl der Gefässbündel nach der Spitze zu gibt Möbius indessen nicht.

1) I. pag. 386.

Bupleurum falcatum L.

Das Blatt wird angelegt als ein den Vegetationspunkt nicht ganz umfassender Wulst. Dieser Wulst entwickelt sich durch ungleichmässiges Wachstum zu einem kahnförmigen Primordialblatt. Dieses Primordialblatt wächst, nachdem es sich undeutlich in Blattgrund und Oberblatt differenziert hat, ziemlich rasch in die Länge und zeigt ein verhältnissmässig schwaches Breitenwachstum. Infolge des ungleichmässigen Längenwachstums wird, da die mittlere Partie schneller wächst, das erste Gefässbündel in der medianen Richtung angelegt (Fig. 11, I und Taf. XIX Fig. 2, I) und die anderen Gefässbündel (Fig. 11, II, III. .) entwickeln sich in derselben Reihenfolge wie bei den vorigen Pflanzen. Wie ich schon gesagt habe, hat dieses Blatt ein schwaches Breitenwachstum, infolge dessen verlaufen die Gefässbündel in der Blattspreite sehr wenig divergirend und bilden zahlreiche schwache Queranastomosen.



Fig. 11. *Bupleurum falcatum*. Schema des Gefässbündelverlaufs im Blatte.

3. Monocotyle Pflanzen mit der vom Monocotylientypus abweichenden Nervatur.

Aroideae.

Ueber die Entwicklungsgeschichte der Aroideen-Blätter finden wir nur in der Arbeit von Trécul¹⁾ einige Andeutungen. Die Anlage der Gefässbündel ist in Trécul's Arbeit nicht berührt. In den später erschienenen Arbeiten von Engler²⁾, welche grossentheils einen systematischen Charakter haben, finden wir nur Bemerkungen über die Nervatur der schon ausgebildeten Blätter.

1) l. c.

2) Engler A., I. Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceen. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Nat. curios. XXXIX. n. 2. 1876. — II. Araceae. Flora Brasiliensis III, 2. 1878. — III. Araceae in De Candolle Monographiae Phanerogamarum (Suites Prodromus) Vol. II, 1879. — IV. Beiträge zur Kenntniss der Araceae. Bot. Jahrb. für Syst. und Pflanzengeographie. I. 179—190, 480—488; IV. 59—66, 341—352; V. 141—188, 287—336. 1881—1884 und die neuesten Arbeiten von Engler *ibid.* . . .

Für meine Untersuchungen habe ich folgendes Material verwerthet: *Richardia aethiopica*, *Aglaonema simplex*, *Stuednera colocasiaefolia*, *Caladium antiquorum*, *Xanthosoma belophyllum*, *Sauromatum guttatum*.

Richardia aethiopica L.

Das Blatt wird angelegt als ein ziemlich dicker Höcker, der sich bald umwandelt in einen den Vegetationspunkt umfassenden Ringwulst. Infolge des ungleichmässigen Wachstums, namentlich des stärkeren Wachstums der erst angelegten Partie, nimmt die Blattanlage eine kapuzenförmige Gestalt an. Dieses kapuzenförmige Primordialblatt (Fig. 12 A) differenzirt sich in einen Blattgrund (*s*) und

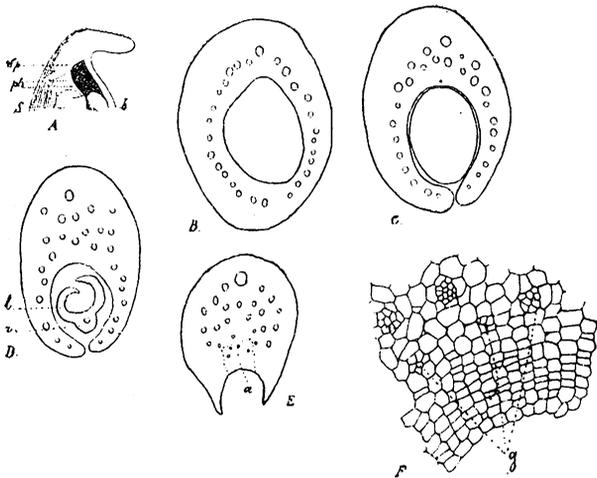


Fig. 12. *Richardia aethiopica*. A Primordialblatt, welches sich differenzirt in Blattgrund (*s*) und Oberblatt, aus dem letzteren entwickelt sich die Blattspreite (Region *sp*) und aus der Zone *pt* der Blattstiel. B Schema der Vertheilung der Gefässbündel im Grunde der Blattscheide, C in der mittleren Partie derselben, D in der oberen Partie; E Vertheilung der Gefässbündel im Blattstiele. F Theil des Querschnittes durch Blattstiel (E, *a*), stärker vergrössert, zeigt Dickenwachsthum und die Anlage der Gefässbündel (*g*) in dem sich lebhaft theilenden Gewebe.

ein Oberblatt. Der Blattgrund bildet sich später zur ziemlich stark entwickelten Blattscheide um. Aus dem Oberblatt entwickelt sich die Blattspreite (Fig. 12A, *sp*) und später aus der schmalen Zone (*pt*) der Blattstiel. Die Blattspreite wird als eine dünne Lamelle angelegt (Fig. 12 D, *l*), welche beiderseits flügel förmig aus der dicken oberen Partie des Oberblattes (Fig. 12 D, *r*) herauswächst. Diese Lamelle nimmt infolge eines ungleichmässigen Flächenwachstums eine eiför-

mige Gestalt an und wächst an ihrer Basis in zwei Blattohren aus. Die Reihenfolge der Gefässbündelanlage ist ganz wie bei *Funkia ovata*, nur gehen hier infolge des länger dauernden Längenwachstums alle Gefässbündel in die Mittelrippe und biegen erst aus der Mittelrippe heraus in die beiden Hälften der Blattlamina hinein.

Infolge dessen hat das Blatt von *Richardia* eine ziemlich stark entwickelte Mittelrippe, die fast bis zur Spitze des Blattes hindurchgeht. Was den Verlauf der Gefässbündel in der Blattscheide und dem Blattstiel betrifft, so sind diese in der Basis der Blattscheide in einer Reihe angeordnet (Fig. 12 B). Die Blattscheide verschmälert sich nach oben und der Blattstiel zeigt insbesondere an der Oberseite ein ziemlich starkes Dickenwachsthum (Fig. 12 F); beide Ursachen zusammengenommen bedingen, dass die jüngeren Gefässbündel, welche also in den seitlichen Partien der Blattscheide angelegt wurden, sich nach und nach umbiegen bis auf die obere Seite des Blattstiels, wo sie sich in dem sich hier lebhaft theilenden Gewebe fortsetzen (Fig. 12 F). Dass thatsächlich die verschiedene Anordnung der Gefässbündel in der Blattscheide und im Blattstiele nur auf Richtungsänderung und nicht auf Verzweigung beruht, kann man an Mikrotomserien leicht nachweisen und lässt sich auch sofort aus der Thatsache schliessen, dass die Anzahl der Gefässbündel im Blattstiele entweder gleich gross ist, oder kleiner (wenn die Entwicklung der jüngsten Gefässbündel noch nicht bis zum Blattstiel vorgeschritten ist) als in der Blattscheide. Die Figuren 12 B bis 12 E stellen diesen Vorgang der Richtungsänderung dar.

Wie ich schon gesagt habe, treten alle Gefässbündel aus dem Blattstiele in die Mittelrippe ein und biegen erst von ihr aus in beide Hälften der Blattspreite hinein, mit Ausnahme des zuerst angelegten Gefässbündels, welches bis zur Spitze geht. Die nächst jüngeren biegen in die obere Partie der Blattlamina und die jüngsten Gefässbündel biegen sehr stark aus (Taf. XIX Fig. 1) und innerviren die unteren jüngsten Partien des Blattes, d. h. die Blattohren. Diese Vertheilung der Gefässbündel kann man meiner Meinung nach auf folgende Weise aus der in basipetaler Richtung vor sich gehenden Entwicklung des Blattes erklären. Das zuerst angelegte Gefässbündel und die nächst jüngeren treten in die Blattlamina resp. in die Mittelrippe ein, wenn dort ein ziemlich starkes Längenwachsthum vor sich geht, infolge dessen geht das zuerst angelegte bis zur Spitze; die nächst jüngeren aber treffen, bevor sie die Spitze erreichen, in der oberen Partie der Blattspreite ein ziemlich starkes Breitenwachsthum und werden dadurch hier seitlich abgelenkt.

Je jünger die Gefässbündel sind — und je später sie also in die Blattspreite eintreten — desto näher an der Blattbasis treffen sie die Zone stärksten Breitenwachstums und desto früher biegen sie also aus der Mittelrippe heraus, da ja die Entwicklung der Blattlamina in basipetaler Richtung fortschreitet.

Ganz dieselbe Entwicklung der Blätter und ganz gleiche Reihenfolge der Gefässbündelanlage zeigen auch die von mir untersuchten *Stuednera colocasiaefolia*, *Caladium antiquorum*, *Xanthosoma belophyllum*, *Aglaonema simplex*, und so viel ich mich bis jetzt überzeugen konnte, die *Sauromatum*-Arten. Bei diesen Pflanzen treffen wir nur einige Abweichungen in Beziehung auf das Dickenwachstum des Blattstiels und in Beziehung auf den Grad der Flächenverbreiterung der Blattlamina und auf die dadurch bedingte entgiltige Gestalt der Blattfläche. Die Blattspreite hat bei allen diesen

Arten ziemlich stark entwickelte Seitenrippen. Was das Dickenwachstum des Blattstiels betrifft, so ist hier z. B. bei *Aglaonema simplex* Blume, *Xanthosoma belophyllum* Kunth. (Fig. 13 A), *Caladium antiquorum*, *Stuednera colocasiaefolia* C. Koch dieses Dickenwachstum noch ausgiebiger als bei *Richardia* und macht sich bei diesen Arten mehr als bei der genannten auch an der Unterseite des Blattstiels bemerkbar (*unt.*).

Aglaonema simplex hat langgestielte, eilanzettliche Blätter. Infolge des ziemlich starken Längen- und verhältnissmässig nicht sehr starken Breitenwachstums machen hier die Gefässbündel, welche aus der Mittelrippe herausbiegen, einen nicht so grossen Winkel mit der Mittelrippe und biegen in den oberen Partien des Blattes ziemlich stark zur Spitze zurück. In den mittleren und unteren Partien der Blattspreite, wo das Breitenwachstum stärker ist, biegen die Gefässbündel sich nicht so schnell nach oben und machen grössere Bogen.

Bei *Xanthosoma* (Fig. 13 B) und *Caladium* verlaufen in der Mittelrippe auch ziemlich viele Gefässbündel, aber geradlinig bis zur Spitze

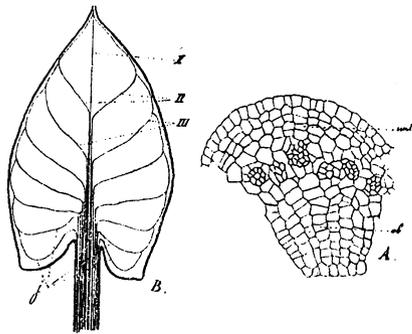


Fig. 13. *Xanthosoma belophyllum*. A Querschnitt durch den Blattstiel; stärkeres Dickenwachstum auf der Oberseite (*ob.*) und schwächeres auf der Unterseite (*unt.*). B Schema des Gefässbündelverlaufs in dem ganz ausgebildeten Blatte, *j* jüngere Gefässbündel.

geht nur das eine mediane, zuerst angelegte Gefässbündel (*I*); alle anderen biegen aus der Mittelrippe in die Blattspreite ein, und zwar die jüngsten (Fig. 13 *B*, *j*), wie bei allen vorigen Pflanzen, in die unteren Partien derselben. Infolge ziemlich starken Breitenwachstums bei ihrer Biegung machen sie ziemlich grosse Winkel mit der Mittelrippe und gehen weiter dem Blattrande entlang, nachdem sie miteinander verschmolzen sind, als ein sympodiales Gefässbündel bis zur Spitze, wo sie sich mit dem medianen Gefässbündel vereinigen (Fig. 13 *B*).

Bei *Stuednera colocasiaefolia* haben wir ein fast schildförmiges Blatt, weil sich nicht nur die Blattohren entwickeln, sondern auch als Auswuchs der Oberseite des Blattstieles ein diese beiden verbindendes Zwischenstück. Auch hier biegen die Gefässbündel von der Eintrittsstelle in die Blattfläche oder von der Mittelrippe aus steitlich in das Blatt hinein und bilden ziemlich starke Seitenrippen, welche, zum Rande hin verlaufend, sich zu einem schwachen, sympodialen Randgefässbündel vereinigen. Besonders stark biegen die jüngsten Bündel von der Richtung der Mittelrippe ab, um, direct rückwärts laufend, den aus den Blattohren und dem Zwischenstück gebildeten basalen Theil der Spreite zu versorgen.

Bei *Sauromatum guttatum* finden wir eine sympodiale Verzweigung der Blattspreite. Bis zu dem Stadium, in welchem das Blatt einfach pfeilförmig ist, geht die Entwicklung wie bei den anderen von mir untersuchten Aroideen vor sich. Darauf bilden die basalen Theile der Blattohren, welche sich auch basipetal entwickeln, Auszweigungen, welche nach oben umgeschlagen sind, so dass die neu entstandenen Lappen nach oben hin über die Blattspreite fallen; an diese Lappen zweiter Ordnung, und zwar wieder an ihrem äussersten Ende, bildet sich je ein Lappen dritter Ordnung, der wiederum nach rückwärts eingeschlagen ist und also seine Spitze in gleichem Sinne wie die primären Blattohren nach abwärts wendet. Der gleiche Modus der Verzweigung kann noch mehrmals eintreten. Jeder jüngere Lappen legt sich in umgekehrter Richtung an den nächst älteren an und wird von der eingerollten Fläche des vorvorhergehenden umhüllt, dass also das ganze Verzweigungssystem eines Blattohres, mit Ausnahme des zuerst entstandenen Lappens, in dem Blattohr und seinem Seitenlappen verborgen ist. Bei der Entfaltung der Blattfläche stellen die Verbindungsstücke zwischen den einzelnen successive gebildeten Lappen schmale Gewebeplatten dar, welche einem einseitig geflügelten Blattstiel vergleichbar sind. Das aus diesen Verbindungsstücken

sympodial gebildete bogenförmige Stück der Blattfläche trägt dann in kurzen Abständen die blattspreitenartigen Flächen der Lappen, welche an ihrer Basis stielförmig zusammengezogen sind. Um die Entstehung der Gefässbündel in diesem complicirten Verzweigungssystem der Blattfläche verfolgen zu können, war es nöthig, das jugendliche Blatt durchsichtig zu machen und die in einander geschachtelten Blattlappen nach Möglichkeit frei zu legen. Es liess sich auf diese Weise die Gefässbündelanlage ganz gut bis in die zweite Generation der Lappen hinein verfolgen. Einen directen Einblick in die Verhältnisse der Nervatur bei den jüngsten Verzweigungen gestattete die Methode leider nicht.

Dioscoreae brasiliensis Willd.

Das Blatt wird als ein ziemlich dicker Höcker angelegt, der infolge des starken Breiten- und verhältnissmässig schwachen Dicken-

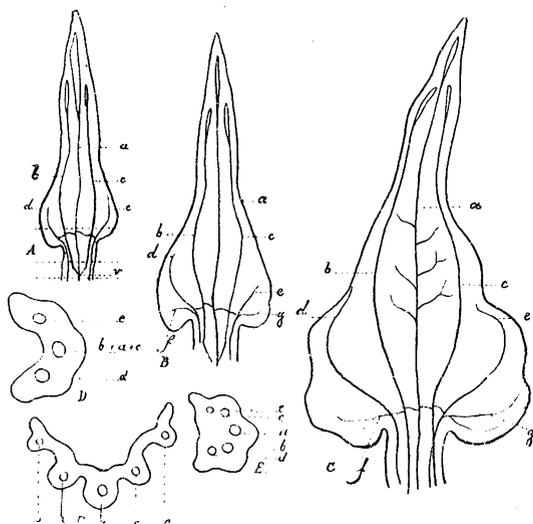


Fig. 14. *Dioscorea brasiliensis*. A, B, C Schema des Verlaufs der Gefässbündel in verschiedenen Stadien des jungen Blattes; a, b, c, d, e selbständige Gefässbündel; b und c verschmelzen an ihrer Basis mit a (A bei v); g und f (B und C) Abzweigungen der jüngsten Gefässbündel. D Querschnitt durch die Basis des Blattes, E durch den Blattstiel, F durch die Basis der Blattspreite (vgl. mit A).

wachsthum sich in ein langgestrecktes, dünnes, rinnenförmiges Primordialblatt umwandelt. Dieses differenzirt sich in Blattgrund und Oberblatt, zwischen welchen später ein Blattstiel infolge des interkalaren Wachsthum der unteren Zone des Oberblattes eingeschoben wird. Infolge des starken Wachsthum in der medianen

Richtung wird zuerst ein medianes Gefässbündel angelegt, welches bis zur Spitze geht, wo es sich ziemlich stark verbreitert (Fig. 14 *A, B, C, a*). Dann entwickeln sich zwei seitliche beiderseits des medianen Gefässbündels (*b* und *c*), welche in den zwei seitlichen Rippen bis zur Spitze verlaufen, wo sie mit dem medianen Gefässbündel verschmelzen. Diese zwei Gefässbündel verschmelzen auch mit ihren unteren Enden in der Blattbasis mit dem medianen Gefässbündel (Fig. 14 *A* bei *v*). Bei der weiteren Entwicklung werden noch zwei Gefässbündel angelegt (*d* und *e*), welche in den nächst jüngeren seitlichen Rippen verlaufen. Auf diese Weise bekommen wir in diesem Entwicklungsstadium fünf Gefässbündel, welche in der Blattspreite in die fünf Rippen verlaufen (Fig. 14 *F*) und im Blattstiel den fünf Rippen entsprechend angeordnet sind (Fig. 14 *E*). Wir haben im Blattgrund nur drei Gefässbündel (Fig. 14 *D*), weil die zwei (*b* und *c*), welche in der Blattlamina und im Blattstiel dem medianen zunächst verlaufen, hier mit diesem verschmelzen ($b + a + c$). Im unteren Theil der Blattfläche verlaufen ausser den erwähnten fünf Rippen noch zwei kleine Rippchen, welche, von der Ansatzstelle des Blattstiels ausgehend, in flachem Bogen zum Blattrande gehen. Diese zuletzt entstehenden Rippchen besitzen keine selbständige Gefässbündel, sondern sie werden durch Abzweigungen (Fig. 14 *B* und *C, f, g*) von den Gefässbündeln der beiden nächst alten Rippen versorgt. Es ist selbstverständlich, dass die divergirende Anordnung der Rippen resp. Gefässbündel im Zusammenhang steht mit dem Breitenwachsthum der Blattspreite. Später entwickeln sich in der Blattspreite mannigfaltige quere und schiefe Anastomosen und Abzweigungen dieser primären Gefässbündel, welche die ursprüngliche Anordnung verdecken. Die ersten Queranastomosen entwickeln sich in der basalen Partie der Blattlamina und zwar kurz oberhalb der Uebergangsstelle zum Blattstiel (Fig. 14 *A, B, C*).

Die Ausbildung der Blattrippen kommt sowohl hier wie in den anderen von mir untersuchten Fällen durch Vergrösserung des Volumens der Zellen des Grundgewebes und der Zellen, aus welchen sich die Gefässbündel entwickeln, zu Stande. Freilich kann man in einigen Fällen in den Blattrippen Zelltheilungen auf der unteren Seite ausserhalb der Gefässbündel antreffen. Diese Theilungen finden sich jedoch in nicht sehr grosser Zahl und spielen also bei der Ausbildung der Rippen nur eine secundäre Rolle.

Ganz dieselbe Entwicklung des Blattes und ebenso gleiche Anlage und gleicher Verlauf der Gefässbündel ist, soviel ich mich überzeugte, auch bei *Dioscorea eburnea* vorhanden.

4. Dicotyledonen mit typischer, netzartiger Nervatur.

Acer platanoides L.

Die gegenständigen Blätter von *Acer platanoides* sowie nach Eichler auch die von *Platanus* werden als ein ringförmiger Wulst um den Vegetationspunkt herum angelegt. Auf diesem so zu sagen gemeinsamen Theile entwickeln sich zwei dicke, massive, opponirte Primordialblätter, welche ziemlich früh sich in Blattgrund und Oberblatt zu differenziren anfangen.

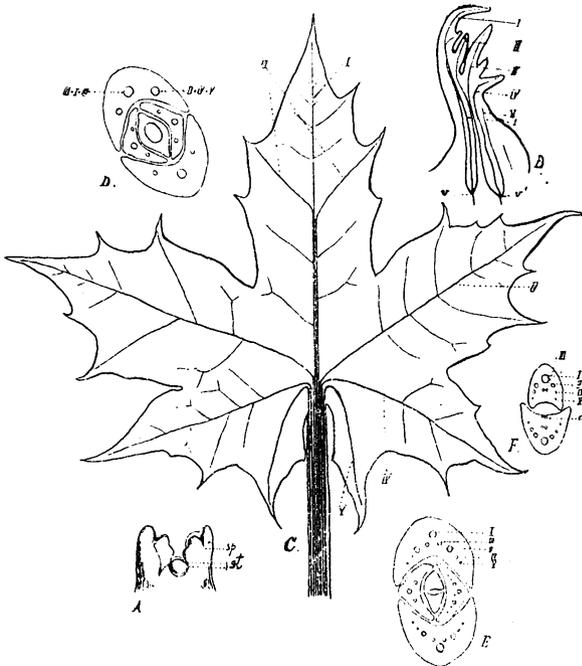


Fig. 15. *Acer platanoides*. *A* Junge Blätter, *sp* Blattspreite mit Segmentenanlage, *st* Zone, aus welcher der Blattstiel entwickelt wird. *B* Junges Blatt, Anlage der Gefässbündel *I, II, III...* *C* Schema des Gefässbündelverlaufs in dem ausgebildeten Blatte. *D* Querschnitt durch die Scheitelknospe, die basale Partie des Blattes zeigt drei Gefässbündel. *E* Etwas höher geführter Querschnitt (durch den oberen Theil der Blattbasis). *F* Querschnitt durch den Blattstiel.

Aus dem Oberblatt entwickeln sich infolge des energischen, ungleichmässigen Flächenwachstums schon früh in der basipetalen Richtung die Hauptsegmente der Blattlamina (Fig. 15 *A, sp*), und zwar wird zuerst ein oberes Segment, dann gleichzeitig die zwei seitlichen und später die zwei unteren angelegt. Zwischen der Blattlamina und dem verbreiterten Blattgrunde kommt später infolge eines intercalaren

Wachsthum in der Zone *st* (Fig. 15A) ein ziemlich langer Blattstiel zur Ausbildung.

Was die Reihenfolge der Gefässbündel betrifft, so kommt auch hier zuerst das mediane Gefässbündel zur Entwicklung (Fig. 15B, C, I), welches sich in der Richtung des stärkeren Wachsthum ausbildet; dieses Gefässbündel geht in der Mittelrippe bis zur Spitze des Blattes. Dann werden zwei seitliche Gefässbündel angelegt, welche in die zwei seitlichen Segmente gehen (II). Später entwickeln sich noch zwei Gefässbündel, welche in der Mittelrippe verlaufen und die zwei grösseren Zähne des mittleren Segmentes innerviren (III). Die unteren Enden dieser zwei Gefässbündel verschmelzen an der Basis des Blattes mit dem medianen Gefässbündel (Fig. 15B bei *v*).

Ausserhalb der schon erwähnten zwei seitlichen entstehen noch je zwei Gefässbündel, welche die untersten Segmente der Blattspreite innerviren (IV und V) und in der Blattbasis mit den schon besprochenen (II) Gefässbündeln verschmelzen (Fig. 15B bei *v*¹).

Auf dem Querschnitte durch die verbreiterte Basis des Blattes finden wir drei Gefässbündel (Fig. 15D); etwas höher geführte Schnitte zeigen schon neun Gefässbündel (Fig. 15E), welche in einem flachen Bogen angeordnet sind. Die Querschnitte durch den Blattstiel zeigen einen aus sieben Gefässbündeln gebildeten Halbkreis, und im Innern dieses Kreises noch zwei Gefässbündel (Fig. 15F). Diese zwei sind diejenigen Gefässbündel, welche neben dem medianen Gefässbündel angelegt wurden; während ihres weiteren Verlaufes in dem Blattstiele biegen sie etwas ab zur Oberseite des Blattstieles und verlaufen in der Blattlamina, wie schon gesagt wurde, in der Mittelrippe, um die zwei grossen Zähne des erst angelegten oberen Segmentes zu innerviren. Die halbkreisförmige Anordnung der Gefässbündel im Blattstiele, welche mit der Veränderung der Richtung der jüngeren Gefässbündel im Zusammenhang steht, hängt (wie bei den Aroideen) einerseits von der Verschmälerung des Blattstieles ab, anderseits vom Dickenwachsthum, das auf der Oberseite des Blattstieles vor sich geht (Fig. 15F, *d*).

Infolge dieses lebhaften Dickenwachsthum werden die Anlagen der jüngeren Gefässbündel von ihrer ursprünglichen Richtung abgelenkt, rücken an der Oberseite des Blattstieles in dem Theilungsgewebe näher zusammen. — Später, in den älteren Entwicklungsstadien der Blattspreite, bilden sich zahlreiche Anastomosen und Verzweigungen dieser Gefässbündel, welche die ursprüngliche Anordnung verdecken; in den jüngeren Stadien jedoch hat das Blatt, wie wir gesehen haben,

selbständige, unverzweigte Gefässbündel, welche die Hauptsegmente, resp. Segmente der ersten Ordnung und theilweise die Segmente der zweiten Ordnung, z. B. die grossen Zähne des erst angelegten apicalen Segmentes und die zwei untersten Segmente innerviren.

Dieselbe Entwicklung des Blattes und gleiche Anlage der Gefässbündel kann man auch bei *Acer pseudoplatanus* und wahrscheinlich bei anderen *Acer*-Arten finden.

Fraxinus excelsior L.

Die opponirten Blätter von *Fraxinus excelsior* werden als zwei dicke gegenständige Höcker angelegt. Diese Höcker — Primordialblätter —

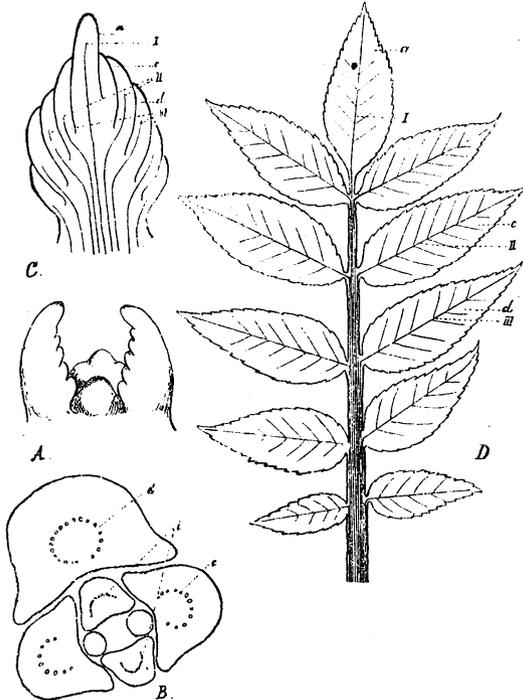


Fig. 16. *Fraxinus excelsior*. *A* Junge Blätter mit acropetaler Fiederchenentwicklung. *B* Querschnitt durch die Scheitelknospe, *i* Initialstränge in der Basis der jungen Blätter, *c* Gefässbündel in der basalen Partie des Blattstieles des nächst älteren Blattes, *c'* Gefässbündel in der oberen Partie des Blattstieles. *C* Junges Blatt mit jungen Fiederchenanlagen (*a*, *c*, *d*) und Anlage der Gefässbündel (*I*, *II*, *III*...) *D* Schema des Gefässbündelverlaufs in dem ganz ausgebildeten Blatte.

differenziren sich ziemlich früh in einen verbreiterten Blattgrund und ein Oberblatt, wobei das Oberblatt in die Breite und in die Länge zu wachsen anfängt. Infolge des ungleichmässigen Wachstums entwickeln

sich auf dem Oberblatte die Anlagen der Fiederblätter in acropetaler Richtung (Fig. 16 A). Diese junge Blattspreite mit den schon angelegten Fiederblättchen hat einen rein meristematischen Charakter. Später werden in dem Blattgrund die in einem Halbkreis angeordneten Initialstränge gleichzeitig angelegt (Fig. 16 B, i), aus welchen die Gefässbündel entstehen.

Die angelegten Segmente entwickeln sich ungleichmässig. Das apicale Segment (Fig. 16 C und D, a) und die mittleren seitlichen (c und d) wachsen schneller als die oberen und die unteren. Die weitere Entwicklung der Initialstränge und Umbildung derselben in Gefässbündel geht in der Richtung des stärkeren Wachstums vor sich und darum wird das erste Gefässbündel in medianer Richtung angelegt (Fig. 16 C und D, I), sodann entwickeln sich je zwei seitliche, welche in die zwei mittleren Fiederchen verlaufen (II, III . .) und erst später entwickeln sich die Gefässbündel, welche in die oberen und unteren Fiederchen des Blattes gehen.

Im Querschnitt durch die Basis des Blattes finden wir diese Gefässbündel in einem ziemlich flachen Halbkreis angeordnet, in dem Blattstiele aber wird infolge der Verschmälerung derselben einerseits und des starken Dickenwachstums auf der Oberseite andererseits dieser Halbkreis mehr und mehr abgerundet (Fig. 16 B, c) und in den oberen Partien des Blattstieles schliesst sich derselbe beinahe (c').

Dieser einfache, dem Monocotylenotypus sehr ähnliche Verlauf der Gefässbündel in dem jungen Blattstiel und Blattspreite wird später in den älteren Blättern undeutlich gemacht durch die Entwicklung der zahlreichen mannigfaltigen Abzweigungen und Anastomosen, welche in Zusammenhang stehen mit dem Flächenwachstum der Blattspreite in verschiedene Richtungen.

5. Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter.

Die Frage nach der Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter ist in der botanischen Litteratur nicht neu. Viele Autoren haben in ihren Arbeiten diese Frage mehr oder weniger eingehend berührt. So finden wir Andeutungen über die Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter in den Arbeiten von De Candolle¹⁾, H. v. Mohl²⁾

1) Aug. P. De Candolle, „Organographie der Gewächse“ (deutsche Uebersetzg. von Dr. C. F. Meisner). Stuttgart und Tübingen 1828.

2) H. v. Mohl, I. „De Structura palmarum“ (Vol. I caput primum Historiae naturalis palmarum von Martius). 1831. — II. „Vermischte Schriften botanischen Inhalts.“ Tübingen 1845.

G. Meneghini¹⁾, Mirbel²⁾, Karsten³⁾, Martius⁴⁾, Trécul⁵⁾, Hofmeister⁶⁾, Goebel⁷⁾, Eichler⁸⁾ und Naumann⁹⁾.

Durch alle diese Arbeiten ist festgestellt, dass das Palmenblatt angelegt wird als ein ziemlich dicker, stumpfer Höcker, der sich später infolge eines ziemlich starken nachträglichen Wachstums in einen den Vegetationspunkt umfassenden Ringwulst umwandelt. Die zuerst angelegte Partie dieses Ringwulstes nimmt infolge eines ziemlich schnellen Breiten- und Längenwachstums eine mehr oder weniger concave, etwas stumpfe Form an. Dieses Gebilde, welches mit seinem Grunde den Vegetationspunkt umfasst und mit der infolge des Flächenwachstums concav entwickelten Spitze theilweise über den Vegetationspunkt herübergreift, ist das Primordialblatt.

Dieses Primordialblatt differenzirt sich in einen Blattgrund und ein Oberblatt. Der Blattgrund entwickelt sich später als mehr oder weniger stark ausgebildete, geschlossene Blattscheide. Was das Oberblatt betrifft, so entwickelt sich auf seiner Spitze und auf den Seiten eine ununterbrochene meristematische Lamelle. Auf diese Weise differenzirt sich das Oberblatt in eine Blattlamina und eine mehr oder weniger entwickelte Rhachis, welche aus der erst angelegten Partie des Primordialblattes hervorgeht. Die Blattrhachis entwickelt sich, wenn das ausgebildete Blatt fiederförmig wird, ziemlich stark (Taf. XIX Fig. 3) und schiebt bei weiterer Entwicklung die einzelnen Paare der Fiederblättchen auseinander; wenn dagegen das ausgebildete Blatt fächer-

1) G. Meneghini, Ricerche sulla struttura del caule nelle piante monocotyledoni. Padova 1836.

2) Mirbel, „Recherches anatomiques et physiologiques sur quelques végétaux monocotylés. Premier Mémoire. Le Dattier. Ann. des sc. nat. S. II. t. XX. 1843.

3) H. Karsten, „Die Vegetationsorgane der Palmen, eine vergleichend-anatomisch-physiologische Untersuchung.“ Abhandl. d. Königl. Acad. d. Wiss. zu Berlin. 1847.

4) C. F. Martius, „De palmarum formatione et rationibus geographicis“ (I vol., caput III Historiae naturalis Palmarum von Martius).

5) Trécul, Mémoire sur la formation des feuilles. Ann. d. sc. nat. S. III, t. XX. 1853.

6) Hofmeister, „Allgemeine Morphologie der Gewächse.“ Leipzig 1868.

7) K. Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Berlin 1883. S. 221.

8) Eichler, Zur Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter. Abhandl. d. Königl. Acad. d. Wiss. zu Berlin. 1885.

9) A. Naumann, Zur Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter. 1887. Regensburg. (S.-A. aus „Flora“.)

förmig wird, so bleibt die Rhachis in der Entwicklung zurück (Taf. XIX Fig. 4).

Durch die schon erwähnten Arbeiten wurde auch festgestellt, dass die Segmente der fächerförmigen und die Fiederblättchen der fiederförmigen Blätter sich nicht als Abzweigungen der Blattspreite entwickeln, sondern infolge Absterbens bestimmter Partien der Blattspreite aus der ursprünglich ungetheilten Fläche entstehen.

Was die Anlage der Segmente der fächerförmigen Blätter oder der Fiederchen der fiederförmigen Blätter und den Trennungsprocess dieser Segmente und Fiederchen von einander betrifft, so wissen wir in dieser Beziehung auch jetzt noch nicht viel mehr hierüber, wie zur Zeit als Goebel seine Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane publicirte, worin er unter anderm sagt¹⁾: „Die Entwicklungsgeschichte ist selbst für die wenigen Arten, bei denen sie untersucht ist, nur sehr lückenhaft bekannt“. Nach Goebel's Veröffentlichung kommen nur noch zwei Arbeiten in Betracht; die eine derselben rührt von Eichler²⁾ her, welcher an einem ziemlich reichhaltigen Untersuchungsmaterial die Anschauungen Goebel's im Wesentlichen bestätigte und nachwies, dass die Zertrennung der Blattfläche in einzelne fächerförmig oder fiederförmig angeordnete Abschnitte bei einigen Palmen auf einer mechanischen Zerreissung, bei anderen auf Verschleimung gewisser Gewebspartien beruht.

Die zweite Arbeit ist von Naumann³⁾ im Jahre 1887 veröffentlicht worden. Der Verfasser vertritt in dieser Arbeit die Anschauung, dass wir es bei dem Zustandekommen bei der Anlage der Segmente der Palmenblätter nicht mit einer Faltung der Blattfläche infolge des Raummangels in der Knospe zu thun haben, sondern dass vielmehr eine nachträgliche Spaltung der ursprünglich massiven Blattlamina vorliegt.

Ich muss indessen gestehen, dass die Arbeit Naumann's nicht nur keinerlei ausreichende Erklärung für das Zustandekommen der Segmente der Palmenblätter gibt, sondern vielmehr unter den von seinen Vorgängern in der Bearbeitung der Frage gegebenen Anschauungen grosse Verwirrung anrichtet und so, statt die Frage zu klären, dieselbe nur noch dunkler und verwickelter gestaltet. Der Grund dafür dürfte zum Theil darin zu suchen sein, dass dieser Autor

1) l. c. pag. 221.

2) l. c.

3) l. c.

mit der vorgefassten Meinung, es müsse eine Spaltung der Blattanlage vorliegen, an die Arbeit herantrat. Diese Auffassung zieht sich als rother Faden durch die ganze Arbeit und es scheint fast, als ob der Verfasser die wichtigsten Zeichnungen, welche seine Ansicht scheinbar bestätigen, dieser Anschauung zu liebe so stark schematisirt hat, dass sie den in der Natur gegebenen Thatsachen gar nicht mehr entsprechen.¹⁾

Ich habe bei meinen Untersuchungen sowohl die Anlage der Segmente des Palmenblattes und den Process der Trennung dieser Segmente von einander, als auch zum Theil die Anlage und den Verlauf der Gefässbündel berücksichtigt.

Durch die Güte des Herrn Prof. Dr. Goebel stand mir ein sehr reiches Material von Palmen und insbesondere von Phoenix zur Verfügung.

Bekanntlich weicht die Entwicklung der Phoenix-Blätter sehr stark von derjenigen anderer Palmen ab, infolge der Ausbildung der Haut, welche das junge, noch nicht entfaltete Blatt von oben bedeckt

1) Aus der Gewohnheit, zu schematisiren, kann man sich vielleicht auch die Thatsache erklären, dass der Verfasser auf pag. 4 seiner Arbeit, wo er die Arbeit von Goebel citirt, als Titel dieser Arbeit „Vergleichende Anatomie der Blattgestalten 1883“ angibt. So weit mir bekannt, hat Goebel nie eine solche Arbeit geschrieben, und die Arbeit, woraus Naumann sein Citat entnimmt, hat denn auch den Titel „Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane“. Auf der nächsten Seite gibt Naumann diesen richtigen Titel der Arbeit an, jedoch ohne Jahreszahl. Auf pag. 3 und 4 seiner Arbeit sagt Naumann: „Erst Martius behandelt in seinem Werke „Genera et species Palmarum“ neben der Systematik die Morphologie der Palmen eingehender, hauptsächlich in dem Abschnitte „De structura palmarum“. Einer Uebersetzung dieser Abhandlung fügt Mohl in seinen „Vermischten Schriften botanischen Inhaltes 1845“ pag. 129 einen Anhang bei, in welchem er die einschlagenden Schriften Anderer, hauptsächlich Mirbel's (Ueber den Bau der Dattelpalme „comptes rendus de l'académie des sciences“ 12. Juin 1843) und Meneghini's (ricerche sulla struttura del caule nelle piante monocotiledoni. Padova 1836) kritisch vergleicht, dabei aber auch zum ersten Male Genaueres über die Entwicklung der Palmenblätter mittheilt“ (pag. 177 ff.). Den Abschnitt „De structura palmarum“ in Martius' „Genera et species palmarum“ hat jedoch H. v. Mohl selbst geschrieben, welcher später diese eigene Arbeit für seine „Vermischte Schriften“ ins Deutsche übersetzte und einen Anhang hinzufügte. Martius hat zwar auch einige Andeutungen über die Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter gegeben, aber dieser Abschnitt, welcher auch in den „Genera et species palmarum“ gedruckt wurde, hat einen ganz anderen Titel: „De palmarum formatione et rationibus geographicis“. Ausserdem ist die Stelle, welche der Verfasser auf pag. 6 seiner Arbeit aus Mohl's Abhandlung citirt, nicht genau wiedergegeben und es ist sehr auffällig, dass gerade der Satz, welchen Naumann als besonders wichtig betont und gesperrt druckt, nicht wörtlich ist.

und über dessen Entwicklung Goebel wegen Mangel an Material nur einige Vermuthungen aussprechen konnte.

A. Fiederpalmen.

Phoenix.

Von der Gattung Phoenix untersuchte ich *Ph. dactylifera* L., *Ph. spinosa* Thonn., *Ph. farinifera* Roxb. und *Ph. reclinata* Jacq. Die Entwicklungsgeschichte der Blätter verläuft im Allgemeinen bei allen diesen Arten in fast genau derselben Weise und bezieht sich also das hier Gesagte nicht auf eine einzelne Species, sondern auf jeden von mir untersuchten Vertreter dieser Gattung.

Die ersten Andeutungen über die Entwicklungsgeschichte des Phoenix-Blattes gibt H. v. Mohl in seiner Arbeit „*De palmarum structura*“. In dieser Arbeit, welche ziemlich gute Zeichnungen der ersten Blätter der Phoenixpflanzen enthält, versucht Mohl¹⁾ unter Anderem die Entwicklung der Haut zu erklären als: „*substantia . . . membranacea . . . e cellulis, pubescentiam harum frondium formantibus constat, quae inter se cohaerent, itaque massam membranaceam efficiunt*“. Weiter schreibt er, dass diese mit den Falten der Blattlamina verwachsene und mit Gefässbündeln versehene „*pubescentia membranacea*“ bei der Entfaltung des Blattes zerrissen wird, und dass seine Gefässbündel während ziemlich langer Zeit als dünne Fäden hängen bleiben. Im Jahre 1845 hat H. v. Mohl, indem er eine deutsche Uebersetzung seiner Arbeit in den „*Vermischten Schriften*“ publicirte, auf pag. 161 einen Anhang zugefügt, in welchem er sagt, dass seine frühere Auffassung über die Haut als „eine eigenthümliche Form der Pubescenz“ unrichtig ist. Er gibt sodann folgende Beschreibung der jungen Blätter und der Anlagen der Fiederchen bei Phoenix und *Cocos flexuosa*²⁾: „Bei beiden bestehen die jüngsten Blättchen, bis sie die Länge von etwa 5 Millimetern erreichen, aus einem zusammenhängenden Gewebe, welches in der Mitte, als Anlage zum künftigen Blattstiele dicker ist und zu beiden Seiten in einen verhältnissmässig dünnen Rand ausläuft. Später bildet sich zwischen der verdickten Mittelrippe und dem Blattrande eine flache Furche (Fig. 2), auf deren Grund man bei noch weiterer Entwicklung nahe aneinander liegende, etwas vertiefte Querstreifen (Fig. 3, 4), jedoch noch mit völligem Zusammenhange des Blattgewebes trifft. Später findet man diese Querstreifen in schmale Spalten

1) I. XXV. § 69.

2) l. c. pag. 177.

verwandelt.“ ... Ueber den Blattrand, welcher an der Bildung der Falten gar nicht theilnimmt, sagt er¹⁾: „Der Blattrand, in welchem die Spitzen sämmtlicher Fiederblättchen zusammenfliessen, bildet eine zusammenhängende Zellmasse, die sich nach aussen in eine scharfe Kante (den Rand des früher ungetheilten Blattes) endigt (Fig. 8). Diese Zellmasse vertrocknet später bei der fortschreitenden Entwicklung des Blattes und wird unter der Form von braunen Fäden abgeworfen, worauf nun die Blättchen frei von einander werden“. Ueber die Haut sagt er weiter²⁾, dass „die Zellmasse, welche die Fiederblättchen verbindet, nicht bloss mit den Spitzen derselben verwachsen ist, sondern über die ganze obere Blattfläche als zusammenhängende ziemlich dicke Membran fortläuft und mit den nach oben gewendeten Rändern der Fiederblättchen verwachsen ist, wesshalb die Spalten zwischen den letzteren nur auf der unteren Blattfläche sichtbar sind“. Alles über die Entwicklungsgeschichte des Blattes Gesagte summirend, sagt der Autor weiter³⁾: „Das Blatt entsteht also als eine zusammenhängende Masse und die Fiederblättchen verdanken ihre Entstehung einer wirklichen Theilung des Blattes, die Theilung dringt aber nicht vom Blattrande gegen den Mittelnerven ein, sondern betrifft bloss die Blattfläche, ergreift den Rand nicht und bei Phoenix auch nicht die obere Schichte des Blattgewebes. Diese ungetheilt bleibende Zellmasse unterscheidet sich von einer wahren Pubescenz, mit welcher sie manche Aehnlichkeit hat, durch ihre Entstehung, indem sie nicht eine Wucherung der Oberfläche des Organes ist, sondern einen wirklichen Theil des Gewebes des Blattes bildet, so wie durch den Umstand, dass bei einem Theile der Palmen, z. B. bei Phoenix (aber nicht bei Cocos) in derselben Gefässbündel verlaufen.“

In seiner Allgemeinen Morphologie sagt Hofmeister⁴⁾: „Das Blatt jeder Palme ist während seiner Entwicklung von der scheidigen Basis des Stieles des nächst älteren Blattes dicht umschlossen. In dem kegelförmigen Hohlraume ist die Lamina eng eingepresst. Bei den Palmen mit gefiedertem Blatte (bei Phoenix dactylifera z. B.) ist jede Längshälfte der Lamina in viele, zur Mittellinie des Blattes nahezu rechtwinklige Falten gelegt“.

Nachdem Goebel⁵⁾ die Anwesenheit einer Ligula und eines

1) l. c. pag. 178.

2) l. c. pag. 178.

3) l. c. pag. 178.

4) l. c. pag. 532.

5) l. c. pag. 222.

Paares auf der dorsalen Seite des Blattes angeordneter Schuppen bei *Chamaerops humilis* gezeigt hat, sagt er, dass solche Bildungen, welche das junge Blatt umhüllen, nicht bei allen Palmen vorkommen, etwas ähnliches „findet sich aber in eigenthümlicher Weise auch bei *Phoenix*“.

Weiter sagt der letztgenannte Autor ¹⁾: „Ein Querschnitt durch den oberen Theil eines jungen Blattes von *Phoenix* (Fig. 45,₂) gibt ein ganz ähnliches Bild wie der von *Chamaerops*, nur hat man sich die untere Blatthülle wegzudenken, während die obere so vollständig mit dem gefalteten Blatte verschmolzen ist, dass hier keine gesonderte Endigung der Falten mehr erkennbar ist, vielmehr eine continuirliche, oder doch nur an wenigen Stellen unterbrochene Haut die obere Blattfläche bildet, in welche sich die Falten direct fortsetzen. Indem die gemeinsame, die Fiedern oben verbindende Haut sich späterhin ablöst, werden die einzelnen Fiedern frei. Es verlaufen hier, im Unterschiede von *Chamaerops* in der sich ablösenden Haut Gefässbündel.“

Ueber den Trennungsprocess der Fiederchen sagt Goebel ²⁾: „Die Ablösung ist hier übrigens kein rein mechanischer Process, wie ihn De Candolle z. B. sich vorstellte, sondern es ist eine Trennung von lebendem Gewebe durch Auseinanderweichen von Zellen, die überall, wo nicht gerade ein Bastbündel an der Trennungsstelle liegt, glatt vor sich geht (wahrscheinlich durch Spaltung der Zellhäute) und allmählich erfolgt, derart, dass die Blattfiedern mit der sich ablösenden Gewebemasse schliesslich nur noch durch einen engen Isthmus zusammenhängen“.

Ueber die Zeit der Entwicklung dieser Haut, über die Anlage der Fiederchen, sagt Goebel weiter ³⁾: „Untersucht man nun ganz junge Blätter von *Phoenix*, so erkennt man, dass die Fiedern keineswegs von Anfang an oben mit einander zusammenhängen, sondern als freie Falten der Lamina angelegt werden“.

Diese Falten bei Palmen mit fiederförmigen Blättern sind in jungen Stadien in der Querrichtung angeordnet; nur die oberen Falten an der Spitze der Rhachis haben eine longitudinale Richtung; bei Palmen mit fächerförmigen Blättern haben jedoch alle Falten eine longitudinale Richtung.

Wie wir aus dem oben angeführten Citate gesehen haben, zeigen die jungen *Phoenix*-Blätter noch keine Haut und entwickelt sich diese erst später. Ueber die Entwicklung dieser Haut schreibt

1) l. c. pag. 222.

2) l. c. pag. 222.

3) l. c. pag. 222.

Goebel¹⁾: „Woher nun diese ‚Haut‘ stammt, habe ich, wegen Mangels an Material, nicht feststellen können, sie kann durch innige Verwachsung der oberen Theile der Blattfalten, oder durch Verwachsung derselben mit dem eingeschlagenen Blattrande resp. einer Wucherung desselben, oder durch Verwachsung mit einer von der Blattbasis her sich entwickelnden Schuppe entstehen etc. — Es kommt darauf am Ende nicht viel an, die Hauptsache ist, der im Obigen geführte Nachweis, dass die Haut jedenfalls ein secundäres Produkt, die Gliederung der Blattlamina aber ursprünglich eine mit den anderen Palmen übereinstimmende ist“.

Eichler vertritt ähnliche Anschauungen. Nachdem er ein fertiges Blatt und die junge Anlage des Blattes beschrieben hat, sagt er über die Entwicklung der Fiederchen²⁾: „Sofort nach Anlage der Spreite beginnt denn auch wieder ihre Faltung (Fig. 38). Dieselbe erfolgt basipetal, wobei ein Randstreif ungefaltet bleibt“... Ueber die Oberkanten der Falten im unteren Theil der Spreite sagt er³⁾: „In diesem unteren Theil der Spreite bleiben die Oberkanten der Falten frei von einander (Fig. 45); oberwärts verschmelzen sie zu einer continuirlichen Schicht (Fig. 41—44). Im Uebergang der oberen zur unteren Partie wird diese Schicht zuerst in der Mitte unterbrochen, entsprechend dem „folium terminale“ (Fig. 42), dann auch weiter nach aussen hin, bis zuletzt sämmtliche Oberkanten getrennt erscheinen“.

Ueber den Trennungsprocess schreibt er, dass dieser Process, welchen man schon an $\frac{1}{2}$ cm langen Blättern verfolgen kann, nur infolge des Absterbens der Oberkanten vor sich geht und dass dieses Absterben sich nur sehr selten auf den Rand der Fiederchen erstreckt. Was diese absterbenden Kanten betrifft, so sagt er weiter⁴⁾: „Im unteren Theile der Spreite sehen wir nunmehr nach dem vorhin Gesagten die abgestorbenen Kanten getrennt von einander, auf dem Querschnitt als dreieckige Kappen den einzelnen Lamellenpaaren aufgesetzt (Fig. 45); oberwärts fliessen sie zu einer continuirlichen oder nur in der Mitte unterbrochenen Schicht zusammen“ (Fig. 44). Diese continuirliche Schicht („Haut“) „zeigt (Eichler) correspondirend mit den einzelnen Lamellenpaaren, welche in sie einmünden, Gefässbündel, die sich abwärts in die isolirten Faltenkanten fortsetzen (cf. Fig. 43, 45—47)“.⁵⁾

1) l. c. pag. 223.

2) l. c. pag. 13.

3) l. c. pag. 12.

4) l. c. pag. 13 u. 14.

5) l. c. pag. 14.

Ueber die Ränder der getrennten Fiederchen sagt er¹⁾: „Die freigewordenen Segmentränder zeigen gewöhnlich infolge des Abreissens von den abgestorbenen Kanten eine breitere oder schmalere Unterbrechung der Epidermis mit todttem Gewebe an der Unterbrechungsstelle (ähnlich fast wie bei *Livistona*, s. Taf. II, Fig. 23), doch kommt es auch vor, dass sie eine vollständige Epidermis besitzen, in welchem Falle die letztere an der Trennungsstelle nachträglich gebildet sein muss“.

Naumann, der in seiner 1887 erschienenen Arbeit sehr scharf gegen die Auffassung von Goebel polemisiert, sagt im Allgemeinen über die Anlage der Fiederchen des Phoenix-Blattes²⁾: „Der eigentlichen Spaltenbildung, welche durch Auseinanderweichen von Zellen erfolgt, geht eine Art Wulstbildung voran, ähnlich, wie bei der Entwicklung zusammengesetzter Blätter der Dicotyledonen; doch scheinen Wülste und Spalten bei Phoenix ziemlich gleichzeitig aufzutreten, da die Querschnittsbilder mit den Wülsten zugleich auch Spalten zeigen“.

Nachdem er weiter die Arbeit von Mohl, der sich auch für die Entstehung der Fiederchen durch Spaltung aussprach, unrichtig citirt hat, trägt er seine eigene Ansicht vor, welche er einzig aus der Betrachtung von Oberflächenansichten ableitet, ohne dieselbe an Querschnitten durch junge Anlagen der Fiederchen zu controliren. Der wesentliche Theil seiner Darstellung lautet folgendermaassen³⁾: „Wodurch diese Querstreifen⁴⁾ gebildet werden und wie sie beschaffen sind, gibt Mohl nicht an. Diese Lücke in den Angaben Mohl's lässt sich eben durch eine mehr makroskopische Betrachtung der Blätter erklären. Es könnten diese Streifen durch Helligkeitsunterschiede oder durch Höhenverschiedenheiten bedingt werden; und zwar glaube ich, dass in dem vorliegenden Falle die letztere Bedingung besteht, so dass diese Streifen durch eine Art von Wulstbildung veranlasst werden. Bei den scharfen Conturen dieser minimalen Gebilde muss ja auch die geringste Erhebung durch die Vertheilung von Licht und Schatten sichtbar werden. Die Spalten *s* (Fig. 1,1) reichen nicht ganz bis zum Rande der Fiederanlagen *a*, sondern lassen einen glatten Streifen *l*, wie er in Fig. 1,1 angedeutet ist, frei. An der Oberseite eines Phoenix-Blattes von nur geringer Grösse, also im Innern des kapuzenförmigen Theiles, sind keine Spalten zu bemerken. Erst bei einem 4—8 mm

1) l. c. pag. 14.

2) l. c. pag. 6.

3) l. c. pag. 6 u. 7.

4) Junge Anlage der Fiederchen.

hohen Blatte nimmt man das Auftreten innerer Spalten wahr, doch auch hier nur durch ein zartes Gewebe hindurch, welches die ganze Innenseite überzieht und von Goebel mit „Haut“ bezeichnet wird“. Indem er die Anschauungen von Goebel und Eichler kritisiert, sagt er weiter¹⁾: „Hätte wirklich eine Faltung stattgefunden, so wäre es zum mindesten unwahrscheinlich, dass sich der in Fig. 1,1 angedeutete Blattrand *l* nicht mitgefaltet hat; er müsste wenigstens einen zickzackartigen Verlauf nehmen. Ausserdem befinden sich in der Knospenlage die jungen Blättchen nicht eng an einander, sondern lassen Zwischenräume, die mit zartem Haargewebe ausgefüllt sind. Träte nun eine Faltung aus Raummangel auf, so würde wohl jeder Zwischenraum zur Faltenbildung benutzt worden sein. Ganz besonders unwahrscheinlich aber muss die Annahme einer Faltung werden, wenn wir die Anwesenheit der oben angegebenen sog. „Haut“ betrachten. Diese müsste sich doch sicherlich mit der Lamina falten oder sich erst nach Anlage der Falten bilden, also *secundär*“.

Was den Ursprung dieser Haut betrifft, so sagt Naumann weiter²⁾: „Die Untersuchung über den Ursprung dieser Haut wird eben dadurch erschwert, dass man bei den Schnitten durch diese winzigen Blättchen das zarte Gewebe leicht verletzen kann und oft nicht zu unterscheiden im Stande ist, ob die Haut mechanisch gerissen ist oder sich aus inneren Gründen abgetrennt hat“.

Durch Zusammenstellung einer ganzen Reihe von Querschnitten durch jüngere Blätter kommt Naumann zu der Auffassung, dass man in ganz jungen Blättern, welche noch keine Anlage der Fiederchen zeigen, folgende Differenzirung des Gewebes unterscheiden kann:³⁾ „Eine Zone, welche parallel den Conturen des Querschnittes verläuft, nach der Mitte zu jedoch immer ungleichmässiger wird, bis sie in die Zone 2 übergeht, welche ihren Ursprung einer lebhaften Quertheilung der Zellen in der durch einen Pfeil angedeuteten Richtung verdankt. Die 3. Zone ist symmetrisch zu beiden Seiten der Rhachis gelegen. Sie hat die Form leicht angedeuteter concentrischer Kreise, besteht aus kleineren und dunkleren Zellen und zeigt sich späterhin als das Meristem *m*, aus welchem die Fiederwülste *w* (Fig. 4,2) hervorgehen, und in dem sich die Spalten bilden. Die Stellen *h* (Fig. 4,1—5) werden nun im weiteren Verlaufe der Entwicklung zu der

1) l. c. pag. 8.

2) l. c. pag. 9.

3) l. c. pag. 9.

früher angedeuteten Haut. Früh schon sind in den Zonen, welche später zur Rhachis werden, die Gefässbündel angelegt. Von diesen führen Seitenzweige, die noch im cambialen Zustande sich befinden, zu dem meristematischen Gewebe *m* (Fig. 4,2), in welchem sich dieselben als hellere Querstreifen abheben. Bald beginnt nun die Wulstbildung (Fig. 4,2*w*), dann die Bildung äusserer Spalten (Fig. 4,3,4,5 *sa*) und hierauf fast gleichzeitig das Auftreten innerer Spalten (Fig. 4,4,5 *st*). So würde sich also die Haut als ein Gebilde betrachten lassen, das dem eigentlichen Blatte selbst angehört und nicht accessorisch resp. secundär ist. Zwischen je 2 der inneren Spalten ist meist ein Gefässbündel vorhanden.“

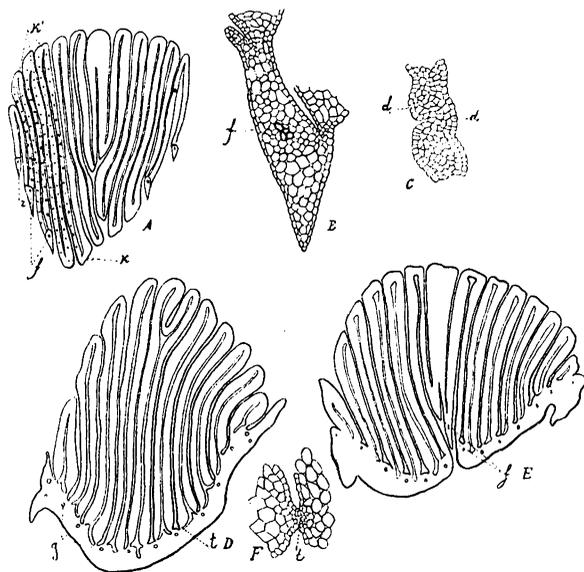


Fig. 17. Phoenix. *A* Querschnitt durch ein Jugendblatt, *k* Oberkanten der ungefiederten Partie, *l* Unterkanten, *f* Oberkanten der gefiederten Partie (mit Gefässbündel), *r* Blattrand. *B* Eine Oberkante der gefiederten Partie, (Fig. *A*, *f*) stärker vergrössert. *C* Querschnitt durch den oberen Theil des gefiederten, noch nicht entfaltenen Blattes, die Gefässbündel (*g*) in der Haut alterniren mit den Falten, *t* Trennungsstelle. *E* Querschnitt durch dasselbe Blatt in der Region der Rhachis, Die Oberkanten *f* sind nicht von der Haut bedeckt und enthalten Gefässbündel. *F* Die Trennungsstelle *t* von Fig. *D* stärker vergrössert.

Ueber das weitere Schicksal dieser Haut sagt Naumann:¹⁾
 „Mit der Weiterentwicklung der einzelnen Fiederlamellen reisst die Haut, welche zahlreiche Luftlücken zeigt, die auch von Goebel be-

1) Naumann, pag. 9.

merkt worden sind. Dieses Reißen erfolgt nur an einzelnen Stellen, natürlich aber zwischen je zwei der oben erwähnten Gefässbündel. Nur in der Nähe der Blattränder, wo die Haut dicker und widerstandsfähiger ist, werden die Fiedern noch zusammengehalten.“

Indem ich jetzt zu meinen Untersuchungen übergehe, will ich zuerst die an den Jugendblättern dieser Palme gewonnenen Resultate mittheilen.

Wie bekannt, sind die Jugendblätter von Phoenix ungetheilt und denjenigen von Palmen mit fächerförmigen Blättern ganz ähnlich. Die junge Lamina ist längsgefaltet (Taf. XIX Fig. 5, 6, 7) und die Rhachis schwach entwickelt. Im ausgebildeten Zustande zeigen die Ober- und Unterkanten dieser Falten eine gleiche Struktur und enthalten keine Gefässbündel.

Untersuchen wir die älteren Blätter, welche in einem oberen ungetheilten Theil der Blattlamina und einem unteren gefiederten differenzirt werden, so können wir sehen, dass hier die Rhachis schon im unteren Theile stärker entwickelt ist und dass, wie ein Querschnitt zeigt (Fig. 17 A), in der Entwicklung der oberen und unteren Kanten in diesem unteren Theile des Blattes sich ein ziemlich grosser Unterschied findet; dieser Unterschied zeigt sich darin, dass die Oberkanten (k) des ungefedert bleibenden Theiles der Blattspreite keine Gefässbündel haben und im Allgemeinen ganz so gebaut sind wie die Unterkanten (k^1), während die Oberkanten (f) desjenigen Theiles, welcher in Fiederchen gespalten wird, ebenso wie der Blattrand (r) aus einem grosszelligen mit zahlreichen Intercellularen versehenen Gewebe bestehen und Gefässbündel enthalten (Fig. 17 B, f). Später sterben diese Oberkanten mit den darin verlaufenden Gefässbündeln und der Blattrand ab, und es werden also die Fiederchen oder Segmente in der unteren Partie des Blattes frei.

Die freipräparirten Blätter und die Querschnitte durch junge Stadien der Blätter mit noch ganz jungen Anlagen der Segmente zeigen sowohl bei Jugendblättern, als bei späteren gefiederten, dass wir es bei der Anlage der Segmente mit einer Faltung der breitwachsenden Blattspreite, aber nicht mit einer Spaltung zu thun haben. Man kann dieses schon daraus schliessen, dass das Dermatogen dieser Blattanlage sich in alle Vertiefungen dieser gefalteten Blattlamina ununterbrochen fortsetzt, wie man dies an Querschnitten durch die jungen Anlagen der Fiederchen leicht constatiren kann (Fig. 17 C, d).

Durch den Nachweis der in alle Vertiefungen hinein ununterbrochen sich fortsetzenden Oberhaut ist Naumann's Annahme, dass

eine Spaltung des ursprünglich massiven Gewebekörpers stattgefunden habe, vollständig widerlegt. Ich verstehe nicht, wie dieser Autor ohne Querschnittsbilder der jungen Faltenanlagen gesehen zu haben, seine Annahme einer nachträglichen Spaltung mit solcher Bestimmtheit aussprechen konnte. Noch unverständlicher ist es mir, was Naumann eigentlich als meristematische Zonen auf dem Querschnitte des jungen Blattes angesehen haben mag. Ich konnte weder an Handschnitten noch an sehr zahlreichen Mikrotompräparaten diese Zonen wahrnehmen. Höchstens können dicke schiefe Handschnitte etwas Aehnliches vortäuschen, jedoch nur an Schnitten durch ältere Entwicklungsstadien, wo diese „meristematische Zonen“ von Naumann nichts anderes sind als die schon ziemlich weit entwickelten schief getroffenen Falten. Meiner Ansicht nach ist die Methode, um die Anlage der Fiederchen nur an Querschnitten durch das Blatt zu studiren, schon deswegen verfehlt, weil die Fiederchenanlage dann nie quer, sondern immer longitudinal oder höchstens schief getroffen werden.

Dass diese Faltung bei der Anlage der Fiederchen mit Raumangel in Zusammenhang steht, kann man daraus schliessen, dass die Falten und im Allgemeinen das ganze Relief der jüngeren Blätter auf der Rhachis der nächst älteren einen Abdruck erzeugt.

Was die Entwicklung der gefiederten Blätter von Phoenix betrifft, so treffen wir hier, wie sowohl freipräparirte Blätter als Hand- und Mikrotomschnitte zeigen, ganz dieselbe Anlage der Falten an. Jedoch in einem späteren Stadium erscheint ein sehr grosser Unterschied, welcher zur Entwicklung der sogenannten „Haut“ führt.

Während bei der Entwicklung der Jugend- und derjenigen Blätter, wo nur noch der untere Theil gefiedert ist, sowohl die unteren als die oberen Kanten (obwohl, wie wir erwähnten, bei den im unteren Theile gefiederten Blättern die oberen Kanten eine etwas andere Struktur aufweisen und Gefässbündel enthalten) während der ganzen Entwicklung des Blattes dieselben Differenzirungsprocesse aufweisen, ist dies bei den ganz gefiederten Blättern nicht der Fall. Hier machen die oberen Kanten eine etwas andere Entwicklung durch, und zwar biegen sie bei der weiteren Entwicklung des Blattes mit ihren äusseren Enden sehr stark nach der Spitze und nach aussen um, und wachsen zusammen mit dem Blattrande, in den sie weiter übergehen als eine allgemeine Hülle, welche das junge Blatt von oben bedeckt. Die äusseren Enden der unteren Kanten springen an der Unterseite vor, während an der Oberseite die äusseren Enden

der oberen Kanten mit dem Blattrand im selben Niveau liegen. Die äusseren Enden der ursprünglich nach oben offenen Rinnen werden nachträglich infolge der beschriebenen Biegung der oberen Kanten durch die aus diesen Kanten und dem Blattrande entstandenen Hülle von oben verschlossen, infolge dessen setzen sich die nach oben geöffneten Rinnen je in eine kurze, taschenförmige Einstülpung fort. Wir haben dieses Stadium schematisch in Taf. XIX Fig. 8 dargestellt.

Die mit k bezeichneten helleren Strecken stellen die Oberkanten dar, welche die dazwischen liegenden durch Schattirung kenntlich gemachten nach oben offenen Rinnen von einander trennen. Die von der Linie BC rechts liegende Partie stellt den ungefalteten Blattrand dar. Die Rinnen endigen nach aussen zu in den auf die erwähnte Weise entstandenen kurzen Einstülpungen a .

Wenn wir uns jetzt denken, dass das Wachstum in der Region links von der Linie BC stattfindet, so würde die Region rechts von BC , also der ganze Blattrand, nach aussen gedrängt werden und die Rinnen werden nach oben offen bleiben. Findet jedoch das Wachstum nicht in dieser Region, sondern in der Region rechts von BC statt, so verlängern sich die taschenförmigen Höhlungen (a) in dem Maasse und in der Richtung, worin das umgebende Gewebe infolge des Wachstums sich ausdehnt. (Diese Richtung ist durch Pfeile angedeutet). Es ist einleuchtend, dass in diesem Falle, der thatsächlich vorliegt, die ursprünglichen taschenförmigen Höhlungen zu langen schlauchähnlichen an der Oberseite verschlossenen Kanälen auswachsen. Von oben sind diese Kanäle also durch die zusammenhängende Haut verschlossen, während an der Unterseite die Wand dieser Kanäle eine Fortsetzung der in der Partie links von BC offenen Falten bildet, deren untere scharf vorspringende Kante sich über die ganze Länge des Kanals fortsetzt.

Während jetzt in der zusammenhängenden, die Kanälehen von oben verschliessenden Haut vorwiegend Längenwachstum eintritt, findet dagegen in den unteren Falten auch ein sehr starkes Breitenwachstum statt. Dieses Breitenwachstum der Falten bedingt infolge dauernden Raummangels in der Scheide des nächst älteren Blattes, dass diese Falten immer mehr seitlich zusammengedrückt werden.

Wenn wir ein durchsichtig gemachtes junges Blatt von der Oberseite betrachten (Taf. XIX Fig. 9), werden wir beiderseits von der Rhachis (R) je eine Reihe von kurzen Spalten (x) wahrnehmen, welche in die viel breiteren in etwas anderer Richtung verlaufenden Höhlungen führen; bei tieferer Einstellung kann man den Zusammen-

hang zwischen den offenen Rinnen und dieser Höhlungen vollkommen deutlich erkennen. Die Grenze zwischen diesen Spalten bilden die zuerst angelegten oberen Kanten (*k*), weiter nach aussen, rechts von Linie *BC*, hören diese Kanten auf und sehen wir nur die mehrschichtige Haut (*h*), deren Zellen in nach der Blattspitze gerichteten Reihen angeordnet sind. Wenn wir nun einen Querschnitt durch solches Entwicklungsstadium des Blattes machen (Taf. XIX, Fig. 10), so sehen wir in diesem Schnitt die der Rhachis (*R*) zunächst liegende Falte *a* nicht von der Haut bedeckt, weil diese Falte in ihrer basalen erst angelegten Partie, wo die Oberkanten noch differenzirt sind, getroffen wurde, während die Falte *b* von der Haut *h* bedeckt ist, weil diese Falte in ihrer oberen Partie, wo die Oberkanten nicht mehr differenzirt sind und als in dem nach oben gekrümmten Blattrand (*c*) übergehende Haut wachsen, getroffen wurde.

Wie oben schon gesagt, bestehen die oberen Kanten der unteren gefiederten Partie der Jugendblätter aus einem grosszelligen mit vielen Intercellularen versehenen Gewebe, welches auch Gefässbündel enthält. Aus einem solchen Gewebe besteht auch der undifferenzirte Theil dieser Kanten, resp. Haut, in welcher sich auch die Gefässbündel, welche in den oberen Kanten verlaufen, fortsetzen. Also ist nach meinen Beobachtungen diese Haut ein Produkt der Wucherung der undifferenzirten Oberkanten und des Blattrandes. Für meine Meinung scheint mir sowohl die Entwicklungsgeschichte dieser Haut, als ihr Bau und der Verlauf der Gefässbündel, welche mit den Unterkanten alterniren (Fig. 17 *D, g*) zu sprechen. Auch der Umstand, dass diese Haut die Falten nicht ihrer ganzen Länge nach bedeckt, sondern, wie Querschnitte zeigen, die basalen nächsten zu Rhachis-Partien, welche zuerst angelegt wurden, unbedeckt lässt (Fig. 17 *E, f*), ist mit meiner Auffassung im Einklang. Diese Thatsache, dass der basale Theil der Falten nicht von der Haut bedeckt wird, hat schon Eichler¹⁾ wahrgenommen, ohne jedoch eine Erklärung dafür zu geben.

Bei der Entfaltung des Blattes sterben diese Haut und der Blattrand ab und werden infolge stärkeren Wachstums der Rhachis zerrissen, wodurch die Fiederchen frei werden. Bei Trennung der Fiederchen wird zuerst die Haut zerrissen und erst später der Blattrand. Diese Reihenfolge des Zerreißens steht natürlich in Zusammenhang mit dem starken intercalaren Wachsthum der Rhachis zwischen je zwei Fiederpaaren und mit der Entwicklung des Schwellgewebes in der Achsel der Fiederchen.

1) l. c. pag. 35.

An dem schon ganz entfalteten Blatte kann man sowohl am Rande der Fiederchen als an der Rhachis die Ueberreste der Haut als weissliche oder braune flockige Streifen wahrnehmen (Fig. 18 *h*). Diese Streifen kann man jedoch nicht über die ganze Länge der Rhachis ununterbrochen verfolgen, sondern wir finden an der Basis jedes Fiederchens eine von diesen Streifen freie Stelle (*f*). Diese Stelle entspricht der basalen zuerst angelegten Partie der Falten, welche nicht mit der Haut bedeckt war. Da das Absterben der Haut ziemlich spät, wann das Gewebe des Blattes schon ganz differenziert ist, stattfindet und da die Uebergangsstelle zwischen dieser Haut und den Fiederchen sehr dünn ist und nur aus einem 4—5-schichtigen kleinzelligen Gewebe besteht (Fig. 17 *D* und *F*, *t*), so haben die Ränder der freigewordenen Fiederchen an den Rissstellen keine echte Epidermis. An diesen Stellen ist die Epidermis der Blattfiederchen von drei oder vier Reihen ziemlich kleiner Zellen, mit verdickten Membranen unterbrochen.

Was die Rhachis und den Verlauf der Gefässbündel in der Rhachis und in der Blattlamina betrifft, so treffen wir hier auch sehr starkes Dickenwachstum der Rhachis auf der oberen Seite derselben und dieselbe Ordnung der Entwicklung der Gefässbündel, wie schon öfter beschrieben wurde an, d. h. zuerst wird ein medianes Gefässbündel angelegt und später folgen die seitlichen. Nicht alle Gefässbündel jedoch, welche in der Blattscheide angelegt sind, gehen in die Rhachis und zwar sterben die jüngsten später mit dem äussersten Rande der Blattscheide ab.

Was den weiteren Verlauf der Gefässbündel in die Fiederchen betrifft, so verzweigen diese infolge des sehr starken Breitenwachstums der Blattlamina sich schon in der Rhachis bei dem Eintritt in die Fiederchen und zwar gibt jedes der Oberseite der Rhachis näheres Gefässbündel zwei Zweige in die zwei benachbarten Oberkanten ab (Taf. XIX Fig. 8 *g*); diejenigen Gefässbündel, welche der Unter-



Fig. 18. Phoenix. Entfaltetes gefiedertes Blatt. *h* Ueberreste der Haut an den Rändern der Fiederchen und an der Rhachis, *f* basale Partie der Fiederchen, welche keine Reste der Haut zeigt.

seite der Rhachis mehr genähert sind, geben genau ähnliche Abzweigungen in die Unterkanten ab; ein medianes Gefässbündel jedoch geht ohne Verzweigungen zu bilden in der apicalen Falte bis zur Spitze.

Archontophoenix Cunninghamiana W. et Dr.

Die Entwicklung des Primordialblattes weicht gar nicht von derjenigen von Phoenix und anderen Palmen. Bei der weiteren Entwicklung erscheint jedoch schon früh ein ziemlich grosser Unterschied. Namentlich haben die jungen Anlagen der Fiederchen (der Blattrand bleibt wie bei Phoenix ungefalt, ist jedoch nicht so breit), da die Rhachis in jüngeren Stadien nicht so stark entwickelt ist, fast eine verticale Richtung.

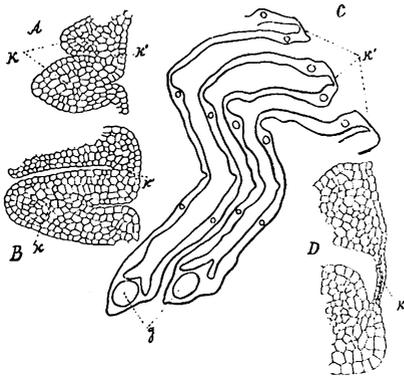


Fig. 19. Archontophoenix Cunninghamiana. A Querschnitt durch die junge Anlage der Fiederchen, k Oberkanten, k_1 Unterkanten. B Aelteres Stadium dieser Anlage. C Querschnitt durch die fast fertige, aber noch nicht entfaltete Fiederchen, g grosse Gefässbündel in den Oberkanten, k_1 Unterkanten. D eine Unterkante (aus Fig. C, k_1) stärker vergrössert.

starke Gefässbündel angelegt (Fig. 19 C, g), die Unterkanten jedoch bleiben als dünne Lamellen (Fig. 19 C und D k_1) sterben bei der Entfaltung des Blattes ab und werden zerrissen.

Bei der weiteren Entwicklung werden, infolge des sehr starken Flächenwachstums der Falten einerseits und ziemlich starken Dicken- und Längenwachstums der Rhachis andererseits, die Falten noch in longitudinaler Richtung gefaltet; sie scheinen infolge dessen im Querschnitte geknickt zu sein (Fig. 19 C) und mit ihren Oberkanten über der Rhachis anzustossen; aussen sehen wir nur die Unterkanten und den ungefalteten Blattrand, welcher die Spitze der Fiederblättchen

Die Querschnitte durch solche ganz junge Anlagen zeigen, dass diese Anlage durch Faltung und nicht durch Spaltung zu Stande kommt. (Fig. 19 A, B.) Ausserdem kann man schon an diesen jungen Stadien einen ziemlich grossen Unterschied zwischen den Ober- und Unterkanten bemerken, und zwar sind die Oberkanten (k) infolge eines ziemlich starken Dickenwachstums viel dicker als die Unterkanten (k_1); später werden bei der weiteren Entwicklung in den Oberkanten

zusammenhält. Mit Archontophoenix stimmen in Hauptsachen, was die Anlage der Falten und den Trennungsprocess betrifft, von mir untersuchte *Kentia Belmoreana* C. Moore und *Hyophorbe indica* Gärt., welche ich später in einer ausführlicheren Arbeit besprechen werde, überein.

Ich will hier nur erwähnen, dass das Schema, welches Naumann von der Anlage der Falten bei *Hyophorbe indica* gibt, nicht der Wirklichkeit entspricht. Er zeichnet nämlich die Ober- und Unterkanten gleich dick, während thatsächlich bei *Hyophorbe indica* die Oberkanten von Anfang an viel stärker entwickelt sind (wie bei Archonthophoenix) und später grosse Gefässbündel entwickeln, während die Unterkanten, von Anfang an viel schwächer, keine Gefässbündel ausbilden und später zerrissen werden.

Chamaedorea.

Indem ich auf die Arbeiten von Karsten¹⁾ und Martius²⁾, welche über die Entwicklungsgeschichte der Chamaedorea-Blätter nur wenig sagen, nicht näher eingehe, gehe ich zur Arbeit von Trécul über, welcher die Entwicklungsgeschichte der Blätter von Chamaedorea Martiana untersucht und die folgende Beschreibung der jungen Stadien gegeben hat³⁾: „D'abord réduite à un simple bourrelet circulaire autour du sommet de la tige, elle est terminée obliquement d'un côté de son ouverture par une proéminence, un peu déprimée sur la face interne (Fig. 124, o). Cette proéminence, en s'allongeant en cône, produit près de chacun de ses bords un bourrelet longitudinal *b, b'*“.

Ueber diese „bourrelets“ und über die Anlage der Fiederchen sagt er weiter⁴⁾: „Ils sont primitivement unis; mais leur accroissement fait naître à leur surface, à droite et à gauche de chacun d'eux, des ondulations à peine sensibles. Les premières apparaissent sur le côté interne de chaque bourrelet, qui est primitivement plus large, dans l'origine, que l'externe, et elles se montrent non pas auprès de la base, mais un peu au-dessus; elles se multiplient ensuite en gagnant le haut et le bas du rachis. Pendant que toutes les parties s'accroissent, ces légères ondulations, en se creusant, deviennent des sillons qui s'enfoncent insensiblement vers l'intérieur du bourrelet (Fig. 126, *b, b*), et qui

1) l. c.

2) l. c.

3) l. c. pag. 283—284.

4) l. c. pag. 284.

finissent même par arriver au côté opposé sur la face externe, et par y déterminer une rupture; mais les sillons qui s'avancent de cette face vers la face interne, cessent de se creuser avant d'atteindre celle-ci, en sorte qu'il y a scission seulement aux côtes de la face externe. Il résulte de là autant de folioles pliées suivant leur nervure médiane qu'il y avait de côtes à la face interne.“

Eichler hat *Chamaedorea oblongata* untersucht und über den Randstreif, der (z. B. bei *Phoenix*) die Spitze der einzelnen Fiederblättchen verbindet, gesagt, dass dieser hier nicht vorhanden ist. Diese Abwesenheit des Randstreifes erklärt er aus dem Umstand, „dass die Falten der jugendlichen Spreite bis zum Rande selbst vordringen und nur einen ganz feinen, bald verschwindenden Saum ungefalteten Gewebes übrig lassen.“¹⁾ Ueber die Anlage der Fiederchen sagt er²⁾: „Ihre Anlage erfolgt mit Querfalten.“. . . Die Oberkanten, in welchen später starke Gefässbündel entstehen, stossen infolge des energischen Flächenwachstums der Falten über die Rhachis zusammen; auch hier kann man infolge dessen von aussen nur die später absterbende Unterkante sehen. Infolge des Raummangels werden diese Falten noch der Länge nach gefaltet.

Bei der Beschreibung des Trennungsprocesses sagt Eichler³⁾: „Das absterbende Gewebe der Unterkanten (Fig. 71) verschwindet auch hier bis auf ganz unbedeutende Reste; die freigewordenen Segmentränder stellen jedoch keine complete Epidermis her, sondern zeigen, ähnlich wie *Livistona*, am äussersten Ende eine Unterbrechung der Oberhaut und eine todte Stelle, die in Form jenes oben erwähnten weisslichen Streifens den Segmentrand begleitet.“

Naumann standen *Chamaedorea Ahrebergiana*, *Ch. Karwinskiana* und *Ch. elegans* zur Verfügung. Er sagt, dass die beiden letzten ganz gut, was die Entwicklungsgeschichte der Blätter betrifft, mit der von Trécul beschriebenen *Ch. Martiana* übereinstimmen und macht darauf die Bemerkung⁴⁾: „Die Fiederblättchen der erwähnten Arten hängen in den 5—10 mm langen Blättern nur äusserst locker zusammen und bilden einen sehr zarten, dünnen, ungefalteten Randstreif, welcher bei der Weiterentwicklung des Blattes völlig verschwindet“.

1) Eichler, pag. 19.

2) l. c. pag. 18.

3) l. c. pag. 19.

4) l. c. pag. 21.

Ueber den Trennungsprocess sagt er weiter, dass dieser Process hier wie bei *Hyophorbe* und *Seaforthia* vor sich geht.

Diesen Process beschreibt er für *Hyophorbe indica* auf die folgende Weise ¹⁾: „Die endliche Trennung der einzelnen Fiedern erfolgt hier jedenfalls passiv, durch Streckung der zwischen je zwei Fiederblatt-paaren gelegenen Rhachistheile; so dass ein gewaltsames Zerreißen eintritt, nicht ein Auflösen der Zellen.“ Ueber das Gewebe, welches je zwei benachbarte Fiederchen verbindet, sagt er ²⁾, dass dieser „dünne Isthmus keine verdickten Epidermiszellen“ besitzt, „wie das umgebende Gewebe deren führt. Er ist infolge dessen leicht zerreißbar.“ Der Autor fährt fort: ³⁾ „Später sind die Zellen des Isthmus dickwandig und gebräunt, wie sich leicht an Querschnitten erkennen lässt, welche durch die Rissstellen gelegt sind. Das Verdicken dieser Zellen dient zur Festigung der Rissstellen, denen ja, wie erwähnt, die verdickte Epidermis des umgebenden Gewebes fehlt.“

Meinen Untersuchungen nach über *Chamaedorea Martiana* Wendl. und *Ch. elatior* Mart. kommt die Anlage der Fiederchen durch Faltung zu Stande, aber die Falten gehen bis zum Rande und der Blattrand nimmt an ihrer Bildung theil (Taf. XIX Fig. 11), infolge dessen haben die Fiederchen (wie schon Eichler zeigte) keinen die Spitze verbindenden Randstreif.

Was die Ober- und Unterkanten betrifft, so sind auch hier in ganz jungen Stadien der Anlagen der Fiederchen die Oberkanten dicker als die Unterkanten und in den Oberkanten werden die grossen Gefässbündel angelegt, während die Unterkanten nicht in die Dicke wachsen und später bei der Entfaltung des Blattes, wie bei *Archontophoenix* und anderen, mechanisch zerrissen werden.

Cocos Weddelliana Hort.

Die ersten Andeutungen über die Entwicklungsgeschichte des *Cocos*-Blattes finden wir bei H. v. Mohl in seinen vermischten Schriften. Indem er eine allgemeine Beschreibung der Anlage der Fiederblättchen (Querstreifen) gibt, sagt er ⁴⁾: „Später findet man diese Querstreifen in schmale Spalten (Fig. 5—11) verwandelt, welche bei *Cocos flexuosa* die ganze Dicke des Blattes durchdringen, so dass sie auf der unteren und

1) l. c. pag. 17.

2) l. c. pag. 17.

3) l. c. pag. 17.

4) l. c. pag. 178.

oberen Blattfläche gesehen werden (Fig. 7*b*). Die weitere Entwicklung zeigt, dass sich der zwischen je zwei Spalten liegende Theil zu einem Fiederblättchen ausbildet und auf einem Querschnitte (Fig. 7*c*) oder noch besser auf einem Längsschnitte erkennt man, dass diese Fiederblättchen zusammengefaltet sind und dass die Mittelrippe, in welcher die Faltung geschieht, bei *Cocos* in der oberen Blattfläche liegt, so dass also auf der unteren Blattseite doppelt so viele Spalten, als auf der oberen sichtbar sind (Fig. 7*c*).“

Eichler hat *C. Romansoffiana* und *C. Wedelliana* untersucht und sagt bei der Beschreibung der fertigen Blätter, dass die Ränder der Fiederchen „mit vollständiger Epidermis bekleidet“¹⁾ sind. Ueber die jungen Stadien und Anlage der Fiederchen sagt er weiter²⁾: „Die jüngsten Stadien gleichen denen von *Phoenix spinosa* (Fig. 50 u. ff.), nur sind die Falten viel zahlreicher und enger, nahezu horizontal gestellt und es fehlt die Pubescenz.“

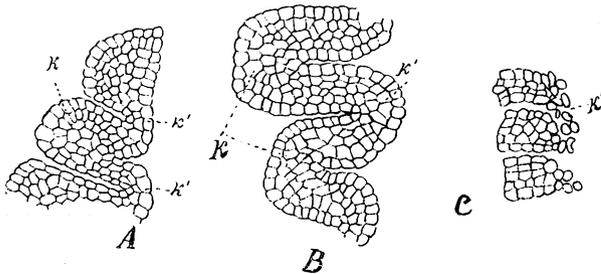


Fig. 20. *Calamus ciliaris*. *A* Querschnitt durch die junge Fiederchenanlage, *κ* Oberkanten, *κ'* Unterkanten. *B* Aelteres Stadium dieser Anlage. *C* Trennungsprocess durch Verschleimung der Zellen der Unterkanten *κ'*.

Den Trennungsprocess beschreibt er²⁾: „Der Desorganisationsprocess an den Unterkanten der Spreitenfalten ist hier von gleicher Art, wie wir ihn bei *Chamacrops* kennen gelernt haben; das Gewebe lockert sich auf, verschleimt und verschwindet bis auf jene faserig flockigen Restchen, welche man nachher an den Segmenträndern vorfindet. Da das schon frühzeitig geschieht, wenn das Spreitengewebe noch ganz meristematisch ist und eben erst die Gefässbündel auftreten, so bilden auch hier die Segmentränder eine neue, mit der Flächenoberhaut in Continuität stehende Epidermis (cf. Fig. 55 *c*, 57, 58, sowie 59 *a* und *b* nebst den Erklärungen).“

1) l. c. pag. 16.

2) l. c. pag. 17.

Die Resultate meiner Untersuchungen stimmen ganz mit denen von Eichler überein.

Die Anlage der Fiederchen geht auch hier, wie bei *Calamus ciliaris* Blume Fig. 20 A, B, und anderen von mir untersuchten Palmen durch Faltung, aber nicht durch Spaltung der Blattspreite vor sich. Auch hier, wie bei *Archontophoenix*, *Chamaedorea* und anderen, werden die Oberkanten der Falten schon früh viel dicker als die Unterkanten und später entstehen in diesen Oberkanten die grossen Gefässbündel.

An der Bildung der Falten betheiligt der Blattrand sich nicht; er bleibt noch ziemlich lang als ein Randstreif, welcher die Spitze der Fiederblättchen verbindet, zurück. Der Desorganisationsprocess geht ziemlich früh vor sich, wenn das Blatt noch aus ganz meristematischem Gewebe besteht und sich noch in der Knospe befindet. Dieser Process besteht wie bei *Calamus ciliaris* (Fig. 20 C) in Verschleimung einiger Zellen und ist also mit Verlust einiger Partien des jungen Gewebes des Blattes verbunden.

Mit diesem sehr frühzeitigen Trennungsprocess des noch meristematischen Gewebes hängt zusammen, dass hier im entwickelten Zustande die Ränder der Fiederchen eine echte Epidermis zeigen, im Gegensatz zu den früher erwähnten Fällen, wo die Trennung viel später vor sich geht und am Blattrande die Epidermis von einigen Reihen dickwandiger brauner Zellen unterbrochen wird.

B. Fächerpalmen.

Chamaerops humilis L.

Die ersten Andeutungen über die Entwicklungsgeschichte der *Chamaerops*-Blätter finden wir in der Arbeit von Meneghini, welcher eine einigermaßen sonderbare Darstellung über die Anlage der Blätter der monocotylen Pflanzen gegeben hat. Er stellt sich nämlich vor, dass diese Blätter sich als umgedrehte Trichter, die später infolge eines starken Wachstums der nächst jüngeren Blätter an ihrer Basis zerrissen werden und in dieser Weise den jüngeren Blättern einen Ausweg öffnen, entwickeln.¹⁾

Später sagt Martius²⁾ bei Beschreibung der jungen Blätter von *Chamaerops*, dass „In superiore parte, quae ex annulari ore folii pileoli-

1) l. c. pag. 17.

2) l. c. pag. XCV.

formis magis usque ascendit et augetur, gignitur prima indoles laminae. Cernuntur ibi complures parallelae striae obscuriores (Fig. citatarum *l*), quae nervos primarios pinnarum laminae sunt praeparaturae. Circa has strias tela cellulosa per ordines lineares seriatim constituitur, parenchymatis folii principia. Unaquaeque talis massa, dense alteri apposita et continuo juncta extrorsum convexa est, unde adspectus lateralis subcorum species offert (ibid. Fig. III *B*).“

Ueber die älteren Stadien sagt er weiter¹⁾: „In folio vaginali magis adulto licet indoles futuri vasorum fasciculi dignosci. In ejus enim tergo ii tamquam striae obscuriores per longitudinem procurrunt; in latere autem ventrali, ubi tenera et fere pellucida linea verticalis (*o*) diutius persistit, quam probabile est antea apertam effecisse rimam, oblique currunt frequentes striae parallelae, ob utraque parte deorsum convergentes (*m*)“.

Bei Trécul finden wir eine für seine Zeit ziemlich ausführliche Beschreibung der Entwicklung des Chamaerops-Blattes. Er sagt nämlich, dass die Blattanlage bei einer Länge von $\frac{1}{2}$ mm schon eine ziemlich gut entwickelte Blattscheide und Ligula zeigt und dass²⁾: „Côte gaïne se prolongeait du côté externe en une protubérance *p*, rudiment du pétiole ou rachis, à la face interne duquel s'élevait une légère éminence ou bourrelet transversale, origine de la ligule, comme nous le verrons plus loin; en sorte qu'il existait entre celle-ci et le sommet du rachis une dépression ou un sillon transversal, d'où semble sortir le limbe un peu plus tard. Ce dernier couvre d'abord cette dépression à la face interne de la partie supérieure du rachis (Fig. 116, *l*). On remarque de très bonne heure les côtés qui correspondent aux lobes de ce limbe (Fig. 116); mais elles sont enveloppées par une sorte de pellicule qui se revêt de poils, et qui les cache à une certaine époque“ . . . Mit dem Scalpel hat er diese „pellicule“ wegpräpariert und gefunden³⁾ „une surface arrondie divisée en côtes parallèles sur les deux faces antérieure et postérieure du limbe (Fig. 118, *f*). La surface étant convexe, les côtes sont un peu plus courtes sur les côtes que vers le milieu“. Weiter macht er Bemerkung:⁴⁾ „Chacune des côtes de la face externe répond à la nervure médiane d'un lobe de la feuille“. Goebel sagt⁵⁾ bei der Beschreibung der jungen Blätter von

1) l. c. pag. XCV.

2) l. c. pag. 279.

3) l. c. pag. 279.

4) l. c. pag. 279.

5) l. c. pag. 221.

Chamaerops humilis, dass sie „auf beiden Seiten der Blattfläche eine Anzahl paralleler Längswülste“ zeigen; „die Längswülste der einen Blattfläche alternieren mit denen der andern. Dies ist die erste Andeutung der Längsfaltung des Blattes, die an etwas älteren Blättern (Fig. 44) im Querschnitt deutlich hervortritt“. Später wird das Blatt an der Spitze in so viel Segmente als Falten da sind, getheilt, wobei jede Unterkante dem Mediannerven der Segmente entspricht. Ueber den Trennungsprocess sagt er,¹⁾ dass: „ein Gewebestreifen der auf der Blattoberseite gelegenen Falten abstirbt“.

Die Falten gehen wie bei *Phoenix* nicht bis zum Rande; dieser bleibt ungefaltet und stirbt bei der Entfaltung mit der Spitze des Blattes ab.

Weiter zeigt *Goebel* die Anwesenheit der besonderen „Hülle“, welche die jungen Falten der Blattlamina sowohl von der Unter- als von der Oberseite bedeckt und mit derselben verwächst: „Diese Hülle, sagt *Goebel*²⁾, des jungen Blattes besteht aus einer Schuppe, welche sich auf der Grenze zwischen Blattstiel und Blattfläche bildet und über die Vorderseite des jungen Blattes hinauswächst und aus zwei aus der Hinterfläche der Blattanlage sich entwickelnden Schuppen die an ihrer Basis zusammenhängen, sie lassen, wie der Querschnitt (Fig. 44) zeigt, die Mittellinie des Blattes frei. Die vordere dieser Schuppen ist die sogenannte „Ligula“, die ebenso wie die Hülle der hinteren Blattfläche später vertrocknet und abfällt.“

Der Trennungsprocess geht (wie bei *Phoenix*) vor sich durch Auseinanderweichen der lebendigen Zellen: „wahrscheinlich“, sagt *Goebel*³⁾, „durch Spaltung der Zellhäute“.

Die Ränder der Segmente sind „von einer Epidermis überzogen, die sich von der anderen Blattepidermis nicht unterscheidet. . . .“⁴⁾

Eichler sagt, nachdem er die Anwesenheit der Ligula und der dorsalen Excrecenzen (Schuppen) gezeigt hat, dass die Anlage der Falten hier ganz ähnlich wie bei *Phoenix* vor sich geht, dass jedoch die jungen Falten eng zwischen diese Ligula und den Schuppen gepresst sind. Ueber den Trennungsprocess sagt er⁴⁾: „. . . das absterbende Gewebe der Oberkanten der Spreitenfalten nicht vertrocknend erhalten bleibt, sondern sammt der Behaarung verschleimt und

1) l. c. pag. 221.

2) l. c. pag. 222.

3) l. c. pag. 222.

4) l. c. pag. 10.

bis auf geringe flockige Reste verschwindet“. Ueber den Zeitpunkt dieses Processes bemerkt er¹⁾: „Dies beginnt schon frühe, wenn das Blatt noch ganz cambial ist; die absterbenden Oberkanten haben demnach hier auch keine Gefässbündel (cf. Fig. 31—33)“.

Ueber die Ränder der Segmente sagt Eichler²⁾: „Das intakt bleibende Gewebe der Lamellen differenzirt nunmehr am Rande eine Epidermis, welche in die, ebenfalls jetzt erst sichtbar werdende Oberhaut der Seitenflächen continuirlich übergeht (Fig. 34, 35, auch Taf. III Fig. 48, 49 nebst der Erklärung).“

Nachdem Naumann erwähnt hat, dass die Resultate seiner Untersuchungen im Allgemeinen mit denjenigen von Eichler übereinstimmen, sagt er³⁾ über die Anlage und Entwicklung der Segmente: „Auch bei den Fächerpalmen gilt nach meinen Untersuchungen dasselbe, was ich bei den gefiederten an Phoenix gezeigt, dass die gefaltete Blattspreite, wie sie ein Querschnitt (Fig. 18) zeigt, durch eine mechanische Faltung nicht zu Stande kommt. Auch hier treten die Wülste auf, welche, verbunden mit nachheriger Spaltenbildung...“

Meine Untersuchungen über die Anlage der Segmente der Chamaerops-Blätter stimmen mit denjenigen von Göbel und Eichler vollkommen überein. Auch hier haben wir, wie sowohl freipräparirte junge Blätter als Hand- und Mikrotomschnitte zeigen, bei der Anlage der Segmente mit Faltung zu thun und finden keine Spur einer Spaltung.

Die Ligula und die manchmal ziemlich schwach ausgebildete dorsale Schuppe entwickeln sich ziemlich früh. Die Ligula geht in ihrer basalen Partie in den Blattrand über (Fig. 21 *D, l*). Sie spielt eine wichtige Rolle in dem Leben der Knospe, und zwar weil sie in Folge ihres ziemlich starken Wachsthums die jungen gefalteten Blattlamina von oben bedeckt und also als ein Schutzorgan für diese jungen Blattspreiten fungirt. Später wird infolge des starken Flächenwachsthums der Falten diese Ligula nach vorne gebogen und bildet mit der zu dieser Zeit entwickelten Blattscheide desselben Blattes einen fast geschlossenen Cylinder, worin sich das nächst jüngere Blatt befindet.

Was die dorsale Excrescenz oder dorsale Schuppe betrifft, so entwickelt sich hier nur eine mit einem ziemlich tiefen, der Mittel-

1) l. c. pag. 10.

2) l. c. pag. 10 und 11.

3) l. c. pag. 22.

linie des Blattes entsprechenden Ausschnitte versehene Schuppe. Diese Schuppe hat manchmal noch seitliche Ausschnitte und variiert im Allgemeinen sehr stark, sowohl was Grösse als Form betrifft. Die einzige Abweichung von den Untersuchungen von Goebel und Eichler stellen meine Untersuchungen darin dar, dass in den oberen Partien des Blattes ich (wie sowohl freipräparierte Blätter als Mikrotomschnitte zeigen) ein Gebilde gefunden habe, welches sehr an die Haut von *Phoenix* erinnert (Fig. 21 *A, B, h*). Dieses Gebilde ist jedoch nicht so stark wie bei *Phoenix* entwickelt und befindet sich

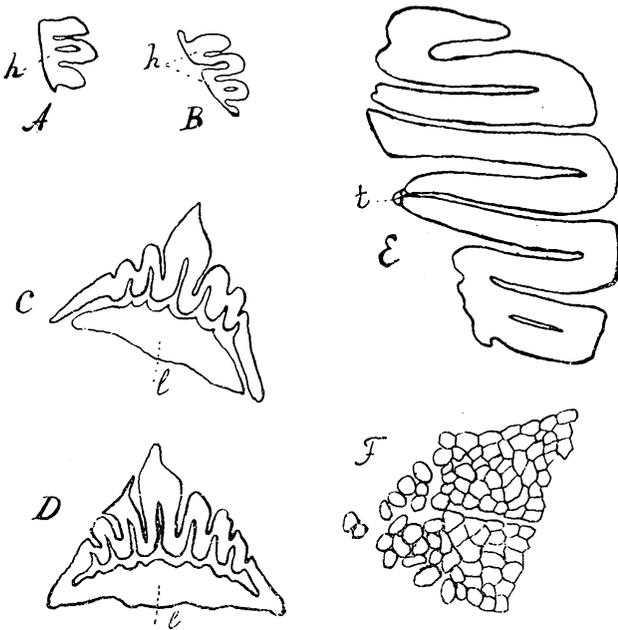


Fig. 21. *Chamaerops humilis*. *A* Querschnitt durch die obere Partie des jungen Blattes, *h* Haut. *B* Etwas tiefer geführter Querschnitt — mittlere apicale Falte ist nicht mehr von der Haut bedeckt. *C* Querschnitt durch die mittlere Partie der Blattlamina, *l* Ligula. *D* Querschnitt durch die basale Partie der Blattlamina, die Ligula *l* geht in den Blattrand über. *E* Querschnitt durch die Blattlamina eines älteren Blattes, *t* Trennungsstelle. *F* Trennungsprozess durch Verschleimung der Zellen der Oberkanten. (Trennungsstelle *t* der Fig. *E* stärker vergrössert.)

nur an der Spitze des Blattes und im Allgemeinen an den oberen Enden der Falten. Wie die freipräparierten Blätter und Mikrotomschnitte zeigen, ist hier dieses Gebilde seiner Entstehung nach ausschliesslich eine Wucherung des Blattrandes, in welche die oberen Enden der Falten hineinwachsen, wobei auch die nach oben offenen

Falten an ihren oberen Enden theilweise von oben überdeckt werden. Der Trennungsprocess geht durch Verschleimung (Fig 21 *E, F'*) des Gewebes der Oberkanten vor sich.

Bei *Pritchardia filifera* Hort. und *Livistona australis* Mart. findet, wie schon aus den Untersuchungen von Eichler¹⁾ hervorgeht, die Anlage der Segmente der Blätter genau in derselben Weise statt, wie bei *Chamaerops humilis* L. Eine solche Haut, wie ich bei *Chamaerops humilis* nachwies, kommt hier jedoch nicht zur Ausbildung und der Trennungsprocess geht durch Absterben der Oberkanten vor sich, wobei die hier verlaufenden Gefässbündel ebenfalls absterben. Dass die Ränder der Segmente hier keine echte Epidermis haben, lässt sich sofort aus diesem später eintretenden Trennungsprocess erklären.

Rhapis flabelliformis Ait.

Ueber die Entwicklungsgeschichte der Blätter von *Rhapis flabelliformis* finden wir nur in der Arbeit von Naumann Andeutungen. Naumann sagt, indem er auf die Anwesenheit der Ligula und einer dorsalen Schuppe hinweist, dass die letzte nur bei den starken oder alten Exemplaren entwickelt ist.

Was den Trennungsprocess betrifft, so unterscheidet er in dieser Beziehung zwischen Palmenblätter mit fächerförmiger und solche mit sternartiger Anordnung der Segmente und sagt, dass bei diesen zwei Typen der Blätter dieser Process verschieden vor sich geht. Bei Palmen mit fächerförmigen Blättern sterben meistens die Oberkanten und nur sehr selten die Unterkanten ab, bei *Rhapis* jedoch „liegt die Trennungsstelle der einzelnen Segmente nicht an einer „Kante“, sondern mitten in einer Spreitenlamelle (Fig. 21 in *t*)“.²⁾ Ueber den Trennungsprocess sagt er weiter³⁾: „Die Trennung selbst erfolgt nicht durch Absterben von Gewebetheilen, sondern durch Trennung lebenden Gewebes, durch Auseinanderweichen der Zellen. Auf diesen Vorgang lässt sich mit Sicherheit schliessen, da an diesen Stellen weder eine Zellverminderung, noch eine Gewebebräunung eingetreten ist, zudem entsprechen in einem Querschnitte die Zellen zu beiden Seiten der Trennungslinie fast genau einander.“

Nach meinen Untersuchungen haben wir auch hier bei der Anlage der Segmente mit Faltung der jungen Blattlamina infolge des

1) l. c. pag. 6—9.

2) l. c. pag. 24.

3) l. c. pag. 24.

Raummangels zu thun. Diese Anschauung bestätigen sowohl freipräparierte Blätter als Mikrotomserien. Ueber die dorsalen Schuppen kann ich sagen, dass bei allen von mir untersuchten Exemplaren von *Rhapis flabelliformis* ich kein Exemplar ohne dieses Gebilde getroffen habe; einige Exemplare jedoch zeigen diese Schuppe nicht sehr deutlich. Die Ligula entwickelt sich auch hier, wie bei *Chamaerops*, ziemlich früh und hat ganz dieselbe biologische Bedeutung. Was die Stelle betrifft, wo der Trennungsprozess vor sich geht, so findet dieser, wie Naumann sagte, meistens in der Mitte der Spreitenlamellen statt (Fig. 22 A, *t*) und geht durch Verschleimung, welche mit dem Verlust einiger verschleimten Zellen verbunden ist, vor sich (Fig. 22 B). Darum kann man hier nicht sagen, dass, wie Naumann behauptet „in einem Querschnitte die Zellen zu beiden Seiten der Trennungslinie fast genau einander“ entsprechen. Infolge des frühzeitigen Trennungsprocesses, wann das Blatt noch ganz meristematisch ist, zeigen später die schon ganz ausgebildeten Blätter an den Rändern der Segmente eine echte Epidermis.

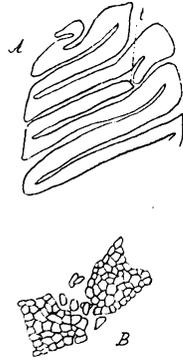


Fig. 22. *Rhapis flabelliformis*. A Querschnitt durch das junge Blatt, *t* Trennungsstelle. B Trennungsstelle *t* von Fig. A stärker vergrößert.

Schluss.

Obwohl ich die Arbeit noch nicht als vollkommen abgeschlossen betrachte, erlaubt die Menge des untersuchten Materials doch, schon jetzt einige allgemeine Schlüsse, theils neue Resultate, theils Bestätigungen einiger schon von Prantl, Goebel und Eichler u. A. ausgesprochenen Ansichten, zu formuliren.

Die Gefässbündel entwickeln sich entsprechend der Gestaltveränderung des Blattes. Das erst angelegte Gefässbündel geht geradlinig bis zur Spitze und die anderen Gefässbündel biegen infolge des mehr oder weniger starken Flächenwachstums der Blattspreite in die beiden Hälften derselben.

Haben wir eine ziemlich breite Anlage des Blattes und bei der weiteren Entwicklung der Blattlamina ein ziemlich gleichmässiges Längenwachstum und geringeres Breitenwachstum, so verlaufen die Gefässbündel parallel oder nur wenig divergirend; in der Nähe der Spitze, wo das Breitenwachstum geringer wird, convergiren sie wiederum (*Dactylis*, *Iris*).

Findet in der Blattlamina zum Zeitpunkt des Eintritts der Gefäßbündel ein starkes Flächenwachsthum statt, so biegen die Gefäßbündel bei ihrem Eintritt sehr stark divergirend fächerförmig auseinander, um wieder zur Spitze zu convergiren (Eichhornia).

Findet anfangs bei der Anlage der ersten Gefäßbündel ein ziemlich starkes Längenwachsthum in medianer Richtung in der jungen Blattspreite statt, so verlaufen die ersten resp. älteren Gefäßbündel in dieser Richtung in der Mittelrippe, aus welcher sie in beiden Hälften der Blattspreite biegen; je jünger die Gefäßbündel sind und je später sie also zur Ausbildung kommen, desto weiter ist die Region des starken Flächenwachsthums in der Richtung zur Blattbasis fortgeschritten, desto eher biegen diese also aus der Mittelrippe heraus in die beiden Hälften der Blattlamina (Funkia, Aroideae).

Meiner Meinung nach kann man die von mir untersuchten Aroideae zu der Gruppe mit streifiger und hierin zu der Untergruppe mit fiederstreifiger Anordnung der Gefäßbündel bringen. De Bary¹⁾ charakterisirt diese Untergruppe dadurch, dass hier „zahlreiche Bündel in die Mittelrippe eines flachen Blattes eintreten, um in dieser gegen die Spitze zu laufen. Eins nach dem andern tritt dann aus der Mittelrippe in eine Blatthälfte aus und gibt zahlreiche Zweige in diese ab, nur eins bis wenige erreichen die Blattspitze selbst. Alle in die Blatthälfte ausgetretenen Bündel und Zweige sind fiederartig geordnet und haben acroskop-bogenläufige Richtung“.

Wenn die Blattlamina schon früh vor der Anlage der Gefäßbündel infolge eines sehr starken und ungleichmässigen Flächenwachsthums die Anlage der Segmente entwickelt, so werden später die Gefäßbündel in der Richtung des stärkeren Wachsthums der Blattspreite angelegt und da dieses Wachsthum in diesen Segmenten vor sich geht, so verlaufen die Gefäßbündel schon an der Basis der Blattlamina sehr stark divergirend in diese Segmente (Acer platanooides und andere Acer-Arten).

Bei allen von mir untersuchten Pflanzen kann man also auch, wenn in ausgebildetem Zustande die ursprüngliche Anordnung durch nachträgliche Ausbildung von Anastomosen und Verzweigungen sich verwischt hat, doch in jungen Stadien diesen einfachsten ursprünglichen Nervationstypus, wo alle Gefäßbündel selbständig und unverzweigt sind, zurückfinden.

Was die Vertheilung der Gefäßbündel im Blattstiele betrifft, so

1) Vergl. Anat. pag. 313—314.

treffen wir im Allgemeinen folgende Typen an. In der Blattscheide und in dem Blattgrunde sind die Gefässbündel in eine Reihe angeordnet.

Diese Anordnung wird z. B. bei *Dactylis*, *Iris*, *Funkia* und *Eryngium planum* erhalten; bei den letzteren auch im Blattstiele.

Bei den Aroideen biegen sich infolge der Verschmälerung der Blattscheide nach oben einerseits und infolge des starken Dickenwachstums andererseits die jüngsten Gefässbündel nach und nach zu der Oberseite des Blattstiels und setzen sich hier in dem lebhaft theilenden Gewebe fort. Bei *Acer*-Arten und *Fraxinus* sind die Gefässbündel im Blattgrunde in einem Halbkreis angeordnet, wobei diese Anordnung infolge der Verschmälerung des Blattstiels nach oben und des ziemlich starken Dickenwachstums desselben auf der Oberseite sich einigermaassen ändert und zwar schliesst sich dieser Halbkreis der Gefässbündel nach und nach beinahe, welcher Verschluss infolge der Veränderung der Richtung der jüngeren Gefässbündel, die in dem lebhaft theilenden Gewebe der Oberseite des Blattstiels einbiegen, vor sich geht.

Im Allgemeinen ist dieses einseitige Dickenwachstum des Blattstiels und die mit ihm in Zusammenhang stehende Veränderung der Richtung der Gefässbündel im oberen Ende der Blattscheide und im Blattstiele eine ziemlich verbreitete Erscheinung. Bis jetzt habe ich die Umbelliferen mit stark entwickelter Blattscheide und stark zerschnittener Blattspreite noch nicht untersucht, aber aus der Arbeit von Reichardt¹⁾ kann man, obwohl er nur ausgebildete Zustände der Blätter ins Auge gefasst hat, schliessen, dass auch hier diese Erscheinung existirt.

Nach Reichardt ist der Verlauf der Gefässbündel bei *Silva pratensis* demjenigen der von mir untersuchten Aroideen sehr ähnlich. Er sagt²⁾: „Die zum Blatte gehenden Gefässbündel stehen ursprünglich in einer Reihe (Fig. 12 A). So wie aber die Scheide sich zu verschmälern und in den Blattstiel überzugehen anfängt, treten auch die Gefässbündel näher zusammen, und zwar werden anfänglich nur zwei oder drei der ursprünglich in einer Reihe stehenden Gefässbündel in eine zweite Reihe zurückgedrängt (Fig. 12 B). Bei zunehmender Verschmälerung der Blattscheide werden jedoch bald wieder einige, und zwar schon mehrere Gefässbündel zurückgedrängt, so dass dieselben jetzt schon in drei Reihen stehen (Fig. 12 C, D, E). Bald

1) Reichardt, H. W., Ueber das centrale Gefässbündelsystem einiger Umbelliferen. Sitzungsberichte der kaiserl. Akad. der Wissensch. Math.-naturwissenschaftl. Classe. XXI. Bd. I. H. Wien, 1856.

2) l. c. pag. 144.

wird weiter eine vierte Reihe von Gefässbündeln zurückgedrängt (Fig. 12 *F*). Noch etwas höher ist die Blattscheide schon in einen halbrunden Blattstiel übergegangen (Fig. 12 *G, H*), an dem nur noch zwei häutige Flügel als Ueberbleibsel der Vagina sich befinden. Entsprechend dieser Formveränderung hat sich auch jener Theil der Gefässbündel, welcher in der Blattscheide die äusserste Reihe bildete, in einen nach der flachen Seite des Blattstieles hin offenen Halbkreis gestellt, der die übrigen, durch die Verschmälerung der Blattscheide zurückgedrängten Gefässbündel in sich schliesst. Allmählich verwandelt sich der halbrunde Blattstiel in einen stielrunden oder ovalen, an dem höchstens noch zwei etwas stärker hervorspringende Kanten an seine ursprüngliche Gestalt erinnern. Ebenso schliesst sich auch der früher nach einer Seite geöffnete Gefässbündel-Halbkreis ganz (Fig. 127), so dass es scheint, als ob ein peripherisches und centrales Gefässbündel-System im Blattstiele vorhanden wäre.“

Bei *Seseli glaucum* haben wir nach der Beschreibung von Reichardt ganz dieselbe Vertheilung der Gefässbündel in der Blattscheide und im Blattstiele, wie bei von mir untersuchten *Acer*-Arten und *Fraxinus*. Reichardt gibt nämlich für diese Pflanze folgende Beschreibung¹⁾: „Es standen nämlich die Gefässbündel am Grunde der Blattscheide ebenfalls alle in einer Reihe (Fig. 18 *A*); sowie sich aber die Scheide in den Blattstiel zu verschmälern begann, wurden nicht mehr Gefässbündel zurückgedrängt, und dadurch zu centralen, sondern sie stellten sich allmählich in einen nach der flachen Seite des Blattstieles hin offenen Halbkreis (Fig. 18 *B* und *C*), der endlich, sowie der Blattstiel stielrund wurde, in einen vollständig geschlossenen Kreis überging (Fig. 18 *D*). Durch den Rest des Blattstieles verlaufen nun die Gefässbündel parallel, bis sie an jener Stelle, wo die Blattspreite beginnt unter einander anastomosirend, ein Knotengeflechte bilden, von dem aus die Gefässbündel für die einzelnen Theile der Blattspreite entspringen.“ Weiter am Ende dieser Abtheilung seiner Arbeit sagt Reichardt²⁾: „Aus dem Gezeigten ergibt sich, dass für das Umbelliferen-Blatt folgender Gefässbündelverlauf charakteristisch ist: Die zu den Blättern gehenden Gefässbündel entspringen aus den peripherischen des Stammes; sie stehen ursprünglich in einer Reihe, sowie aber die Blattscheide in den Blattstiel übergeht, bilden die Gefässbündel, ohne sich zu verzweigen, ohne unter einander zu anastomosiren, bloss durch Veränderung ihrer wechselseitigen Stellungs-

1) Reichardt, pag. 146.

2) Reichardt, pag. 147—148.

Verhältnisse, allmählich einen Halbkreis, der nach der flachen Seite des Blattstieles hin offen ist; wie endlich der Blattstiel rund wird, schliesst sich auch der nach einer Seite hin offene Halbkreis, so dass wir dann einen vollkommen geschlossenen Gefässbündelkreis finden. Bei Umbelliferen mit stark entwickelten, vielfach zerschnittenen Blättern wird bei dem allmählichen Uebergange der Gefässbündelstellung aus einer einfachen Reihe, zu einem vollständig geschlossenen Kreise eine Partie von Gefässbündeln zurückgedrängt, so dass man auf einem Querschnitte des Blattstieles peripherische und centrale zu unterscheiden im Stande ist.“

Die Segmente der fächerförmigen und die Fiederchen der fiederförmigen Palmenblätter entwickeln sich als Falten der Blattlamina infolge des Raummangels in der Scheide des nächst älteren Blattes.

Der Hauptunterschied zwischen fächer- und fiederförmigen Blättern besteht nur in der Entwicklung der Rhachis: zeigt in jungen Stadien des Blattes und später die Rhachis ein starkes Längenwachsthum, so haben die Falten entweder eine horizontale oder eine schiefe Richtung (Taf. XIX, Fig. 3) und werden später infolge des dauernden Längenwachsthums der Rhachis von einander entfernt; bleibt die Rhachis schwach entwickelt, so werden die Falten eine verticale Richtung haben (Taf. XIX, Fig. 4) und werden später bei der Entfaltung des Blattes entweder fächerförmig oder sternartig angeordnet.

Die Trennung der Segmente kann vor sich gehen, entweder durch Verschleimung der lebendigen meristematischen Zellen — sog. active Trennung —, oder durch Vertrocknen und Zerreißen der bestimmten Partien des Blattgewebes — sog. passive Trennung.

Der Trennungsprocess durch Verschleimung kann entweder auf den Oberkanten (*Chamacrops humilis*) oder auf den Unterkanten (*Cocos Wedelliana*, *Calamus ciliaris*) oder in der Mitte der Spreitenlamellen (*Rapis flabelliformis*) vor sich gehen. Dieser Process tritt sehr frühzeitig, wann das Blatt noch ganz meristematisch ist, ein, und darum zeigen die Ränder der Segmente später eine echte Epidermis.

Der Trennungsprocess durch Zerreißen kann entweder auf den Oberkanten (*Phoenix*-Arten) oder auf den Unterkanten (*Archontophoenix*, *Kentia*, *Chamaedorea*, *Hyophorbe*) vor sich gehen. Da dieser Process erst stattfindet, wann das Gewebe des Blattes ganz differenzirt ist, so zeigen später die Rissstellen keine echte Epidermis und ist an den Rändern der Segmente die Epidermis unterbrochen durch einige Reihen kleiner, brauner mit verdickten Membranen versehene Zellen.

Die Haut von Phoenix ist ein Produkt der Wucherung der undifferenzierten Oberkanten und des Blattrandes; das viel schwächer entwickelte analoge Gebilde bei Chamaerops humilis ist jedoch nur als Produkt einer Wucherung des Blattrandes aufzufassen.

Die Ligula hat bei Chamaerops humilis und Rapis flabelliformis eine wichtige biologische Bedeutung als Schutzorgan für die nächst jüngeren Blätter. — Die grosse Variation in Form und Grösse der dorsalen Schuppe zeigt, dass diese in der Knospe keine wichtige Rolle erfüllt.

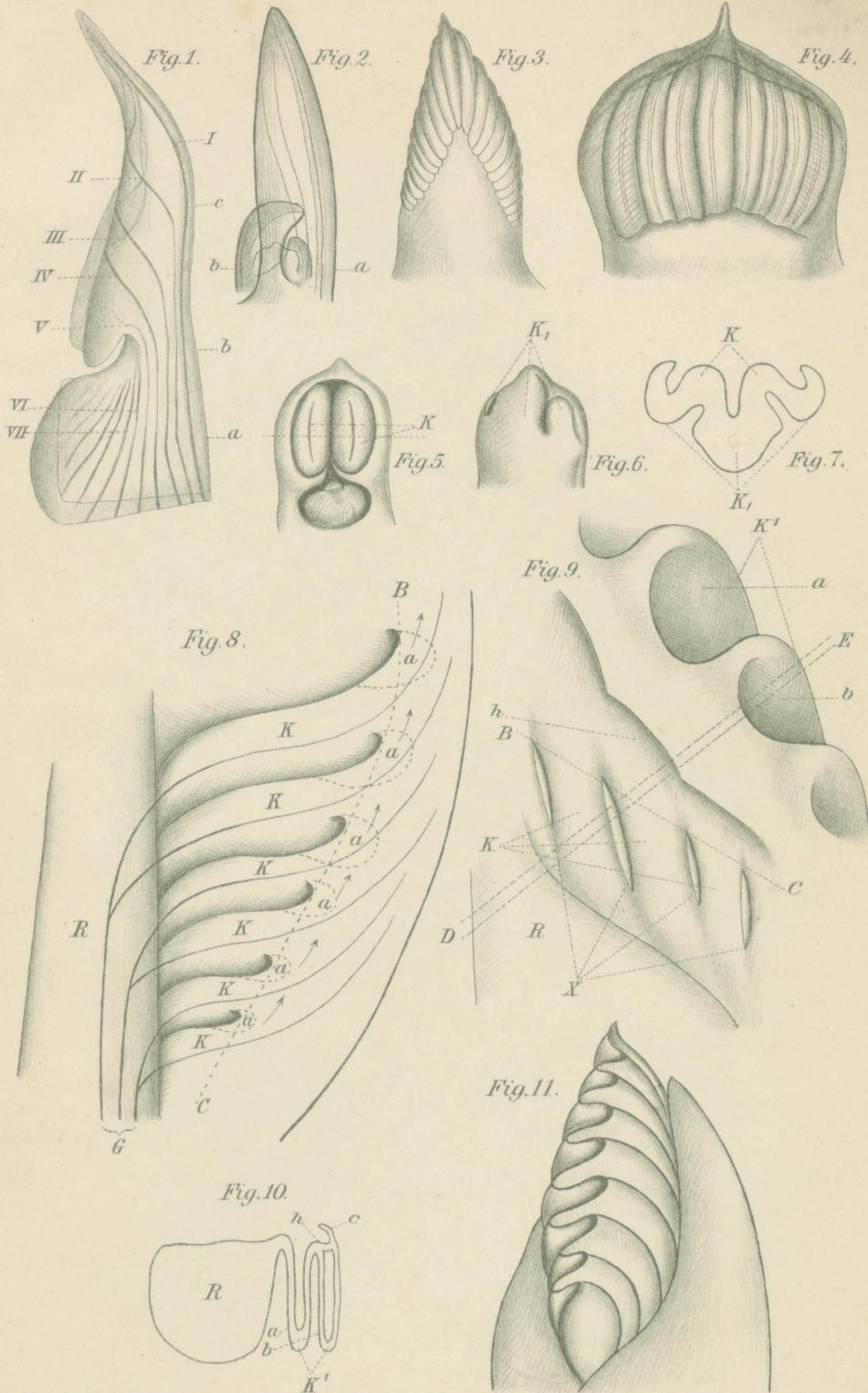
Die von mir untersuchten Fiederpalmen haben keine Ligularbildungen und bei Phoenix dient z. B. als Schutzorgan gegen Vertrocknen für die nächst jüngeren Blätter der ungefaltete breite, mit starker Behaarung versehene Blattrand; bei Hyophorbe indica finden wir eine andere Anpassung und zwar wächst die Blattrhachis sehr stark in die Dicke und bildet mit der Blattscheide desselben Blattes einen fast geschlossenen Cylinder, worin sich das nächst jüngere Blatt befindet.

Uebrigens hoffe ich sowohl über diese Frage wie im Allgemeinen über Ligular- und Stipularbildungen der Blätter später in einer anderen Arbeit ausführlicher zu sprechen.

München, 20. August 1898.

Figurenerklärung.

- Fig. 1. Junges Blatt von Richardia ethiopica, *a* Blattscheide, *b* Blattstiel, *c* Blattspreite, I erst angelegtes Mediangefässbündel, II, III . . . jüngere Gefässbündel.
- „ 2. Scheitelknospe von Bupleurum falcatum. *a* Das ältere Blatt zeigt das erst angelegte mediane und einige jüngere Gefässbündel, *b* nächst jüngeres Blatt zeigt nur noch die Anlage des Mediangefässbündels.
- „ 3. Junges Blatt von Phoenix. Man erkennt den Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Rhachis und der Richtung der Falten.
- „ 4. Junges Blatt von Chamaerops.
- „ 5. Junges Stadium eines Jugendblattes von Phoenix von der Oberseite betrachtet, *k* Oberkanten.
- „ 6. Dasselbe Object von der Unterseite betrachtet, *k*₁ Unterkanten.
- „ 7. Querschnitt durch dasselbe Object, *k* Oberkanten, *k*₁ Unterkanten.
- „ 8. Schema der Hautentwicklung von Phoenix. *R* Rhachis, *BC* Grenze zwischen dem ungefalteten Blattrand (rechts) und gefalteten Partie der Spreite (links). *k* Oberkanten (dazwischen die Rinnen, welche sich in die Einstülpungen *a* verlängern. Die Pfeile deuten die Richtung an, worin das Wachstum vor sich geht). *GG* Gefässbündel.
- „ 9. Schema der Hautentwicklung von Phoenix (älteres Stadium, schwächer vergrösserte als vorige Figur). *BC* gibt wieder die Grenze an zwischen dem von der Haut bedeckten und den nicht bedeckten Theil der Blattlamina. Der Blattrand ist etwas nach oben aufgekümmert, *h* (rechts von *BC*) undifferenzirter Theil der Oberkanten (Haut), welcher in den Blattrand übergeht; *k* Oberkanten, *a*, *b* untere Falten resp. Fiederchen, *k*₁ Unterkanten, *x* nach oben offener Theil der Falten.
- „ 10. Schematischer Querschnitt in der Richtung *DC* (Fig 9), *R* Rhachis *a* und *b* Falten; *k*₁ Unterkanten, *h* Haut, *c* Blattrand.
- „ 11. Junges Blatt von Chamaedorea.



Autor del.

W. A. Meyn, Lith. Inst., Berlin's