Zusätze und Berichtigungen

zu den

1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwickelung höherer Kryptogamen

von

W. Hofmeister.

Eine Ueberarbeitung meines in der Ueberschrift genannten Buches, nöthig geworden durch die Veröffentlichung einer Ausgabe desselben in englischer Sprache von Seiten der Ray-Gesellschaft, veranlasste mich zur wiederholten Untersuchung einiger mir zweifelhaft gewordenen Punkte. Das Ergebniss dieser Untersuchungen will ich hiermit deutschen Lesern mittheilen.

Zellenfolge der Fruchtanlage von Anthoceros laevis.

Ich habe (a. a. O. S. 6) die Reihenfolge der Theilungen, welche in der Scheitelzelle halb entwickelter Fruchtanlagen vor sich gehen, als eine rechtsumläufig schraubenlinige dargestellt. Dies beruht auf einem Schreibfehler in den jener Darlegung zu Grunde gelegten Beobachtungsnotizen. Wenn die Scheitelzelle aufhört, durch nur nach zwei einander entgegengesetzten Richtungen geneigte Wände sich zu theilen (eine nur in der frühesten Jugend der Fruchtanlage bestehende Vermehrungsform), und wenn ausser den z. B. nach Westen und Osten geneigten Theilungswänden auch nach Norden und Süden gekehrte auftreten, so ist die Aufeinanderfolge dieser Theilungen der Art, dass nach einer

z. B. gegen Westen gekehrten Theilungswand eine nach Osten geneigte sich entwickelt, dass dieser eine gen Süden, dieser eine gen Norden gerichtete folgt, und so fort. Die Form der Scheitelzelle ähnelt der eines dreiseitigen, mit einer der Längskanten nach unten gekehrten Prisma's. Ihre Scheitelfläche ist parallelogrammatisch. Die einer der längeren Seitenflächen parallelen Theilungswände schneiden die andere lange Seitenfläche; die einer der kurzen dreiseitigen Flächen parallelen Theilungswände schneiden die nach unten gewendete Längskante der Zelle. Die aus jenen Theilungen hervorgegangenen Zellen zweiten Grades haben die Gestalt eines Parallelopipedon; die durch diese Theilungen entstandenen die Form dreiseitiger Prismen. Die Theilungen der parallelopipedischen Zellen zweiten Grades durch zur Längsachse der Frucht radiale Längswände treten früher ein, und wiederholen sich öfter, als die entsprechenden Theilungen der prismatischen Zellen zweiten Grades. Diese Theilungen der langen, parallelopipedischen Zellen erfolgen in der Regel so, dass zunächst die Zelle in eine kleinere und eine grössere Theilhälfte zerlegt wird. Die letztere theilt sich dann sofort nochmals durch eine der letztentstandenen parallelen Wand. Fernere radiale Längstheilungen erfolgen vorzugsweise in den seitlichsten Zellen des aus Vermehrung der einen Zelle zweiten Grades hervorgegangenen Complexes, so dass in seitlich-tangentaler Richtung die Zahl der Zellen desselben eine ungerade, 3, 5, 7, etc. zu sein pflegt. Den Theilungen der Zellen der Aussenfläche der Frucht, welche der Scheitelzelle zunächst angränzen, durch radiale Längswände folgt bald die, durch auf der freien Aussenfläche gleichfalls senkrechte Querwände. In den von schmaleren Zellen zweiten Grades abstammenden solchen Zellen geht diese Theilung in der Regel jener voraus. Zur Fruchtachse radiale Streckung und Zellvermehrung in Richtung der Seiten des Paraboloïds, welches den Gipfel der Fruchtanlage darstellt, sind etwas intensiver in der Nachkommenschaft der breiteren Zellen zweiten Grades, als in der der schmaleren. Der Umriss der Ansicht von oben des Complexus der aus der Vermehrung je vierer, der Anlage nach zusammen ein Rechteck bildenden Zellen zweiten Grades hervorgegangener Zellen, welche auf den frühesten Zuständen elliptisch ist, wird dadurch bald in die Kreisform übergeführt.

Allmäliges Wachsen der Wände der Specialmutterzellen des Anthoceros laevis von der Peripherie der Mutterzelle zu deren Centrum.

Das starke Aufquellungsvermögen in Wasser der inneren Schichten der verdickten Mutterzellhaut, welche selbst concentrirten Salzlösungen Wasser entziehen, hat bei früheren Untersuchungen mich gehindert, die Beobachtungen H. v. Mohl's vom allmäligen Vorschreiten der Bildung der die Mutterzelle theilenden Scheidewände von deren Innenwand zum Mittelpunkte zu wiederholen*). Neuerdings habe ich das Object in Alkohol untersucht. In concentrirtem Alkohol unterbleibt das Aufquellen; in solchem von etwa 30 pCt. Wassergehalt ist es sehr vermindert. Werden Sporenmutter-Zellen, in denen die vier tertiären Kerne völlig ausgebildet sind, in solchen Alkohol gebracht, so contrahirt sich zunächst der Zelleninhalt. Dann beginnt ein mässiges Aufquellen der Zellhaut, welches zunimmt, je alkohol-ärmer die Flüssigkeit auf dem Objectträger durch Verdunstung wird. Man erkennt jetzt deutlich, dass es vorzugsweise eine mittlere Schicht der Wand ist, welche ihr Volumen durch Wassereinsaugung vergrössert. Die äusserste Lamelle der Zellhaut folgt der Grössenzunahme der mittleren, indem sie passiv ausgedehnt wird. Setzt man dem Präparate absoluten Alkohol zu, so wird der aufgequollenen Membranschicht Wasser entzogen. Sie verkleinert sich; die äusserste Lamelle der Zellhaut wirft sich dabei in Falten, indem sie ihr Volumen nicht in demselben Grade verringert, wie die mittlere, und indem ihre Elasticität ihrer Dehnbarkeit nicht gleich kommt. — Seitdem ich das Verfahren der Untersuchung in Alkohol anwende, finde ich in jeder der Dissection unterworfenen halbentwickelten Frucht zwischen den noch ungetheilten, und den vollständig in vier Tochterzellen getheilten Sporenmutterzellen solche, auf deren Innenwand die Anfänge der künftigen Scheidewände in Form nach Innen vorspringender Leisten verlaufen. Bei Zusatz von Wasser zu solchen Präparaten erscheinen die unvollständigen Scheidewände als directe Fortsetzungen der innersten, mit Wasser minder aufquellenden Schicht der Zellhaut. — Das Aufquellen der inneren Schichten der Mutterzelle findet unter eigenthümlichen Erscheinun-

*) Linnaea 1836; vermischte Schriften. S. 89.

gen bei solchen Mutterzellen Statt, in denen sehr zahlreiche Protoplasmastränge von den tertiären Kernen zur Zellwand verlaufen. Die aufschwellende Substanz der Haut drängt nicht diese Protoplasma-Fortsätze (welche auch durch Behandlung mit absolutem Alkohol nicht zur Ablösung von der Innenwand der Zelle gebracht werden können) nach Innen, sondern sie modellirt sich um dieselben, ihnen genau sich anschmiegend*). Die aufgequollene Substanz der Membran ist sichtlich minder fest, als die jener Protoplasma-Stränge. Gleichwohl bricht die aufgequollene Schicht der Membran mit scharfen Kanten, wenn die Zelle durch Druck auf das Deckglas gesprengt wird. Erst nach längerem Verweilen in vielem Wasser vertheilt sich in demselben die Substanz der quellungsfähigen Schichten; zunächst die der mittleren, später die der innersten. Die äusserste Lamelle der Haut bleibt schiesslich leer zurück.

Entwickelungsgeschichte des Stängels beblätterter Muscineen.

Die erste richtige Darstellung der Zellvermehrung in der äussersten Stengelspitze von Sphagnum ist von Nägeli gegeben worden (Pflanzenphysiologische Untersuchungen I, Zürich 1855, S. 76). Ich hatte früher (vergleichende Untersuchungen, Leipzig 1851, S. 60) irrthümlich den Vorgang als die wiederholte Theilung einer zweiflächig zugeschärften Scheitelzelle mittelst wechselnd je einer und der anderen Seitenfläche paralleler Wandungen aufgefasst. Der Grund dieses Irrthums lag in Folgendem: Wenn die Gipfelzelle eines sehr schlanken paraboloïdischen Zellkörpers die Scheitelwölbung desselben vollständig einnimmt (wie dies bei Stängelenden von Sphagnum und der Moose überhaupt, sowie bei denen von Equisetum der Fall ist), so wird man bei Ansicht des Körpers von oben in der Regel nur einen Theil der Seitenkanten der Scheitelzelle, aber nicht die der benachbarten Zellen zweiten

*) Die Beobachtung derartiger Fälle war es vermuthlich, welche Kützing zu der abenteuerlichen Vorstellung führte, dass die Hervorragungen des Exosporium erhärtete Strömungsfäden des Protoplasma seien, welches jeden der Zellenkerne umgiebt (Philos. Bot., Lpz. 1851, 264). Die Irrthümlichkeit dieser Ansicht ergiebt sich sofort aus dem Umstande, dass das Exosporium von Anthoceros beim ersten Sichtbarwerden eine völlig glatte Aussenfläche besitzt. Protuberanzen desselben sind von verhältnissmässig später Entstehung.

Grades deutlich erblicken. Diese Kanten sind Bogen, und zwar bei steiler Wölbung des Stängelendes Bogen von um so stärkerer Krümmung, je beträchtlicher die relative Grösse der Zellen zweiten Grades ist, ein je grösserer Theil der Endzelle bei ihrer Theilung als Zelle zweiten Grades abgeschieden wird. Sind die Kanten der Scheitelfläche der Endzelle an der Knospe so tief herabgedrückt, dass da, wo je zwei derselben sich schneiden, die Seiten der Knospe einen hohen Grad von Steilheit besitzen, so wird bei der Ansicht von oben nur der mittlere Theil jeder Kante mit voller Deutlichkeit gesehen werden können.

Bei dreiseitig umgekehrt pyramidaler Form einer Scheitelzelle, mit hoch gewölbter Scheitelfläche, die in stetig wiederholter schraubenliniger Folge durch je einer der Seitenflächen parallele Wände sich theilt, muss unmittelbar nach jeder zweiten Theilung eine der Kanten der Scheitelfläche bedeutend länger, nach jeder dritten Theilung bedeutend kürzer sein, als die beiden anderen. Dieses Verhältniss wird um so greller hervortreten, ein je grösserer Theil der Scheitelzelle als Zelle zweiten Grades abgeschieden wird. In einem System sich ähnlicher sphärischer Dreiecke mit gemeinsamem Centrum, welches in der Art construirt wurde, dass man innerhalb jedes nächstgrösseren Dreiecks drei, successiv je einer der Seiten jenes parallele Bogen zog, ist nur bei Beginn oder Schluss eines jeden Umlaufs von Bögen das innerste Dreieck gleichseitig; nach der Construction des ersten Bogens des neuen Umlaufs ist das innerste Dreieck gleichschenklich mit längerer Grundlinie, nach dem Ziehen des zweiten Bogens gleichschenklich mit kürzerer Grundlinie, mit um so kürzerer, je stärker die Krümmung der Bogen, und je weiter der Abstand von der ihnen parallelen nächstäusseren Dreieckseite ist. Wenn die Krümmung der Bogen höher steigt als 90°; wenn der Längsdurchmesser der Aussenfläche einer Zelle zweiten Grades die Hälfte von demjenigen der Zelle ersten Grades beträgt, durch deren Theilung jene entstand; endlich, wenn vermöge des der Pflanze innewohnenden Bildungstriebes die Form der Scheitelfläche der Zelle ersten Grades im Momente der Theilung nicht die eines gleichseitigen, sondern eines gleichschenkligen sphärischen Dreiecks ist — dann kann es dahin kommen, dass die Intersectionspunkte der beiden längeren Bogen mit dem dritten, dann sehr kurzen, ganz ausserhalb der unter dem Microscop beim Blicke von oben übersichtlichen Scheitelwölbung des Organs fallen. Diese Voraussetzungen treffen vollständig zu bei

Stengelspitzen von Sphagnum, zum grössten Theile bei denen von Equisetum und Lebermoosen, welche in dem Augenblicke der eben erfolgten vorletzten Wandbildung eines der Umläufe von Theilungen der Scheitelzelle beobachtet werden. Man erhält dann ein Bild der oberen Fläche der Endzelle, welches der Scheitelansicht des zweiflächigen Ausschnitts eines Sphäroïds täuschend ähnlich ist. Da ich nun anderwärts, z. B. an den Stammspitzen von Selaginellen, von gewissen Farrnkräutern, bei den Fructificationsorganen der Laubmoose u. s. w., vielfach die Vermehrung einer Scheitelzelle durch Theilung mittelst wechselnd nach zwei einander entgegengesetzten Richtungen geneigte Wände unzweifelhaft ermittelt hatte, so glaubte ich, an Sphagnum (auch an Equisetum und Frullania) gemachte Beobachtungen von (scheinbar) zweiflächig zugeschärften Scheitelzellen der Stammknospe als die entscheidenden und allein maassgebenden auffassen zu müssen. Die mir vorgekommenen dreiseitigen Scheitelzellen (deren ich schon damals abgebildet hatte, Vergleich. Untersuchungen T. XIX, F. 7.) hielt ich für Fälle eines, die Form der Scheitelzelle zwischen je zwei Theilungen verändernden Wachsthums. Neuere Untersuchungen haben mich überzeugt, dass die Darstellung Nägeli's von der Vermehrungsweise der Scheitelzelle des Sphagnumstengels, die Cramer's, von dem entsprechenden Vorgange bei Equisetum (Nägeli u. Cramer, Pflanzenphysiol. Untersuchungen H. 3, Zürich 1855, S. 21), die richtigen sind. Wenn ich, nach Nägeli's Nachweisung der dreiseitig-verkehrt-pyramidalen Form der Stängelscheitelzelle von Sphagnum, der in der Regel linksumläufig schraubenlinigen Stellung der successiv je einer der Seitenwände parallelen Theilungswände derselben, der Bildung eines Blattes aus jeder Zelle zweiten Grades hier nochmals auf die Entwickelungsgeschichte des Sphagnumstängels eingehe, so geschieht dies, um die von Nägeli nicht erörterten weiteren Wachsthums- und Entwickelungsvorgänge im Stengel berichtigt darzustellen; — Vorgänge, in Bezug auf welche bei Veröffentlichung meiner früheren Untersuchungen zwar an sich richtige Beobachtungen mir vorlagen, deren Auffassung aber in Folge des vorher besprochenen Irrthums in mehreren Punkten nothwendig unrichtig sein musste.

Die Scheitelzelle des Stängels von Sphagnum ist nach unten dreiflächig zugeschärft, und mit dieser dreiseitig-pyramidalen Zuspitzung zwischen die ihr angränzenden nächstälteren Zellen des Stengelendes tief eingesenkt, welche durch das Auftreten den

Innenraum der Endzelle durchsetzender Scheidewände von ihr abgetrennt wurden. Jede in der Scheitelzelle neu entstehende Theilungswand ist einer der Seitenflächen parallel (und zwar der ältesten), und schneidet die beiden anderen (nächstjüngeren). Die neu gebildete Zelle zweiten Grades hat die Gestalt eines Körpers mit rautenförmiger Vorder- und Hinterfläche und vier viereckigen Seitenflächen, deren eine schmälere (die freie Aussenwand der Zelle) schwach gewölbt ist. Die Aufeinanderfolge der in der Scheitelzelle entstandenen Wände stellt somit eine Schraubenlinie dar. In der Regel ist diese linksumläufig, übereinstimmend mit der Wendung der Blattstellung.

Jede Zelle zweiten Grades theilt sich sehr bald nach ihrer Abscheidung von der Scheitelzelle (nach vorgängiger wulstartiger Auftreibung des oberen Randes ihrer freien Aussenfläche) durch eine zu der Längsachse des Stängels rechtwinklige Wand, welche die freie Aussenwand und die der Scheitelzelle zugekehrte Seitenwand der Zelle schneidet. Die Zelle zweiten Grades wird dadurch in eine obere Tochterzelle mit dreiseitiger Vorder- und Hinterfläche und eine untere vierseitige zerlegt. Die erstere wölbt alsbald ihre freie Aussenwand stärker nach aussen, und giebt sich so als Anfangszelle eines Blattes zu erkennen. Die zweite theilt sich wechselnd durch zur Achse des Stammes tangentale und nahezu (nicht genau) radiale Längswände bis zur Erreichung der Vollzahl der Zellen des betreffenden Abschnittes des Stengels. Es findet in der Aufeinanderfolge dieser Theilungen eine strenge Regelmässigkeit nicht Statt. Bald macht diese, bald jene Theilung den Anfang; häufig wird ein Schritt der gewöhnlichen Reihenfolge vorläufig übersprungen und später nachgeholt. Eine Erscheinung aber tritt constant und in jedem Falle hervor: nahe unter dem Ende, etwa drei Zellen abwärts von der Scheitelzelle, zählt der Umfang des jungen Stängels acht Zellen. Es tritt also regelmässig eine Ungleichheit in der Vermehrung der Zellen dritten Grades durch radiale Längswände ein; in jeder Zone des Stengels muss eine dieser Zellen um eine radiale Theilung hinter den beiden anderen zurückbleiben. Denn wäre diese Vermehrung in den Zellen dritten Grades gleichmässig lebhaft, so müsste, da auf jeden Querschnitt des Stängels drei Zellen dritten Grades kommen, die Zahl der Zellen jedes Gürtels der Stengelaussenfläche ein Multiplum von drei sein. — Auch der völlig ausgebildete Stengel zeigt auf Querschnitten gewöhnlich eine Zahl von Zellen der Peripherie, welche ein Multiplum von acht ist. An schmächtigen Aesten, namentlich an den

herabhängenden, besteht die Rinde sehr regelmässig aus nur acht Längsreihen von Zellen. — In den jüngsten Theilen der Knospe sind die axilen Zellen des Stengels länger gestreckt, als die peripherischen; ein Verhältniss, das an der schlanken Form des Stängelendes einen bedeutenden Antheil hat.

Auf der Abstammung sämmtlicher Zellen des Drittels eines Querabschnitts des Stängels von einer einzigen Zelle dritten Grades beruht die Anordnung der Zellen des Stängelinneren in dreieckige, gegen die Stammachse einwärts geneigte Platten, von denen jede um einen Theil einer Zellenlänge höher steht, als die einerseits ihr angränzende, und von der andererseits ihr anstossenden um denselben Theil einer Zellenlänge überragt wird. Der Unterschied der Höhe je zweier solcher Zellenplatten beträgt fast stets weniger, als die Hälfte einer Zelle; — ein Umstand, aus welchem geschlossen werden muss, dass die Zellen des Stängels sämmtlich in ihren oberen Theilen sich vorwiegend in die Länge strecken. Die erwähnte Anordnung tritt auf jedem gelungenen, genau axilen Längsdurchschnitte einer Sphagnumknospe innerhalb eines ziemlich langen Abschnittes aufs Deutlichste hervor; sie ist verdeckt oder vollständig verwischt, wenn der Schnitt auch nur um Weniges die Längsachse der Knospe verfehlte.

In sämmtlichen Zellen der Aussenfläche des Stängels, die Einfügungszellen der Blätter ausgenommen, erfolgt ziemlich früh schon Quertheilung, lange Zeit vor dem Aufhören der Zellvermehrung des Stängels in radialer Richtung. Diese Zelltheilung durch Querwände setzt sich nicht in die Zellen des Stamm-Inneren fort, die dafür während derselben auf etwa das Doppelte ihrer bisherigen Länge sich strecken. Dadurch wird die kurzzellige Rinde vom langzelligen axilen Gewebe des Stengels differenzirt. — Die Vermehrung der Stammzellen in Richtung der Dicke erfolgt durch Theilung der gestreckten Zellen des Stamm-Inneren mittelst zur Stammachse tangentaler Wände; Theilungen, welche ab und zu mit solchen durch radiale Längswände wechseln. Die Zahl dieser Zellen auf dem Querhalbmesser des Stängels wächst von der Anheftungsstelle des jüngsten bereits mehrzelligen Blattes bis zu der, wo das Dickenwachsthum des Stängels aufhört, bis auf das Zehnfache. Dabei ist es aber nicht eine bestimmte Gruppe von Zellen, etwa von Form eines Kegel- oder Cylindermantels, wie bei vielen Gefässpflanzen, innerhalb deren diese Zellvermehrung ausschliesslich stattfindet. Es sind zwar vorzugsweise die unter der äussersten

Zellschicht der konischen Zellgewebsmasse gelegenen Zellen, welche sich theilen; aber die der inneren Schichten bleiben an dieser Vermehrung keineswegs unbetheiligt. Während dieser Vorgänge theilen sich die Zellen der Aussenfläche durch radiale, die kräftigeren Sprossen auch durch tangentale Längswände, so dass jene peripherische Zellenlage (die Rinde) zu einer doppelten Schicht von Zellen sich umwandelt. Am schmächtigen Sprossen unterbleibt die letztere Form der Zellbildung; die Zellen des Stängelumfangs vermehren zwar ihre Zahl durch Bildung radialer Längsscheidewände, indem sie mit der Zunahme des Umfangs der axilen Zellmasse Schritt halten; die Rinde bleibt aber, vorläufig wenigstens, eine einfache Zellschicht. Die basilaren Zellen der Blätter, welche bis zu einer gewissen Tiefe in das axile Gewebe des Stängels eingesenkt und an ihrer eigenthümlich tafelartig abgeplatteten Form leicht kenntlich sind, bieten in ihren nach Innen gewendeten Enden die festen Punkte dar, von denen aus bestimmt werden kann, ob eine Vermehrung der Zellen der Stängelrinde stattgefunden hat oder nicht.

Während so das Dickenwachsthum des Stängels sich vollendet, steht sein Längenwachsthum völlig still. Mit um so grösserer Lebhaftigkeit beginnt es an der Stelle, wo die konische Form des Stängelendes in die cylindrische des älteren Theiles übergeht. Alle Zellen strecken sich um mindestens das Zwölffache ihrer bisherigen Länge; und während dieser Streckung tritt noch eine letzte Zellvermehrung in ihnen auf. Die Zellen des Inneren des axilen Stranges werden öfters, doch ohne Regelmässigkeit, durch Querwände getheilt; die der Peripherie dieses Stranges theilen sich noch öfter durch radiale und tangentale Längswände. Sie werden sehr eng und verhältnissmässig lang gestreckt. Die der Rinde endlich theilen sich an allen einigermaassen kräftigen Sprossen noch einmal durch tangentale Längswände, und in allen Fällen sehr oft durch Querwände. Die Rinde wird dadurch zu einer Schicht aus zwei bis vier Zellenlagen. An sehr schmächtigen Sprossen unterbleibt diese Verdoppelung der Zellschichten der Rinde; es treten nun Quertheilungen der Zellen derselben ein, so dass auch die ausgewachsene Rinde aus nur einer Zellschicht besteht.

Nur in den vollkommen ausgebildeten Sprossen, deren Längsentwickelung von Ende des Herbstes bis zum nächsten Frühjahre stille steht, und an denen die dichtgedrängten Seitensprossen rings um das Stängelende eine kopfförmige Anhäufung bilden, tritt die

von mir beschriebene und abgebildete vorübergehende Verdickung der Wände der Zellen des axilen Stranges ein, durch welche ihre Wände mit zierlichen Tüpfeln besetzt erscheinen.*) In das axile Gewebe der dünnen Seitenzweige setzt sich diese eigenthümliche Verdickung der Zellhäute nur eine Strecke weit fort; in den der rasch in Länge und Dicke wachsenden, aus den Enden älterer dünner Seitenzweige sich entwickelnden, in ihrer Vegetation die Hauptsprossen endlich vollständig nachahmenden Innovationen**) ist während des Heranwachsens keine Spur davon zu bemerken. Dagegen erfolgt regelmässig in diesen Sprossen sowohl, wie in den Hauptsprossen und Seitenzweigen, nach Vollendung der letzten Längsstreckung eine andere Form der Verdickung der Membranen der gestreckten Zellen des axilen Gewebes. Die Zellhäute erscheinen nach Beendigung derselben als dicke, nicht deutlich geschichtete Membranen von gelbbrauner oder grünbrauner, bisweilen sehr intensiver Färbung. Diese Verdickung ist am stärksten in den engsten peripherischen Zellen des axilen Cylinders, und nimmt nach den weiteren Zellen der Mitte desselben hin rasch ab.

Die Anfangszelle jedes Blattes umfasst, wenn sie sich durch die Wölbung ihrer freien Fläche nach aussen als Mutterzelle des Blattes zu erkennen giebt, etwas mehr als ein Drittel des Stängelumfangs. Sie gränzt zu dieser Zeit noch unmittelbar an die Scheitelzelle der Stammspitze. Bei Ansicht von oben erkennt man deutlich, dass die Sehne ihres freien Aussenrandes der Sehne des Bogens parallel ist, als welcher die der Anfangszelle des Blattes zugekehrte Kante der Scheitelfläche der terminalen Zelle der Stammspitze erscheint. Wäre nun bei der Aufeinanderfolge der Theilungen der Terminalzelle je die dritte Wand der drittletztgebildeten parallel, so müssten die Blätter, da jede Zelle zweiten Grades ein Blatt produzirt, am Stängel in drei unter sich parallelen Längsreihen stehen. Jede genauere Untersuchung einer Endknospe zeigt aber, dass selbst an den jüngsten Theilen der Endknospe dem nicht so ist. Die jüngsten Blattanlagen haben auch schon hier die für die späteren Zustände characteristische Stellung in einer, in der Regel linksumlaufenden Schraubenlinie mit der Divergenz $\frac{2}{5}$ oder $\frac{3}{8}$ oder $\frac{5}{13}$***). Dieses Verhältniss kann auf nur

*) Vergl. Unters. S. 62, Taf. XIII. F. 8; vergleiche auch P. W. Schimper, Mém. sur les sphaignes (Mém. prés. p div. sav. XV, 1857) Taf. IV. F. 4.

**) Schimper, a. a. O. Taf. XVI. F. 1.

***) Die Blattstellung am Mitteltriebe von Sphagnum wird von Alex. Braun

zwei Wegen zu Stande kommen. Es könnte gleichzeitig mit oder gleich nach Bildung eines jeden Blattes eine bestimmte Torsion des Stängelstücks unterhalb desselben stattfinden. Aber diese Annahme wird durch die Beobachtung sofort widerlegt. Man erkennt leicht, dass auch die zwei jüngsten Blätter der Knospe stets die Divergenz der älteren haben. Es bleibt also der einzig mögliche Hergang der, dass die Scheitelzelle des Stängels zwischen je zwei Theilungen ihre Form in der Weise ändert, dass jede durch das Auftreten einer ihrer Seitenflächen parallelen Wand von ihr abzuscheidenden Zelle zweiten Grades von der nächstvorhergebildeten solchen Zelle in demselben Maasse entfernt ist, wie jedes Blatt von dem nächst jüngeren und tieferen. Die Beobachtung zeigt, dass unmittelbar nach, also auch unmittelbar vor jeder Theilung, die Scheitelfläche der Terminalzelle die Form eines gleichschenklichen Dreiecks hat. Die Formänderung der Zelle nach der Theilung muss somit darin bestehen, dass ihre auf die Theilung folgende Zunahme der Grösse vorzugsweise in der Richtung senkrecht auf die bei der Theilung neu gebildete Seitenwand vor sich geht: die jüngste Kante der Scheitelfläche der Endzelle, welche sofort nach der Theilung einen der Schenkel des gleichschenklichen Dreiecks darstellte, wird bis zur nächsten Theilung zur relativ kürzesten Seite, zur Basis des durch stärkere Verlängerung der beiden anderen Seiten wiederum gleichschenklig gewordenen, in seiner Lage aber um den Divergenzwinkel der Blattstellung von den vorherigen abweichenden Dreiecks. Somit führen die, aus der Stellung der jüngsten Blätter und aus deren Verhältniss zur Stammscheitelzelle bei Sphagnum mit Nothwendigkeit sich ergebenden Folgerungen zu den nämlichen Schlüssen, welche ich früher aus der directen Messung der Seiten und Winkel dreiseitig-py-

---

(Nova Acta A. C. L. XV, I S. 279) und von P. W. Schimper (a. a. O. S. 28) übereinstimmend als die $\frac{2}{5}$ Divergenz angegeben. Ich habe früher die $\frac{3}{8}$ Stellung angegeben (Vergleichende Unters S. 61), und finde dies auch nach neuerer Untersuchung von Mitteltrieben, kräftigen Innovationen und Keimpflanzen nicht widerlegt. Kein Zweifel, dass auch die $\frac{2}{5}$ Stellung oft vorkommt, an jungen Pflanzen als Regel, die $\frac{3}{8}$ Stellung als Ausnahme; wie ich denn selbst u. A. innerhalb der Endknospe eines Mitteltriebs rechtsumläufige $\frac{2}{5}$ Stellung in linksumläufige $\frac{3}{8}$ Stellung überspringend fand. Aber ich finde am Gipfel alter, kräftiger Pflanzen die $\frac{2}{5}$ Stellung bei Weitem minder häufig, als die nach $\frac{3}{8}$. — Auch Nägeli fand höhere Glieder der Reihe $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$ . . . häufiger, als das erste derselben (Pflanzenphysiolog. Untersuchungen I, Zürich 1855, S. 77).

ramidaler Scheitelzellen von Farrnkrautstämmen ableitete*). Das Object ist bei Sphagnum zur Controle durch die directe Messung durchaus ungeeignet; die steile Wölbung der Scheitelfläche macht die genaue Bestimmung der Länge ihrer Kanten unthunlich. Doch verdient es, hervorgehoben zu werden, dass bei Scheitelzellen von Sphagnum-Stängeln mit $\frac{2}{5}$ Stellung der Blätter der Scheitelwinkel des Dreiecks sichtlich um Vieles spitziger ist, als an solchen mit $\frac{3}{8}$ oder $\frac{5}{13}$ Stellung. Wie bei den Farrnkräutern, so liegt auch bei Sphagnum die Wahrscheinlichkeit nahe, dass die Veränderung der Form, welche die Terminalzelle zwischen zwei Theilungen erfährt, nicht auf einer ihr allein innewohnenden formbestimmenden Thätigkeit beruht, sondern dass diese Gestaltänderung hervorgerufen wird vermittelst einer im bestimmten Maasse erfolgende Dehnung der der Scheitelzelle angränzenden Zellen zweiten Grades.

Junge Zustände seitlicher Sprossen von Sphagnum, welche unschwer zur Anschauung zu bringen sind, zeigen sich in der Gestalt halbkugelig gewölbter Zellen, welche neben dem linken**) Rande des dritten oder des vierten Blattes, und über der Mittellinie im ersten Falle des sechsten, im zweiten des siebenten Blattes der Aussenfläche der Endknospe ansitzen; in grader Linie drei bis vier Zellen von der Scheitelzelle entfernt***). An Längsdurchschnitten von Hauptsprossen, welche genau durch die Längsachse des Mitteltriebes und durch die eines jungen Seitenastes gehen, erkennt man deutlich, dass die Ansatzstellen des jungen Seitenastes mit den zwischen ihr und dem nächstunteren Blatte

---

*) Abhandl. Königl. Sächs. Gesellschaft d. Wiss. V. (1857), 642.

**) Das Blatt von aussen und unten gesehen gedacht.

***) Ich hatte früher (vergl. Untersuchungen S. 62), nur auf das Verhältniss der Anlage zum Seitenaste zu dem Blatte unter ihr Bezug nehmend, einen Ausdruck gebraucht, der so verstanden werden konnte, als ob ich die Seitenäste als blattachselständig betrachtete. Dem entgegen hält P. W. Schimper mit Recht (a. a. O. S. 30), dass gleich der Stellung der entwickelten Seitenäste auch die ihrer Anlagen stets seitlich neben dem Rande eines mit ihnen auf gleicher Höhe stehenden Blattes sei. Dass aber Schimper gewisse, zwischen je zwei ziemlich weit entwickelte Blätter eingeschaltete eiförmige Zellen, welche (zum Theil auf Stielzellen) der Aussenfläche der Stängels ansitzen, als Anfangszellen seitlicher Aeste bezeichnet (a. a. O. S. 30 durch das Citat der Fig. 1. der Tf. IV), halte ich für einen Irrthum. Diese Zellen sind nichts anderes, als junge Zustände der zweizelligen Haare mit eiförmiger Endzelle, wie sie am Stängel von Sphagnum nicht selten vorkommen, und auch von Schimper (Taf. 5. F. 2.) abgebildet sind.

gelegenen Rindenzellen ein genau ebenso grosses Stück der Stengelaussenfläche einnimmt, wie die Einfügungszelle eines Blattes nebst den mit ihr aus derselben Zelle zweiten Grades abstammenden Zellen des Stammgewebes. Ebenso wie auf jede Querreihe von Einführungszellen eines Blattes in den Stamm, kommt auch auf jede Ansatzstelle eines Seitenastes eine der schräg einwärts geneigten dreiseitigen Platten, in welche die Zellen des Stängel-Inneren geordnet sind. Diese Thatsache berechtigt zu dem Schlusse, dass bei der Anlegung eines Seitenastes ein Theil des unter gewöhnlichen Umständen zur Ursprungszelle eines Blattes werdenden Raumes der Scheitelzelle zur Bildung der Anfangszelle des Astes verwendet wird. Es wäre möglich, dass die Anlegung des Astes früher erfolge, als die des mit ihm auf gleicher Höhe, aber in der aufsteigenden Richtung der Grund-Schraubenlinie der Blattstellung stehenden Blattes. Unter dieser Voraussetzung wäre der Vorgang kaum anders denkbar, denn als die Abscheidung einer Zelle zweiten Grades ungewöhnlicher Form mit dreiseitiger Scheitelfläche (der Anfangszelle des Seitenastes), von der vierseitig werdenden Terminalzelle; welcher Theilung dann die der Scheitelzelle durch eine Scheidewand folgen müsste, die einer der kürzeren Seiten der Scheitelfläche parallel und der Kante eingefügt wäre, welche die älteste Seitenwand der Scheitelzelle mit der der Stammachse zugewendeten Seitenfläche der Anfangszelle des Blattes bildet (Bildung der Anfangszelle des mit dem Seitenaste auf gleicher Höhe stehenden Blattes): eine Theilung, welche der Scheitelzelle die dreiseitig pyramidale Form zurückgeben würde.

Die directe Beobachtung hat diese, von vorn herein ziemlich wahrscheinliche Voraussetzung nicht bestätigt. Es gelang mir zu wiederholten Malen, Stammenden zu beobachten, von denen die jüngste Zelle zweiten Grades durch eine, die der Scheitelzelle zugekehrte Seitenwand etwa im ersten Drittheil und die Innenkante der Zelle, welche von der ältesten ihrer Seitenwände und ihrer Unterwand gebildet wird, schneidende Längswand in eine Zelle mit dreiseitiger und eine mit vierseitiger Aussenfläche getheilt war. Die dreiseitig-pyramidale Tochterzelle kehrte eine ihrer Seitenflächen, nicht eine ihrer Kanten, der Scheitelzelle des Stängels zu (Taf. VIII. F. 13). Es ist klar, dass sie von der Zelle zweiten Grades, die unter gewöhnlichen Umständen in ihrer Gesammtheit zur Anfangszelle eines Blattes geworden sein würde, abgeschieden ist, dass jene nicht vor dieser entstanden sein kann. — Dass die dreiseitig-

pyramidale Zelle Anfangszelle eines Seitenastes ist, unterliegt keinem Zweifel. Ihr Stellungsverhältniss zu ihrer vierseitigen Schwesterzelle entspricht dem des Astes zu dem mit ihm auf gleicher Höhe stehenden Blatte. Bei der gewöhnlichen Entwickelung eines Blattes kommt keine Zelltheilung vor, die mit der eben erörterten Aehnlichkeit hätte. Die Anfangszelle eines Seitenastes ist also bei Sphagnum die Tochterzelle der Anfangszelle eines Blattes, nicht eine unmittelbare Tochterzelle der Scheitelzelle des Stammes.

Es scheint in diesem Satze ein Beweis gegen die von Pringsheim ausgesprochene Ansicht zu liegen, dass alle normale Verzweigung auf der Gabelung der Stammspitze oberhalb des jüngsten Blattes beruhe; — eine Ansicht, welche ich vollständig theile. Um ausführen zu können, weshalb ich diese Ansicht, auch der eben erwähnten Beobachtung ungeachtet, noch jetzt für vollberechtigt halte, muss ich einer Reihe von Erfahrungen erwähnen, welche für die Lehre von der Zellenfolge beim Aufbau pflanzlicher Organe einen neuen Gesichtspunkt öffnet, und deren Berücksichtigung die Behandlung dieses bisher unleugbar etwas trocken erscheinenden Gegenstandes erquicklicher machen dürfte. — Es ist für mich ein Erfahrungssatz von allgemein durchgreifender Gültigkeit geworden, dass der Theilung jeder Zelle eines im Knospenzustand befindlichen Organes ein Wachsthum dieser Zelle vorausgeht. Keine Zelle theilt sich, ohne vorher an Grösse — wenn auch nur mässig — zugenommen zu haben. Das Wachsthum keiner Zelle nach einer bestimmten Richtung hin überschreitet eine gewisse, meist sehr eng bemessene Gränze, ohne dass eine Scheidewandbildung in der Zelle erfolgte. Die Stellung der neu entstehenden Scheidewand ist durch das vorausgegangene Wachsthum der Zelle genau bestimmt: die theilende Wand steht ausnahmslos senkrecht zur Richtung des stärksten vorausgegangenen Wachsthums der Zelle. Wohlgemerkt, nicht senkrecht zum grössten Durchmesser der Zelle, der mit der Richtung des stärksten Wachsthums nicht zusammenzufallen braucht, und in sehr vielen Fällen in der That auch nicht mit ihr zusammen fällt. — Das Wachthum der einzelnen Zellen eines im jüngsten Knospenzustande befindlichen Organs ist aber dem Gesammtwachsthum des Organs untergeordnet. Die nach Erreichung oder Erweiterung bestimmter Formen hinstrebende Massenzunahme des Organs kann nicht aufgefasst werden als die Summe der den einzelnen Zellen innewohnenden individuellen Bildungstriebe, sondern es muss angenommen werden, dass Grössen-

zunahme und Formänderungen der einzelnen Zellen nur in dem Maasse erfolgen, welches die allgemeine Wachsthumsrichtung des Organs den einzelnen Zellen giebt*). — Die Anordnung der Zellen eines im Knospenzustande befindlichen Organs erscheint bei dieser Anschauung als ein secundäres Phänomen, als bedingt durch die Orte intensivsten Wachsthums. Ein Stengelende wird dann deutlich eine einzige Scheitelzelle erkennen lassen, wenn die Massenzunahme des Scheitelpunktes rascher ist, als die seiner nächsten Umgebung. Eine Zunahme der Masse, in der Ebene parallel einem Kreisbogen, im Raume parallel der Fläche eines Sphäroïds, wird eine fächerartig-strahlige Anordnung der Zellen zur Folge haben u. s. f. Wenden wir das Gesagte auf das Verhältniss der Anfangszelle eines Seitenzweiges von Sphagnum zur Anfangszelle des mit ihm gleich hoch stehenden Blattes an, so ergiebt sich zunächst, dass es als eine Zufälligkeit angesehen werden kann, dass jede Zelle zweiten Grades einem Blatte Ursprung giebt. Die Blattbildung könnte auch unterbleiben, wie sie in Fällen ganz ähnlicher Stängelentwickelung in der That unterbleibt (bei Jungermannia bicuspidata z. B. normal durch der Nichtentwickelung von Unterblättern, ausnahmsweise durch das Unterbleiben aller Blattentwickelung an den unterirdischen Sprossen). Nicht durch die Abtrennung der Zelle zweiten Grades des Stammes von der Scheitelzelle wird das Blatt angelegt, sondern schon durch die Wölbung eines Theils der freien Aussenwand dieser Zelle nach aussen; durch ein örtliches Wachsthum der Zelle, welchem deren Theilung durch eine zur Richtung des Wachsthums senkrechte Wand auf dem Fusse folgt. Jener Ausbauchung eines Theils der freien Aussenwand der Zelle geht aber die Entstehung der Scheidewand voraus, welche die Anfangszelle des Seitenastes von ihr abtrennt. Man darf folgerecht annehmen, dass diese Scheidewandbildung einem örtlichen Wachsthum der Zelle an der zur Zweigentwickelung bestimmten Stelle nachfolgt. Die Anlegung des Zweiges folgt also auch hier nicht der des gleich hohen Blattes, sondern sie geht ihr um einen Schritt voraus. Nur gegen das Wachsthum der als Haupttrieb sich darstellenden anderen Gabelung des Stängelendes

---

*) Thatsachen, welche zu dieser Schlussfolgerung nöthigen, habe ich in früheren Veröffentlichungen mehrfach beigebracht: u. A. Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. (Isoetes); ebendas. V. (1857) 642 (Endknospe des Stammes von Farrnkräutern).

steht der zum Ast werdende Gabelzweig von Anfang an aufs Entschiedenste zurück; schon bei dem Auftreten seiner Anfangszelle erscheint er völlig zur Seite gedrängt.

Die meisten Seitenäste verästeln sich bald nach ihrer Bildung weiter. Von dem anatomischen Baue der Ursprungsstellen ausgebildeter Zweige rückwärts schliessend, fasst P. W. Schimper*) dieses Verhältniss so auf, dass der Ast noch vor der Anlegung von Blättern eine Anzahl von Seitenzweigen entwickele, und erklärt die von mir als Blätter gedeuteten schuppenförmigen Anhängsel junger Astknospen für Anlagen von Seitenzweigen. — Fortgesetzte Untersuchungen haben mir keine einzige Erscheinung dargeboten, welche für die Richtigkeit dieser Ansicht Schimper's spräche. Ich fand ausnahmslos, dass die Seitenzweige schon sehr früh und dicht an ihrer Einfügung an den Stengel unzweifelhafte Blätter entwickeln, und sah nie einem Aste unterhalb der Ursprungsstelle des ersten Blattes einen Zweig zweiter Ordnung eingefügt. Die Erscheinung, dass die Theilungsstellen der axilen Zellenstränge verästelter Zweige öfters in die Rinde des völlig entwickelten Hauptsprosses eingeschlossen sind**), ist eine secundäre, beruhend auf dem relativ spät eintretenden Dickenwachsthum der Rinde, welche den Grund der Zweige eng anschliessend umwächst, und die unteren Blätter von ihnen abstreift.

Mit der im Vorstehenden geschilderten Entwickelung des Sphagnumstängels stimmt die aller darauf untersuchten Laubmoosstängel in den wesentlichen Stücken überein. Die Uebereinstimmung ist vollständig bei den Moosen mit schlank kegelförmigem Ende der Achse: Bei allen Hypneen z. B. Climacium dendroïdes, Taf. VIII F. 1., bei Hypnum cupressiforme, alopecurum; bei Barbula, Orthotrichum affine. Die Laubmoose mit sehr stumpfer Endknospe, deren Scheitelgegend zur fast vollkommenen Ebene abgeflacht ist, unterscheiden sich in der Stängelentwickelung von Sphagnum nur dadurch, dass sehr früh, in einer Entfernung von nur zwei Zellschichten von der Scheitelzelle, die von Quertheilungen begleitete bedeutende und letzte Streckung der axilen Zellen des Stengels beginnt; ferner dadurch, dass innerhalb der Knospenregion das Dickenwachsthum des Stengels dessen Längenwachsthum weit überwiegt. Es spricht sich dieses Vorwiegen des Dickenwachsthums

*) a. a. O. p. 30.

**) P. W. Schimper, a. a. O. Taf. IV. F. 4.

in einer stärkeren Vermehrung der Rindenzellen in radialer Richtung aus; die Rinde besteht bei den hierher gehörigen Formen (Catharinea [Taf. VIII. F. 2, 3], Polytrichum, Funaria, Phascum) aus zahlreicheren Zellschichten, als bei Sphagnum und den Hypneen. Auch Laubmoose mit scheinbar zweireihigen Blättern weichen in der Entwickelung ihres Stängels nicht wesentlich von denen mit schraubenliniger Blattstellung ab. Die noch blattlosen, im Boden verborgenen (aus kurzen Zweigen von Vorkeimfäden sich entwickelnden) Anlagen von Sprossen von Schistostega osmundacea und Fissidens taxifolius zeigen gleichseitig-dreieckige Form der Scheitelfläche der Gipfelzelle und eine Anordnung der Zellen zweiten Grades, welche mit der von Sphagnum übereinstimmt. Die nämlichen Verhältnisse erhalten sich bei Schistostega bis zum Ende der kurzen Entwickelungszeit auch der sterilen Sprossen. Man überzeugt sich leicht bei der Beobachtung solcher, deren oberes Ende noch im Knospenzustande sich befindet, dass die jüngsten Blattanlagen eine $\frac{1}{3}$ Stellung haben; dass die zweizeilige Anordnung der entwickelten Blätter eine nur scheinbare, auf einer (durch Lichteinfluss bedingten) Richtungsänderung beruhende ist.

Unter den beblätterten Jungermannien scheinen Gipfelzellen des Stängels von dreiseitig-pyramidaler Form allen den Arten mit dreizeiligen Blättern zuzukommen, also der weit überwiegenden Mehrzahl. Ich beobachtete sie bei Frullania dilatata, Madotheca platyphylla, Calypogeia, Trichomanes, Alicularia scalaris (Taf. VIII, F. 4, 5, 9)*). Bei allen diesen entwickelt jede Zelle zweiten Grades ein Blatt. Aber auch Jungermannien mit zweizeiliger Anordnung der Blätter haben dreiseitig-pyramidale Scheitelzellen der Stängel. So zunächst Plagiochila asplenioides. Hier ist eine der Kanten der Scheitelzelle des Stengels merklich kürzer, als die beiden anderen, und zwar ist dies die der unteren bewurzelten Seite des aufsteigenden Stengels zugewendete. Diejenigen Zellen zweiten Grades, welche durch dieser Wand der Scheitelzelle parallele Theilungswände von ihr abgeschieden werden, entwickeln kein Blatt, dafür aber regelmässig eine Querreihe über das Knospenende hinweg gekrümmter, wenig-zelliger Haare mit langer, schwach-keuliger Endzelle, die zeitig abfallen. Man darf annehmen,

---

*) Die entgegenstehenden Angaben in meinen „Vergleichenden Untersuchungen" beruhen auf der oben (S. 263) besprochenen ungenügenden Untersuchungsmethode.

dass hier eine Längsreihe von Blättern regelmässig fehlschlägt (Taf. VIII. F. 6—8.). Aehnlich verhalten sich kräftige Sprossen der Jungermannia bicuspidata, beblätterte sowohl als blattlose, nur dass hier aus den minder breiten Zellen zweiten Grades, die auch hier eine nach unten gewendete Längsreihe darstellen, die Entwickelung von Haaren vereinzelt, minder beständig stattfindet (Taf. VIII. F. 10., 11.). Auch Radula complanata zeigt dreiseitige Form der Scheitelzelle des Stängels (Taf. VIII. F. 12); ebenso Jungermannia crenulata. In beiden Fällen ist die eine, keiner der beiden Blattreihen zugewendete Fläche der Scheitelzelle besonders schmal. In der Art der Zellvermehrung in radialer Richtung, insbesondere in der geringen Entwickelung der Rinde und der nach deren Sonderung im axilen Strange langgestreckter Zellen noch lange andauernden Vermehrung der Zellen in Richtung der Radien, stimmen die Stängel der Jungermannien genau mit denen von Sphagnum und den Hypneen überein; nicht minder in der Art, wie die Anfangszelle eines Blattes von der ihr Ursprung gebenden Zelle zweiten Grades des Stängelendes abgeschieden wird (Taf. VIII. F. 6.).

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Längsdurchschnitt einer ruhenden Seitenknospe des Climacium dendroïdes, Vergr. 200.

Fig. 2. Theil des sehr zarten (nicht viel über eine Zellschicht dicken), durch zwei der Achse parallelen Schnitte dargestellten Längsdurchschnitts einer Blattknospe der Catharinea undulata, 120fach vergr.; *b*. Blattanlagen, *h*. Haare.

Fig. 3. Endknospe derselben Pflanze, blossgelegt durch einen dicht über dem Scheitelpunkt des Stengels geführten, zur Längsachse senkrechten Schnitt, und vom Stengel abgetrennt durch einen diesem Schnitte parallelen, wenig tiefer geführten Durchschnitt. Bedeutung der Buchstaben wie in voriger Figur, Vergr. 400.

Fig. 4. Stängelende mit vier Blattanlagen der Calypogeia Trichomanes, abgetrennt und von oben gesehen; *o*. Oberblatt, *u*. Unterblatt. Vergr. 400.

Fig. 5. Aehnliches Präparat von Frullania dilatata. Gleiche Vergr.

Fig. 6. Längsdurchschnitt senkrecht auf die Flächen der beiden Längsreihen von Blättern des Stängels der Plagiochila asplenioïdes. Vergr. 300.

Fig. 7. Oberes Ende des zu dem vorigen rechtwinklig geführten Längsdurchschnitts derselben Pflanze. In die Scheitelzelle ist der Verlauf der letztgebildeten Theilungswände in perspectiver Ansicht eingetragen. Gleiche Vergr.

Fig. 8. Endknospe derselben Pflanze, mit den beiden jüngsten Blättern abgetrennt und bei 400facher Vergrösserung von oben gesehen. *b*. Blätter, *h*. Haare.

Fig. 9. Endknospe von Madotheca platyphylla, mit den beiden (bereits tief zweilappigen) jüngsten Oberblättern abgetrennt, und bei 300facher Vergrösserung von oben gesehen. *u.* Anfangszelle eines Unterblattes.

Fig. 10. Spitze eines beblätterten kräftigen Triebes der Jungermannia bicuspidata, abgeschnitten und bei 300facher Vergrösserung von oben gesehen. *b.* Blattanlagen, *h.* ein Haar.

Fig. 11. Spitze eines blattlosen Zweiges derselben Pflanze, an welchem zwei Haarwurzeln; bei gleicher Vergrösserung von oben gesehen.

Fig. 12. Stängelspitze mit den zwei jüngsten Blattanlagen von Radula complanata, abgeschnitten und von oben gesehen. Vergr. 500.

Fig. 13. Stängelspitze von Spagnum cymafolium, an welcher die zweitjüngste Zelle zweiten Grades in die Anfangszelle eines Astes und in die eines Blattes sich getheilt hat, schräg von oben gesehen. Verg. 500.

Zur Geschichte der Entwickelung unserer Kenntniss von der Entstehung der Moosfrucht.

Bereits im Jahre 1833 hatte Valentine die einfache Anfangszelle der Laubmoosfrucht im Innern des Bauchtheils des Archegoniums entdeckt (Transact. Linn. Soc. v. XVII., 1837, p. 465; der Gesellschaft vorgelesen im Mai 1833). Er präparirte jene Zelle völlig frei (l. c. p. 466); erkannte sie auch in Archegonien, deren Scheitel noch geschlossen war; vermisste sie indess bei Bryum roseum, welches in England häufig gesunde Archegonien, aber selten Früchte trägt. Die Entwickelung der Anfangszelle der Frucht schildert er wie folgt: „Bald nach dem Offenwerden des oberen Endes des Stylus wird eine andere Zelle auf der oberen Aussenfläche (at the upper surface) der Zelle gebildet. Beide heften fest aneinander, und können zusammen herauspräparirt werden. Gleich darauf wird eine dritte Zelle gebildet, entweder auf der oberen Aussenfläche der zweiten oder an ihrer Seite; dann erscheint eine vierte, und so fort. Der Grund des Stylus (soll heissen Germen) wächst nicht durch Ausdehnung, sondern durch Hinzukommen neuer Substanz . . . Die spindelförmige Masse im Inneren drückt ihr kegelförmiges Ende tiefer und tiefer in dieses Gewebe, bis es endlich den Zweig selbst erreicht.“ Valentine erkannte ferner, dass die Seta, nach Abtrennung der Kalyptra von der Vaginula, nur an der Spitze noch fortwachse, und schildert richtig die Trennung der äusseren Kapselwand von der inneren durch Bildung eines ringförmigen Intercellularraumes.

Diese Beobachtungen Valentine's sind auf dem Continente merkwürdiger Weise gänzlich unbekannt geblieben bis auf den heutigen Tag. Sie finden sich nicht erwähnt bei Decandolle (Organographie vég. 2. éd: 1844, II., p. 146), Treviranus (Pflanzenphysiol. II., 1838, 467), Meyen (System d. Pflanzenphysiol. III., 1839, 385), Schleiden (Grundzüge, 2. Aufl., 1846, II., 68), P. W. Schimper (Récherches sur les mousses, Strassburg 1848, 67). Auch ich kannte sie nicht, als ich (Botan. Zeit. 1849, 798; Vergleich. Untersuchungen, 1851, 69) meine hier einschlagenden Untersuchungen veröffentlichte. Valentine's Arbeit findet sich auch später nicht erwähnt: Mohl in Wagner's Handbuch der Physiologie IV. (1853) 279; P. W. Schimper, Mém. sur les sphaignes (1857), p. 10; Gottsche, Botan. Zeit. 1858, Anhang 42.

Valentine war übrigens weit entfernt, die Bedeutung seiner Beobachtung zu würdigen. Er bestreitet ausdrücklich Hedwig's Ansichten von der Sexualität der Moose: „Wenn bei den Moosen Geschlechtsorgane gefunden werden sollen, so muss in der Theca darnach gesucht werden (l. c. p. 777). Die Sporen der Moose und aller Zellenpflanzen sind dem Pollen der Gefässpflanze analog.“ Die Darstellung der Entstehung der Keimbläschen in der Centraltralzelle des Archegonium, die der Abhängigkeit der Entwickelung des Keimbläschen vom Eintreten seiner Befruchtung, der Nachweis der Uebereinstimmung des Bildungsganges der beblätterten Moospflanze mit dem des Prothallium der Gefässkryptogamen und des Eiweisskörpers der Coniferen, und des Entwickelungsganges der Moosfrucht mit dem des Embryo der Gefässkryptogamen, der Coniferen und der Phanerogamen — diese Darlegungen sind mein unantastbares, alleiniges Eigenthum.

Ueber die Verzweigung der Farrnkräuter.

Gegen die von Brongniart (Hist. veg. foss. II., 30) ausgesprochene, von mir für eine Anzahl einheimischer Farrn weiter entwickelte (Abh. d. K. Sächs. G. d. Wiss. V. 603) Ansicht, dass der Stamm der Farrn durch Gabelung seines Endes sich verzweige, hat neuerdings Mettenius (im Anschlusse an eine Bemerkung Karsten's [Vegetationsorg. d. Palmen. Berlin 1857, 125]) darzuthun gesucht (Abh. d. K. Sächs. G. d. Wiss. VII., 611), dass ein wesentlicher Unterschied der Verzweigungsweise

der Farrnkräuter und der Gefässkryptogamen überhaupt von derjenigen der Phanerogamen nicht bestehe, insofern die Verzweigung der Farrnkräuter ihre Entstehung der Entwickelung von Seitenknospen verdanke, welche constant und normal in einer bestimmten Beziehung zu den Basen der Blätter stehen. Mettenius geht von einer Reihe von Arten von Trichomanes aus, deren Seitenknospen er als unzweifelhaft blattachselständige bezeichnet. Er findet sodann bei Hymenophyllum Uebergänge zwischen axillären Knospen, und solchen, die auf der vorderen Seite des Blattstiels entspringen. Diesen reiht er die Davallien an, welche Uebergänge von blattachselständigen Knospen zu solchen bieten, die vorn und unten von den Blattachseln entstehen. Hinten und unten von den Insertionen der Blätter findet Mettenius die Knospen von Platycerium alcicorne und vielen Anderen, — soweit von der Insertion des betreffenden Blattes entfernt, dass sie dem nächst älteren gegenüber stehen, unter anderem bei Polypodium vulgare. Als solchen Seitenknospen (in meinem Sinne Gabelzweigen) gleichwerthig fasst Mettenius die an dem Blattstiele selbst sich bildenden Knospen von Pteris aquilina und Aspidium filix mas auf, welche ich als Adventivknospen von den ächten Verzweigungen des Stammes unterscheide, und er wendet die Betrachtung Karsten's, dass bei Dicksonia durch frühzeitige, der Entfaltung des zugehörigen Wedels vorauseilende Entwickelung einer derartigen Knospe das ursprünglich dem Stamme angehörige Blatt von diesem entfernt, und an die, nur scheinbare, dichotome Abzweigung der Hauptachse gerückt werde, auch auf die Verzweigung des Stammes von Pteris aquilina an.

Wenn diese Auffassung es beansprucht, die wesentliche Uebereinstimmung der Verzweigung der Gefässkryptogamen mit der blattwinkelständigen Stellung der Seitenzweige der Phanerogamen nachzuweisen, so ist dem entgegen zu halten, dass diese Uebereinstimmung in ganz anderer Sicherheit besteht, wenn man — wie ich es thue — die von Pringsheim begründete (Botan. Zeit. 1853, 609) und von Irmisch adoptirte (Botan. Zeit. 1855, 61) Ansicht theilt, dass alle normale Verzweigung auf Gabelung des Stängelendes oberhalb des jüngsten Blattes der Knospe beruht; einer Gabelung, nach welcher gewöhnlich der eine Gabelzweig, sich stärker entwickelnd, die Hauptachse fortsetzt, der andere, in der Entwickelung zurückbleibend und seitlich abgedrängt, als Seitenzweig erscheint. Es bedarf kaum der Bemerkung, dass das Vorhandensein

eines bestimmten Ortsverhältnisses zwischen den Zweigen und den Blättern mit dieser Ansicht vollständig vereinbar ist. Es hat dies auch kein Anhänger derselben in Abrede gestellt. Dass bei den Phanerogamen die minder intensiv sich entwickelnde Abzweigung, welche in Folge des Zurückbleibens hinter der anderen als Seitenzweig dieser auftritt, in der Regel der Achsel des nächst unteren Blattes eingefügt erscheint, darf um so mehr als ein Umstand von untergeordneter Wichtigkeit betrachtet werden, als ein ursächlicher Zusammenhang zwischen ihm und den anatomischen Verhältnissen der Blattachsel nirgends nachgewiesen, noch nach dem bis jetzt Bekannten auch nur zu ahnen ist. Nichts ist gewisser, als dass die Anlage eines Seitenzweiges in allen bisher untersuchten Fällen unmittelbar nach Anlegung des sogenannten Tragblattes in das Dasein tritt, und dass das in verticaler Richtung nächst höhere Blatt erst um Vieles später sich bildet. Die grundsätzliche Verschiedenheit der Ansichten besteht dennoch nur in Bezug auf die Frage, ob die dichotomische Verzweigung der Farrnstämme und die Bildung von Knospen auf dem Wedelstiele der Farrn einander gleichartige Vorgänge seien; ob beide in dem nämlichen Verhältnisse zur Hauptachse stehen, wie die axillaren Knospen der Phanerogamen? Die verneinende Antwort wird durch die Beobachtung sofort gegeben. Die hoch am Rücken des Wedelstieles stehenden Adventivknospen von Aspidium filix mas, wie die tiefer eingefügten bei Pteris aquilina und bei Struthiopteris germanica werden erst dann wahrnehmbar, wenn der betreffende Wedel bereits einen weit vorgeschrittenen Grad der Ausbildung erreicht hat, ganz im Gegensatz zu dem Auftreten der blattwinkelständigen Knospen mono- und dikotyledoner Pflanzen und der Gabelzweige derselben Farrnkräuter. Der Unterschied der Gabelzweige und der Adventivknospen tritt auch bei weiterer Entwickelung aufs Deutlichste in dem anatomischen Bau desjenigen Theils hervor, welcher das Verbindungsstück zwischen der primären Achse und dem Ende der Knospe bildet. Bei dem Gabelzweig zeigt dieses Stück den inneren Bau des Stammes, bei der Adventivknospe denjenigen des Blattstiels. Dies gilt ebenso von Pteris aquilina, wie von Aspidium filix mas.

Abweichend von den durch Mettenius gegebenen Definitionen möchte ich Seitenknospen solche nennen, welche oberhalb der Insertion des jüngsten Blattes aus der nackten Stammspitze hervortreten, also durch Gabelung des Stammendes sich bilden, dafern sie, schwächer sich entwickelnd, durch die andere Gabeltheilung

des Stammendes seitwärts abgedrängt werden; Adventivknospen aber solche, welche unterhalb der Einfügung des jüngsten appendiculären Organs zum Vorschein kommen, gleichviel ob an den Aussenflächen oder im Inneren von Geweben. Als Dichotomieen würden dann die Fälle gleichmässiger Ausbildung beider Gabelzweige zu bezeichnen sein. Diese Bezeichnungen thun der Grundanschauung der Lehre von den Auszweigungen, wie Schimper sie begründet hat, keinen Eintrag. Die Thatsache, dass bei den Phanerogamen in der Regel die in der Achsel des nächst unteren Blattes stehende Abzweigung des Stammendes sich schwächer entwickelt, als die andere, berechtigt nach wie vor zu der Annahme, dass die Fälle stärkerer Ausbildung derselben als besondere Arten der Verzweigung zu betrachten seien. — Für den, welcher die häufig vorkommenden Adventivknospen von Aspidium filix mas mit frühen Zuständen der selten auftretenden Gabelungen der Stammspitze der nämlichen Art, oder die häufigen Gabelungen der Stammspitze von Asplenium filix femina mit den nur sehr sparsam erscheinenden Adventivknospen am Grunde der Wedelstiele dieser Pflanze durch eigene Anschauung vergleicht, wird es selbstverständlich sein, dass es hier um zwei ebenso verschiedene Dinge sich handelt, wie es z. B. bei Metzgeria furcata die Gabelzweige des Stammendes und die aus Zellen der Ränder des flachen Stämmchens sich entwickelnden Adventivsprossen sind. Sehr frühe Entwickelungsstufen der Gabeltheilungen von Asplenium filix femina zeigten mir nach Entfernung aller älteren Wedel und Spreublättchen und bei Betrachtung von oben die beiden Achsenenden als gleichgrosse, flach kegelförmige Erhebungen, jede von den Anlagen nur dreier Wedel umstanden; die Blattstellung beider zu einander antidrom (während die der Adventivsprossen des Aspidium filix mas der des Hauptstammes meist, wenn auch nicht immer, homodrom ist), und die Blattstellung an dem einen jener beiden Hügel in die des ungetheilten älteren Theiles der Achse stetig übergehend. Diese Verhältnisse allein entscheiden allerdings noch nicht die Frage. Auch die Herbeiziehung der allerminutiösesten Einzelheiten, der Anordnung der Zellen unmittelbar nach Anlegung der Verzweigung, würde dies nicht zu thun vermögen. Für die Entscheidung der Wahl zwischen zwei Möglichkeiten ist aber das Gesehene für mich völlig ausreichend. Dagegen lässt sich in Bezug auf Pteris aquilina die Unzulässigkeit der Karsten-Metteniu s'schen Betrachtungsweise direct darthun. Ich beob-

achtete Stämme von Pteris aquilina mit nacktem (wedellosen) unverzweigten Ende von beträchtlicher Länge, deren jüngster Gabelast ebenfalls noch keine Anlage eines Wedels erkennen liess. So unter mehreren anderen Fällen bei einer Länge des Endstückes von 8 Zoll und des jüngsten Gabelastes von $2\frac{1}{6}$ Zoll. Dies ist für die Aechtheit der Gabeltheilung völlig beweisend. — Die Voraussetzung Mettenius' würde auch bedingen (bei der Einfügung des ersten Wedels der Nebenachse an der dem Hauptstamme zugewendeten Seite, wie sie Regel ist, wenn auch keine ausnahmslose), dass eine an der hinteren Kante des Wedels eingefügte Knospe durch ihre frühzeitige Entwickelung den Wedel von der Hauptachse hinweg gerückt habe, der er angehörte. Nach dieser hin musste also die Vorderfläche seiner Spreite errichtet sein, oder aber sein Stiel musste eine Torsion von 180° zeigen. Keines von Beiden ist der Fall.

Der Schluss, den ich aus dem anatomischen Baue des wedellosen Stammendes von Pteris aquilina zog*) — dieser Schluss, dem Mettenius den Boden entzogen zu haben glaubt, würde seine Gültigkeit behalten, selbst wenn die von Mettenius meiner Auffassung der Verzweigungsweise von Pteris aquilina entgegengestellte Ansicht durchführbar wäre. Er beruht auf dem durch H. v. Mohl bereits hervorgehobenen (Vermischte Schriften, 111) Verhalten der oberen Gefässbündelenden aller Farrnkräuter, insbesondere derer mit kriechendem Stamme und zweizeiliger Wedelstellung; nur treten die betreffenden Verhältnisse anderwärts nicht so augenfällig hervor. Wie Mohl es ausdrückt: man findet nie, dass an der Austrittsstelle eines Gefässbündels in ein Blatt ein ganzes Gefässbündel sich auswärts biegt, um in das Blatt einzutreten (wie dies bei den Phanerogamen fast allgemein geschieht), sondern die Gefässbündel laufen im Stamme weiter und schicken blos kleine Aeste in die Blätter ab. — Auf dieselbe Eigenthümlichkeit gründet sich auch Unger's Bezeichnung der Gefässkryptogamen als Endsprosser; nicht minder findet sie einen, wenn auch

*) l. c. p. 630: „Auch in den unverästelten, wedellosen Stämmen ist die Gefässbündelvertheilung genau übereinstimmend mit der wedeltragender Stämme. Ein schlagender Beweis dafür, dass die Anordnung der Gefässbündel im Stamme nicht abhängig ist von der Stellung der appendiculären Organe und der Zahl und Form der in sie eintretenden Bündel."

nur unvollständigen, Ausdruck in Nägeli's Bezeichnung der Gefässbündel der unteren Stammhälfte von Polypod. vulgare als stammeigene (Beiträge I., Leipzig 1858, 35).

Ueber die Entwickelung der Sporen von Equisetum.

Ich hatte die Vorgänge, die der Vereinzelung der vier Zellen folgen, in welche die Mutterzelle der Sporen von Equisetum sich theilt — das Auftreten eines lichten Hofes um die kugelige Zelle, die allmälige Umwandlung dieser Hüllschicht in eine bei Benetzung durch Wasser von der kugeligen Zelle sich abhebende Membran — als die Bildung einer neuen Zelle um den primären Zellkern, frei im Centrum der Specialmutterzelle, aufgefasst (Vergleichende Untersuchungen, 99). Dem entgegen hat Sanio gezeigt (Botan. Zeit. 1856, 181; 1857, 659), dass die beiden Membranen innerhalb des Sporangium stets dicht aufeinanderliegen, dass somit eine freie Zellbildung nicht angenommen werden dürfe. Dies ist ganz richtig. Sanio versuchte ferner darzulegen, dass von einer centripetalen (von der Innenwand nach Innen vorspringenden) schraubenlinigen Verdickung der äusseren Zellhaut, welche deren Spaltung in die Elateren vorausgehe, nicht die Rede sein könne. Die dafür beigebrachten Gründe sind indess nicht beweisend. Da in der Entwickelung der Schafthalmsporen noch einige, für die Lehre von der Zellhaut nicht unwichtige Erscheinungen vorkommen, will ich auf den Gegenstand hier nochmals ausführlicher eingehen. Da Sanio die gegen meine Darstellung der Theilung der Mutterzelle früher erhobenen Einwendungen (l. c. 1856, 170) später selbst berichtigt hat (l. c. 1857, 658), so will ich in Bezug auf die, der Trennung der vier Spezialmutterzellen von einander vorausgehenden Zustände nur erwähnen, dass Sanio's Beobachtungen von Zuständen in ihrer weiteren Entwickelung abnorm sich verhaltender Mutterzellen des Equisetum hiemale, welche er als Theilung des primären Zellkerns durch Abschnürung deutete (l. c. 1857, 667), in der normalen Entwickelung keine Analogie finden. Der ursprünglich sehr deutliche kugelige primäre Zellkern der Mutterzelle zeigt undeutlichere Umrisse, je spätere Zustände von Eq. limosum man untersucht. Zu einem Zeitpunkte, welcher dem Auftreten der zwei secundären, abgeplattet ellipsoidischen Zellkerne unmittelbar vorausgeht, gerinnt, bei irgend längerer

Einwirkung von Wasser, die Inhaltsflüssigkeit des Centrums der Mutterzelle zu mehreren Klumpen ohne bestimmte Form. Hier kann also ebensowenig ein Zweifel über die vollkommene Auflösung des primären Kerns vor Bildung der secundären obwalten, als in dem vorlängst von mir für die Bildung des Pollens von Monocotyledonen festgestellten Falle (Botan. Zeit. 1848, 428).

Wird die Specialmutterzelle, bald nach ihrer Trennung von den drei Schwesterzellen, in der Inhaltsflüssigkeit des Sporangium untersucht, so erscheint ihre zarte Membran, auch bei Anwendung der besten optischen Hülfsmittel, vollkommen homogen. Aber auf nur wenig weiter vorgerückten Entwickelungszuständen, in den unteren Sporangien eines Fruchtstandes, dessen oberste Sporangien die oben erwähnte Beschaffenheit der in ihnen enthaltenen Specialmutterzellen zeigen, erweiset sich unter gleichen Umständen die Haut der Zellen aus zwei Schichten zusammengesetzt: einer dichteren, das Licht stärker brechenden inneren und einer äusseren, minder dichten. Diese übertrifft jene an Dicke um etwa das Doppelte. Der Durchmesser jener ist 0,337, der dieser 0,672 MMM. — Bei Zusatz absoluten Alkohols zieht sich die lockere äussere Schicht zusammen, so dass sie kaum noch von der inneren unterschieden werden kann. Gleichzeitig contrahirt sich der Zelleninhalt bald zu einer wohlgerundeten Kugel, bald zu einem unregelmässig gestalteten Körper.

Wird dem frischen Präparate Wasser zugesetzt, so schwellt die äussere lockere Schicht beträchtlich auf, so dass sie die unverändert bleibende innere als dicke Hülle aus fast flüssiger Gallerte umgiebt. Bei längerer Einwirkung des Wassers vertheilt sich die Gallertschicht in demselben vollständig. — Die Einwirkung von Alkohol auf die frische Zelle vermindert dies Aufquellungsvermögen beträchtlich. Nach Behandlung mit Alkohol und darauf folgendem Aussüssen des Präparats mit destillirtem Wasser schwellt die äussere Schicht nur bis zu einem bestimmten Maasse auf, etwa um das Dreifache. Wird jetzt das Präparat gequetscht, so wird die aufgequollene Schicht breit gedrückt. Man erkennt dann deutlich, dass sie in ihrer ganzen Masse aus gleichartiger, glasheller, gallertähnlicher Substanz besteht, und dass das körnige Aussehen ihrer Aussenfläche von anhaftenden Körperchen herrührt. Längere Einwirkung absoluten Alcohols raubt häufig der äusseren Schicht das Aufquellungsvermögen ganz und gar.

Chlorzinkjod dem frischen Präparate zugesetzt, färbt die auf-

quellende Schicht in ihrer ganzen Masse blassblau, die innere Schicht gelb. Bei den in Alcohol liegenden Zellen wird die äussere Schicht der Haut durch Chlorzinkjod blassgelb, die innere braun gefärbt. Zusatz von Wasser ruft dann in der äusseren Schicht die blaue Färbung hervor. Kupferoxydammoniak zum frischen Präparat gebracht, schwellt die äussere Schicht nur wenig auf, und erhärtet sie, so dass Quetschung sie nicht breit drückt. Schwefelsäure löst die äussere Schicht sofort auf, die innere widersteht ihrer Einwirkung, und nimmt dabei braune Färbung an. — Der Durchmesser der Zelle ist auf dieser Entwickelungsstufe 20,24 bis 23,6 M.M.M. Von einer dritten innersten Membran ist auch dann keine Spur wahrzunehmen, wenn die in Alkohol liegende Zelle gesprengt wird.

Eine dritte Hülle des Inhalts kommt aber bald darauf zum Vorschein, wenn die Zelle einen Durchmesser von 30,3 bis 37 M.M.M. erreicht hat. Eine solche Zelle, in wässerigen Alkohol gelegt, zeigt drei doppelt contourirte, beiderseits scharf begränzte, von einander völlig getrennte Membranen. Jede der drei ineinander geschachtelten kugeligen Blasen liegt zur nächst äusseren exentrisch. Werden die Zellen frisch in absoluten Alcohol gelegt und dann mit Wasser ausgesüsst, so quellen alle drei Membranen auf, aber in verschiedenem Maasse: die äussere am stärksten, die mittlere minder stark, die innere am schwächsten; der Inhalt schwellt dabei mit auf. Er bleibt unter allen Umständen der innersten Membran dicht angeschmiegt; er lässt sich nicht zu stärkerer Zusammenziehung bringen, als diese. Bei einer Zelle z. B., deren Durchmesser in Alkohol 30,2 M.M.M. betrug, maass nach Behandlung mit Wasser der Durchmesser

der inneren Membran 32 M.M.M.,
der der mittleren . . 37,04 „
der der äussersten . 63,84 „

Chlorzinkjod bläut auf dieser Entwickelungsstufe alle drei Membranen; die mittelste am frühesten und intensivsten, die innerste nur sehr schwach. Werden in Alkohol gelegte solche Zellen durch Quetschung gesprengt, so trennen sich die bis dahin dicht aneinander liegenden Häute von einander, indem die mittlere auf einen kleineren Raum sich zusammenzieht, als die äusserste, und die innerste noch viel stärker sich contrahirt, als die mittlere. Beide bleiben auch nach der Sprengung und der Verminderung des Umfanges straffe, kugelige Blasen, und zeigen jetzt eine grössere Dicke

der Wand als zuvor. Bei Behandlung der frisch aus dem Sporangium genommenen Zelle mit Wasser quellen die äussere und die mittlere Membran öfters ziemlich gleichmässig auf, und heben sich, dicht aneinander geschmiegt von der innersten ab. Durch Quetschung der Zelle sind die aufgequollenen Häute leicht von einander trennbar. Sie zeigen nach dem Aufquellen eine kaum merkliche Zunahme der Dicke. Von dem Verlaufe der schraubenlinigen Bänder, in welche bald nachher die äussere Membran zu zerfallen bestimmt ist, lässt sich zu dieser Zeit noch keine Spur wahrnehmen.

In solchen Sporangien aber, in denen einzelne Zellen in der äussersten Membran Spuren der Elaterenentwickelung zeigen, andere nicht, bleibt das Aufquellungsvermögen der mittleren Membran weit hinter dem der äussersten zurück. Schon in der Flüssigkeit des Sporangium steht (bei Equis. limosum) die äussere Membran von der mittleren eine nicht unbeträchtliche Strecke ab. Bei Behandlung mit Alkohol ziehen die mittlere und die innerste Membran von der äusseren sich weit zurück, indem beide dicht aneinander und an den Zelleninhalt angeschmiegt bleiben. Bei nachherigem Wasserzusatz bleibt die innerste Membran dem Zelleninhalt auch jetzt noch auf allen Punkten anliegen, die mittlere hebt sich etwas von ihr ab (häufig indem sie in unregelmässiger Weise sich faltet); die äusserste entfernt sich weit von der mittelsten. Bei diesem Aufquellen der äussersten Membran wird es deutlich, dass spaltenförmige verdünnte Stellen in Richtung zweier unter sich paralleler, links gewundener Schraubenlinien in ihr verlaufen. Im Profil (im optischen Längsdurchschnitt der Zelle) sehe ich die dickeren Stellen der Membran, bei Anwendung der besten Instrumente, von den verdünnten aus nach Innen vorspringen; nicht nach aussen*). Chlorzinkjod färbt an dem in Wasser liegenden Präparate die äussere, in der Umbildung zu den Elateren begriffene Membran blassblau, die mittlere intensiver blau.

In wenig weiter entwickelten Sporangien sind die dünnen Stellen der äussersten Membran verschwunden; die zarte Haut,

---

*) Wie Sanio angiebt, Botan. Zeit. 1857, 661. Die Richtigkeit meiner Abbildung, vergl. Unters. Taf. XX. F. 18, erhalte ich aufrecht; abgesehen von dem Umstande, dass in dieser Zeichnung die dünnen Stellen dieser Membran unverhältnissmässig dick ausgefallen sind.

welche die Wandungen der Elateren verband, ist nicht mehr vorhanden. Frisch in Chlorzinkjodlösung gebracht, werden die Elateren graublau, mit Ausnahme einer dünnen äussersten Schicht, welche gelbliche Färbung annimmt. Auf Zusatz von vielem Wasser wird die Färbung der Hauptmasse der Elateren reiner blau. Eine von der früheren sehr abweichende Reaction auf Jod zeigt von jetzt, von der Trennung der Elaterenbänder an, die mittlere Membran; sie bleibt unter allen Umständen gelb, in Chlorzinkjod sowohl, wie bei der Behandlung mit Jod und Schwefelsäure. Kupferoxydammoniak greift die, vor Kurzem zu den Elateren zerspaltene äusserste Membran rasch an, und löst sie unter schwachem Aufblähen allmälig. Die nächst innere Membran schwellt unter der Einwirkung derselben Flüssigkeit zu einer weiten Blase an, ohne an Dicke merklich einzubüssen. Ihre Substanz ist dann erweicht; durch Rollen unter dem Deckglase wird sie leicht runzelig. Die dritte Membran liegt dem Inhalt straff und prall an; bei längerer Einwirkung des Kupferoxydamoniak nimmt sie gelbliche Farbe an, bleibt aber sonst unverändert.

Wenig später, während die Elateren an Breite und Dicke stetig zunehmen*), wird die Anlegung einer letzten, innersten Membran der Spore bemerklich. Wird eine junge, aus den umwickelnden Elateren befreite Spore dieses Entwickelungszustandes in Alkohol gelegt und dann dem Präparate Wasser zugesetzt, so hebt von der dritten Membran und dem durch sie eng anliegend umschlossenen Sporeninhalte die den Elateren nächste Membran sich ab; sprengt man jetzt die Spore durch Quetschung, so bleibt die den Elateren nächste Membran faltig liegen, ohne ihr Volumen zu ändern. Die ihr nächstinnere bleibt wie früher nach dem Bersten straff, indem sie auf einen viel kleineren Raum sich zusammenzieht und nun beträchtlich dicker erscheint, als vorher. Sie stand also unter starkem Drucke des aufquellenden Zelleninhalts, und besitzt einen hohen Grad von Elasticität. Sie trägt jetzt auf ihrer früher glatten Aussenfläche dicht gestellte kleine Hervorragungen, welche ihr ein fein gekörneltes Aussehen verleihen. Ihrer Innenfläche ist eine ziemlich dicke Schicht halbflüs-

---

*) Ein Umstand, den Sanio (Botan. Zeit. 1857, p. 664) mit Recht als einen Beweis für das Wachsthum der Zellhaut nach allen Richtungen durch Intussusception hervorhebt.

siger, glasheller Substanz aufgelagert, welche durch starke Pressung zum Theil aus dem Risse der geborstenen Membran hervorgetrieben werden kann. — Bei Behandlung der frisch aus dem Sporangium genommenen Sporen solcher Entwickelung mit Aetzkalilauge quellen die Elateren stark auf; die ihnen nächst innere Membran schwellt zu einer Blase an, gewöhnlich Falten werfend. Die dritte feingekörnelte färbt sich brauner, bleibt aber im Uebrigen unverändert. Die vierte, noch weiche, zieht sich, den Inhalt umschliessend, zusammen, erscheint aber mit doppelter Contour*). Der peripherische Theil des Sporeninhalts nimmt dabei eine (bei Weitem nicht bis zum Centrum der Zelle sich erstreckende) rothe Färbung an, was auf Anwesenheit von Gerbstoff schliessen lässt**). Bisweilen, bei Sporen, die aus demselben Sporangium genommen sind, wie die eben erwähnten, quillt die innerste Schicht bei der Behandlung mit Aetzkali auf, bleibt der gekörnelten Schicht anliegen, und dann lässt diese durch Rollen unter dem Deckglase von der innersten sich abstreifen, welche nun als geschlossene, den Zellinhalt umhüllende Blase erscheint. — Schwefelsäure zerstört augenblicklich die Elateren solcher Sporen; die nächstinnere Haut dehnt sich dabei zur weiten Blase aus, widersteht aber der Säure; ebenso die dritte, körnige, welche sich bräunlich färbt. Die vierte, innere, quillt zu Gallerte auf, welche nach Sprengung der Zelle unverzüglich in der umgebenden Flüssigkeit sich vertheilt.

Nach dem Aufreissen der reifen Sporangien strecken sich, wie bekannt, die Elateren beim Austrocknen gerade, indem sie mit ihrer Mittelgegend an der Spore kleben bleiben; bei Befeuchtung rollen sie sich schraubenlinig wieder zusammen, die Spore ganz in der früheren Weise wieder bedeckend. Man überzeugt sich leicht an isolirten Windungsstücken von Elateren, dass die Einrollung bei Befeuchtung von keiner Verkürzung der concav werdenden Seite begleitet ist; es geht daraus hervor, dass die Geradestreckung auf einer relativ grösseren Verkürzung der äusseren Schichten des Elaterenbandes beruht; einer Verkürzung, die bei Wiederbefeuchtung vollkommen wieder ausgeglichen wird. — Bei

*) Sanio, l. c. 665, der aus ihrer Contractilität den Schluss zieht, sie sei ein Primordialschlauch.

**) Sachs, Sitzungsber. d. Wiener Akad. XXXVI (1859) p. 21. Dass die rothe Färbung nur den Zelleninhalt betreffe, hat bereits Sanio bemerkt (Botan. Zeit. 1857, 666).

Behandlung der reifen, trockenen Spore mit rauchender Schwefelsäure werden die Elateren rasch eingerollt und fast augenblicklich vollständig aufgelöst. Wasserhaltige Schwefelsäure rollt ebenfalls die Elateren ein, zerstört aber bei einer gewissen Concentration nur die inneren Schichten derselben. Die dünne äusserste Schicht, welche mit Chlorzinkjod während der Bläuung der inneren Schicht sich gelb färbte (Pringsheim's Cuticula der Elateren*), bleibt unverändert als schlaffes Band zurück. Die zweite, jetzt äussere Membran der Spore wird durch die Einwirkung von Schwefelsäure, concentrirter sowohl wie verdünnter, ausgedehnt und von der mittleren abgehoben. Die innerste Sporenhaut wird durch concentrirte Schwefelsäure stark aufgeschwellt, so dass sie bald beide äussere Membranen sprengt, und mit dem Sporeninhalt als Gallertkugel austritt. Die beiden äusseren Häute werden auch von rauchender Schwefelsäure, selbst bei 10tägigem Verweilen in derselben und bei Erhitzung, nicht angegriffen. Die äussere bleibt zu Anfang glashell, und erhält nur später eine Spur einer rauchgrauen Färbung und eine granulirte Beschaffenheit der Aussenfläche. Die innere, deutlich feinkörnig, färbt sich tief braun. Nach Sprengung der Spore rücken wieder alle ihre Membranen auf einen weit kleineren Raum zusammen, so dass der Durchmesser nur etwa die Hälfte des vorherigen beträgt. Wurde die Sprengung der Spore durch Behandlung mit Schwefelsäure bewirkt, so erscheint die Zusammenziehung der mittleren Haut, somit die Elasticität, auf welcher diese Contraction beruht, gar nicht beeinträchtigt; die der äusseren nur wenig.

Nach Quetschung der frischen, völlig reifen, verstäubten Spore ist die innerste, dem Inhalte unmittelbar angränzende (vierte) Membran derselben nur nach aussen hin scharf begränzt; nach innen zu geht sie allmälig in eine Schicht halbfester Gallerte über. Zu einer beiderseits glatten festen Haut wird sie erst während der Keimung. Die Ausdehnung, welche Zelleninhalt und innerste Sporenhaut bei der Aussaat auf feuchten Boden oder in Wasser beginnen, sprengt sehr bald die äusserste der drei Sporenhäute; später die mittlere; beide werden abgestreift. Auch nach dem Freiwerden der innersten Sporenhaut, ja selbst noch einige Zeit nach der Theilung derselben in zwei Zellen haftet ihrer Innenwand jener mit Aetzkali sich roth färbende Stoff als eine zusammenhän-

*) Botan. Zeit. 1853, p. 244.

gende Schicht sehr kleiner Körnchen an, welche bei Quetschung von der Zellhaut sich ablöst.

Dieser Entwickelungsgang der Equisetensporen ist in zwei Beziehungen von allgemeinerem Interesse. Es zeigen sich in ihm in schärfst ausgeprägter Weise neben einander zwei Arten des Wachsthums der Sporenhaut in die Dicke: die durch Apposition (Entstehung der dritten und vierten Membran, welche deutlich als den Innenflächen der zuvor vorhandenen Häute aufgelagerte, allmälig erhärtende Schichten von halbfestem Stoffe auftreten), und das durch Intussusception (centripetales Wachsthum der Elateren nach ihrer Spaltung; centrifugales Wachsthum der zweiten und dritten Haut während und nach Anlegung der vierten, in dem Körnigwerden der Aussenflächen jener beiden Membranen hervortretend). Wichtiger ist indess der zweite Punkt: die bedeutenden Modificationen der physikalischen Eigenschaften und der chemischen Reactionen, welche jede der vier Häute der Spore während des Entwickelungsprocesses erfährt. Jede von ihnen zeigt zu einer bestimmten Periode ihres Daseins das gewöhnlich für charakteristisch genommene Verhalten des Zellhautstoffes zu Jod und zu Schwefelsäure; aber keine während des frühesten Entwickelungszustandes, und keine dauernd. Die erste Membran (die Elateren) und die vierte (diese gleich nach Beginn der Keimung) nehmen im Verlaufe der Entwickelung in ihrer äussersten Schicht den Character einer Cuticula an; die zweite und die dritte erhalten durch und durch die Beschaffenheit einer solchen. Die drei äusseren Membranen besitzen in der Jugend ein ungleich grösseres Aufquellungsvermögen, als später; und während dieses Aufquellungsvermögens entbehrte die zweite und dritte Membran nicht eines hohen Grades von Elasticität, die mit Sinken des Aufquellungsvermögens gleichfalls sinkt, wenn auch nur vorübergehend.

Dass die zu den Elateren sich umbildende äusserste Membran der Spore als deren Spezialmutterzelle zu betrachten ist, kann nach Sanio's interessanter Beobachtung der abnormen Bildung von Elateren aus den Häuten von Mutterzellen, in denen die Theilung in vier Tochterzellen unterblieb*), noch weniger einem Zweifel unterliegen, als früher. Die Equiseten zeigen somit das seltene Beispiel des langen Bestehens der Specialmutterzellhäute, ein Fall, der bei Phanerogamen nur bei den Pollen von Maranta

*) l. c. 1857, p. 667.

zebrina mir bekannt geworden ist. Bei der Umbildung der Specialmutterzellhäute zu den Elateren scheint eine Translocirung der Membranensubstanz stattzufinden. In schraubenliniger Richtung verlaufende streifenförmige Stellen der Haut werden dünner und verschwinden (zerreissen) endlich, während andere, diesen Stellen parallele Streifen an Dicke zunehmen. Die Differenzirung der Haut in Richtung der Fläche zu Streifen verschiedenen Verhaltens lässt sich vergleichen mit ihrer Differenzirung in Richtung der Dicke zu zwei Schichten von verschiedenen Eigenschaften.

Ueber das Dickenwachsthum des Knospenendes von Selaginella.

Neuere Beobachtungen haben mir gezeigt, dass auch bei Selaginella, wie bei Equisetum, das Auftreten der Längsachse des Stängelendes und der Chorden der gewölbten freien Aussenwände der Zellen dicht unter der Knospenspitze paralleler Wände nicht schon nach der ersten Längstheilung der Zellen zweiten Grades durch zur Stängelachse radiale Längswände erfolgt. — Die Zelle zweiten Grades, welche von der den Gipfel der Knospe einnehmenden Zelle ersten Grades durch Auftreten einer den Seitenflächen dieser keilförmigen Zelle parallelen Schrägwand abgeschieden wurde, theilt sich, wie ich bereits angegeben (vergl. Unters. p. 112), durch eine gegen eine der breiten Seiten des Stängels geneigte Wand in zwei ungleiche Hälften. Jede derselben wird durch eine Längswand, welche gegen die letztentstandene Wand concav ist, und die Gränzwand der aus Vermehrung der nächstjüngeren Zelle zweiten Grades hervorgegangene Nachbarzelle schneidet, in eine der schmalen und eine der breiten Seite des Stängels zugewendete Zelle getheilt. Die erstere ist ein vierseitiges, die zweite ein dreiseitiges Prisma mit gekrümmten Seitenflächen: jene, die vierseitige Tochterzelle, theilt sich darauf durch eine der Längsachse des Stängels parallele Wand in eine innere und äussere Zelle. In der äusseren Zelle tritt eine die Aussenfläche schneidende Längswand auf. So kommt die Anordnung der Zellen des Stängelendes in vier axile, und einen Kranz von zwölf peripherischen Zellen zu Stande, welche man auf Querschnitten dicht unter dem Knospenende bemerkt. In dieser Reihenfolge der Theilungen tritt die oben (S. 273) ausgesprochene Regel hervor, dass die

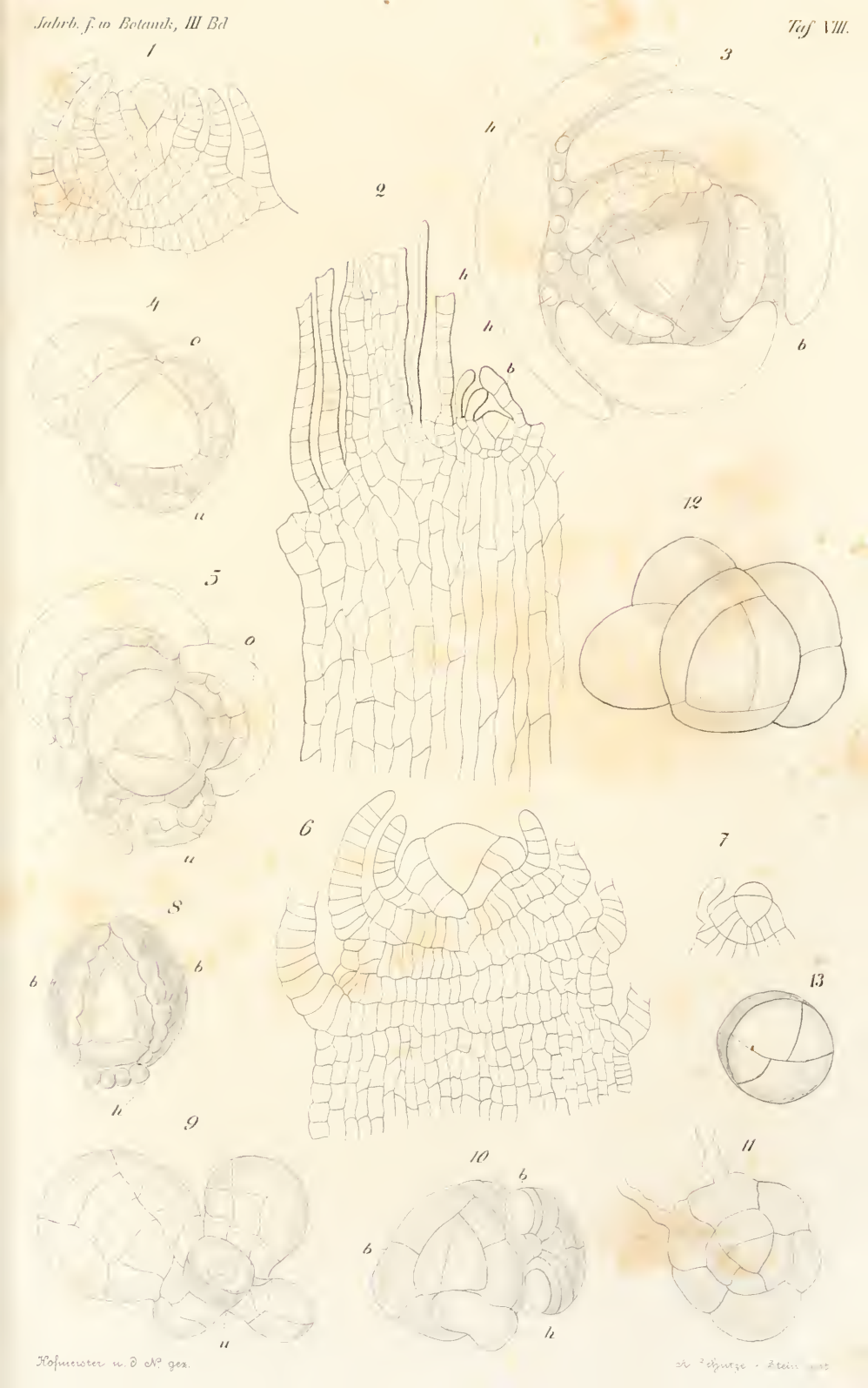
Theilungswände in Vermehrung begriffener Zellen im Knospenzustande befindlicher Organe senkrecht zur Richtung des stärksten vorausgegangenen Wachsthums der Zellen stehen. Bei Zunahme des Umfanges eines Stängels wächst die Sehne der Aussenwand eines Quadranten desselben, verglichen mit den Radien des Stängels, im Verhältniss der Hypothenuse eines rechtwinkligen Dreiecks zu dessen Katheten.

Bei Herannahen der Gabelung des Stängelendes treten zu den Theilungen der Scheitelzelle durch gegen die schmalen Seiten des Stängels wechselnd gewendete Wände auch Theilungen durch Wände hinzu, welche gegen die breiten Seiten des Stängels wechselnd geneigt sind. Die Scheitelfläche der Endzelle erhält dadurch parallelogrammatische Gestalt. Soweit die Beobachtungen reichen, folgen die Theilungen der Scheitelzelle nach den vier verschiedenen Richtungen einander in links umläufiger Schraubenlinie. Es tritt diese zweite Form von Theilungen bei Selaginella hortensis Mett. sehr früh ein, schon bei Anlegung des vierten Blattpaares eines Spross-Abschnittes, bei Selaginella Galeottii und Martensii um Vieles später, wie denn überhaupt bei Selaginella hortensis die Gabelung der Stängelspitze sehr früh angelegt wird.

Ueber die morphologische Deutung des Sporangiums von Selaginella.

Es geht aus der Entwickelungsgeschichte dieses Organs unzweifelhaft hervor, dass dasselbe nur dann, nach dem Vorgange H. v. Mohl's (Verm. Schr. 106), als umgewandelter Theil seines Tragblattes angesehen werden kann, wenn die Gruppe von Zellen, welche dicht über der Einfügung des Nebenblattes oberhalb des Scheitelpunktes des Winkels zwischen diesem und dem Stängel sich befindet, als noch zum Blatte und nicht zum Stängel gehörig betrachtet wird. Diese Anschauung ist zwar mit den beobachteten jüngsten Zuständen von Blatt und Sporangium nur schwierig zu vereinbaren. Die aus nur sehr wenigen Zellen bestehende junge Anlage der Frucht steht überall auf der dem Blatte zugewendeten Aussenfläche des Stängelendes, selbst bei solchen Arten wie Selaginella spinulosa, deren Sporangien schon nach geringer Fortentwickelung so weit an der oberen Fläche des nächst unteren Blattes hinaufgerückt sind, dass sie als ein Theil desselben erschei-

nen. — Es walten bei den Gefässkryptogamen ähnliche Schwierigkeiten einer gleichartigen Durchführung der Anschauung des Verhältnisses des Sporangium zum Blatte ob, wie sie bei dem Verhältnisse der Placenten und Ovula der Phanerogamen zu den Carpellen uns entgegen treten. Aber eben um dieses Umstandes willen möchte ich meinen früheren Anschluss (vergl. Unters. p. 119) an die Deutung Bischoff's, welcher das Sporangium der Selaginellen und Lycopodeen für eine metamorphosirte Axillarknospe erklärte, nicht aufrecht erhalten, und der Ansicht Mohl's mich zuwenden, für welche auch das Verhältniss des Sporangium von Isoëtes zum Blatte und Spreu- oder Nebenblatte einen gewichtigen Wahrscheinlichkeitsgrund hinstellt.



Hofmeister u. d. N. gez.

A. Schnütze · Stein. lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1863

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Hofmeister Wilhelm

Artikel/Article: Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwickelung höherer Kryptogamen 259-293