

Ueber Anlage und Wachsthum der Wurzeln von *Lycopodium* und *Isoëtes*.

Von

Hellmuth Bruchmann.

(Hierzu Tafel **XXII—XXIV.**)

Die Lycopodiaceen sind durch ihre Stellung im System, als oberste Gruppe der Kryptogamen, die den Anschluss an die Phanerogamen zu vermitteln scheint, von besonderer Bedeutung für den wissenschaftlichen Forscher geworden. Ihre Erkenntniss ist aber mit nicht geringen Schwierigkeiten verbunden, schon in Folge der wenigen gemeinsamen Charaktere, welche diese Gruppe aufzuweisen hat.

Die Dichotomie, oder doch eine auf Dichotomie zurückführbare Verzweigungsart scheint nur noch das durchgreifendste Merkmal zu sein und hat SACHS sogar in der vierten Auflage seines Lehrbuches bewogen, den alten Namen dieser Familie mit dem der „Dichotomen“ zu vertauschen. Die übrigen Verschiedenheiten inzwischen der jetzt lebenden Repräsentanten dieser Dichotomen dürften leicht verständlich sein, wenn wir bedenken, dass sie nur die Ueberreste einer Pflanzenfamilie sind, die bereits im paläolithischen Zeitalter ihre Glanzperiode durchlebte.

In nachstehender Arbeit soll ein kleiner Beitrag zur näheren Kenntniss der recenten Lycopodiaceen gegeben werden und zwar beziehen sich die Untersuchungen namentlich auf die durch die Entwicklungsgeschichte, wie ich hoffe, nunmehr klargelegten Wachstumsverhältnisse der Wurzeln von *Lycopodium* und *Isoëtes*.

Zu dieser Arbeit wurde ich durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. E. STRASBURGER angeregt und dann freundlichst unterstützt, wofür ich ihm meinen ergebensten Dank ausspreche.

Literatur.

Die Arbeiten über die hier in Betracht kommenden Gegenstände sind wenig zahlreich; in Folgendem führe ich in gedrängter Uebersicht das Wichtigste derselben an.

Ueber *Lycopodium* sind zunächst die Arbeit von NÄGELI und LEITGEB¹⁾ hervorzuheben. Genannte Forscher wählten das höchst ungünstige *Lycopodium clavatum* zum Object ihres Studiums und gelangten „nach einer längern Untersuchungsreihe zu der Ueberzeugung, dass die Wurzeln der *Lycopodien* eine einzige Scheitelzelle besitzen und dass sich dieselbe durch schiefe Wände theilt.“ Ja, an jungen Anlagen der Gabelungsbranche wollen sie sogar deutlich eine Scheitelzelle, die keilförmig in das Gewebe des Wurzelkörpers eingesenkt ist, gesehen haben. Diese Scheitelzelle soll in derselben Weise wie bei niederen Kryptogamen den Wurzelkörper aufbauen, hier aber bald ihr Wachsthum einstellen. Gesagtes wird in der angeführten Arbeit durch eine Zeichnung: Fig. 12 auf Taf. 17 veranschaulicht.

Ueber die Form der Scheitelzelle konnten aber genannte Forscher sich nicht klar werden. Der „Wahrscheinlichkeit“ nach nehmen sie für dieselbe die Gestalt einer vierseitigen Pyramide in Anspruch. Auch das Verhalten der Scheitelzelle bei der Gabelung konnte nicht festgestellt werden. — REINKE²⁾ giebt bei seinen Bemerkungen über das Spitzenwachsthum der Archispermen- (Gymnospermen-) Wurzel gelegentlich folgendes Hierhergehörige: „Ueber den Bau der Wurzel von *Lycopodium* gelang es mir nicht, in's Klare zu kommen. Während der Bau der Haube auf eine Scheitelzelle hinweist, so ist die letztere doch durchaus nicht zu finden; der Bau des Wurzelkörperendes, namentlich die sehr früh differenzirte Epidermidalschicht erinnert an die Angiospermen.“ An einer anderen Stelle³⁾: „Der Vegetationspunkt der *Lycopodiaceen*-Wurzel besteht aus einer Gruppe gleichwerthiger Zellen, welche von einem gemeinsamen Bildungsgesetze beherrscht werden,“ und hält die Möglichkeit des Wachsthums der Wurzel in der Jugend mit einer Scheitelzelle nicht ausgeschlossen, deren Thätigkeit bald erlischt und durch intercalare Zellbildung ersetzt wird.

Zu ganz anderer Auffassung kommt STRASBURGER⁴⁾ über diese

1) Beiträge zur wiss. Bot. von NÄGELI. 4. Heft. Leipzig 1868 S. 117 ff.

2) Nachrichten v. d. K. Ges. d. Wiss. 1871 Nr. 21 S. 531.

3) Morphol. Abhandlungen. Leipzig 1873 S. 2.

4) Conif. und Gnet. Jena 1872 S. 355 ff.

Wachstumsverhältnisse. Er machte *L. Selago*, ein sehr günstiges Object, zum Gegenstande seines Studiums und wies das Vorhandensein von drei gesonderten Geweben nach: Central das Plerom, es wächst mit eigenen Initialen. Ueber dessen Scheitel läuft, auf dem Längsschnitt gesehen, ein aus mehreren Zellreihen bestehendes Periblem, das hier nur radiale Theilungen eingeht. Darüber das Dermatogen (*Protoderma STRASBURGER'S*), von welchem oben am Scheitel durch tangentielle Theilung, wie nach einigen Präparaten geschlossen wird, die Bildung der Wurzelhaube erfolgt. (Vergleiche dazu eben dort Fig. 32, Taf. 25.)

So sind uns also durch diese drei Autoren nicht weniger als drei verschiedene Ansichten über das Spitzenwachsthum der *Lycopodien*-Wurzel vorgeführt, die sich in den Extremen, von nur einer Scheitelzelle bis zu festausgeprägtem Metaspermen-(Angiospermen-) Typus bewegen.

Ueber die Gabelungen dieser Wurzeln haben wir von STRASBURGER in der angeführten Arbeit wichtige Aufschlüsse. Er ist der Erste, der die Entwicklungsgeschichte der Dichotomie bei einem Wachsthum mit gesonderten Gewebsgruppen erforschte¹⁾. Ebenso verdanken wir demselben wichtige Mittheilungen über die inneren Wurzeln aufrecht wachsender *Lycopodien*²⁾. —

Für *Isoëtes* giebt HOFMEISTER³⁾ eine das Wachsthum der Wurzel beherrschende, Scheitelzelle an, die „sich in dauernd wiederholter Folge durch einander gegenständige Querwände“ theilt.

Die Form derselben würde nach HOFMEISTER, wenn ich recht verstanden habe, diejenige einer abgestumpften dreiseitigen Pyramide sein, die, mit dem abgestumpften Ende in den Wurzelkörper eingesenkt, diesen durch je eine Theilung nach unten und durch je drei seitlich abgegebene Segmente aufbaut. Die Wurzelhaube aber wird durch einen nach oben schwach convexen Theilungsabschnitt von der breitesten Seite der Scheitelzelle regenerirt. Die beigegebenen Figuren scheinen das Gesagte theilweise zu bestätigen.

Die Gabelung wurde von HOFMEISTER in ihren Anfängen nicht beobachtet. Er spricht die Vermuthung aus, dass sie mit einer Längstheilung der gefundenen Scheitelzelle beginne.

1) Vergl. a. a. S. 356 ff.

2) Einige Bemerkungen über *Lycopodiaceen*. Bot. Zeit. 1873 S. 113 ff.

3) Entwicklungsgesch. der *Isoëtes lacustris* in den Abhandl. der math. phys. Kl. d. K. sächs. Ges. d. Wiss. II. Bd. Leipzig 1855 S. 136 ff.

NÄGELI und LEITGEB, die in der, schon bei *Lycopodium* gedachten Arbeit, auch *Isoëtes* behandeln¹⁾, berufen sich bei der Besprechung des Spitzenwachstums auf HOFMEISTER'S Angaben. Sie selbst haben aber trotz aller möglichen Präparationsversuche, bei Aufopferung von vieler Zeit und Mühe, keine das Wachstum beherrschende Zelle gefunden. Dennoch sprechen sie sich, mehr auf negativen als auf positiven Resultaten fussend, für das Wachstum mit einer solchen aus, und zwar vermuthen sie, dass dieselbe zweischneidig sei.

Folgender Excurs, der hier wörtlich folgen mag, zeigt, wie nahe diese Forscher dem richtigen Wachstumsvorgange standen: „Es wurden nach einander die verschiedenen denkbaren Annahmen an den Schnitten geprüft, und es mussten zuletzt alle als unmöglich aufgegeben werden, bis auf die eine, die wir festgehalten haben. So wurde namentlich erörtert, ob vielleicht die Wurzel von *Isoëtes*, statt eines einheitlichen Wachstums in der Scheitelzelle, ein zweifaches oder dreifach getrenntes haben könnte, wofür der scheinbare Mangel einer durchgehenden Anordnung in den Geweben zu sprechen scheint²⁾, — ob also der Cambiumcylinder (das Plerom) selbständig für sich wachse oder der Cambiumcylinder mit der innern Rinde vereint, ob die Wurzelhaube selbständig für sich wachse oder die Wurzelhaube mit der Epidermis vereint, ob die innere Rinde oder die äussere Rinde einen besonderen Ursprung habe u. s. w. Es zeigte sich, dass alle diese Annahmen, wenn sie auch mit manchen Ansichten sich vereinigen liessen, doch durch andere widerlegt wurden, und dass nur die Annahme durchführbar sei, dass wie bei den übrigen, Wurzelkörper und Wurzelhaube ihren gemeinsamen Ursprung im Scheitel und zwar in einer einzigen Scheitelzelle haben, da auch die Pluralität der Scheitelzellen ausgeschlossen wurde.“ —

Auch ein anderer Theilungsmodus der Scheitelzelle wird von NÄGELI und LEITGEB festgesetzt und die von HOFMEISTER gegebene detaillirte Darstellung der Theilungen derselben als falsch gefunden, wobei die Verfasser die Vermuthung aussprechen, HOFMEISTER habe nur wenig Schnitte und diese nur von ausgewachsenen Wurzelspitzen, wie sie aus seinen Abbildungen ersehen, vor sich gehabt. Sie

1) a. a. O. S. 131 ff.

2) Unter dieser durchgehenden Anordnung, die bei *Isoëtes* mangelt, verstehen die Verfasser ohne Zweifel das Fehlen solcher Anordnung, wie sie uns bei den mit deutlicher Scheitelzelle wachsenden Pflanzen in ihren Geweben am Scheitel im Verhältniss zur Scheitelzelle entgegentritt.

schliessen ihre Arbeit mit folgenden Worten: „Unsere Annahme einer zweisehnidigen Scheitelzelle in den Isoëtes-Wurzeln wird also nicht durch zwingende positive Thatsachen, nicht durch die unwiderlegliche Wahrnehmung dieser Scheitelzelle gefördert, sondern nur deswegen nahe gelegt, weil die übrigen denkbaren Annahmen aufgegeben werden mussten.“

Die dieser Arbeit beigegebenen Abbildungen von Längsschnitten junger Dichotomien (Taf. XIX Fig. 11 und 12) dagegen zeigen die Verhältnisse des Scheitelwachstums ziemlich richtig, wie sich in weiterem Verlaufe der Darstellung ergeben wird und werden auch von STRASBURGER entsprechend gedeutet ¹⁾).

Das Vorhandensein einer Scheitelzelle in den Wurzelspitzen von *Lycopodium* und *Isoëtes* ist also mit Evidenz nachzuweisen keinem der Forscher gelungen, die sich hier für ein Wachstum mit einer solchen entschieden haben. Selbst die Gewissheit, mit der HOFMEISTER seine Annahme für *Isoëtes* ausspricht, zu der er entwicklungsgeschichtlich gekommen ist, und die er durch Abbildungen belegt, lassen in dem Leser bei Vergleichung der diese Auffassung bestätigenden Figuren untereinander und mit den dahingehörigen in der Arbeit NÄGELI'S und LEITGEB'S einige Zweifel aufkommen, und es macht den Eindruck, als wenn die Existenz einer solchen, das Scheitelwachstum beherrschenden Zelle, durch die Ergebnisse der vorher zu Ende gebrachten Untersuchungen über das Wurzelwachstum niederstehender Gefässkryptogamen a priori auch für diese angenommen seien. Jetzt, da wir durch die Arbeiten der letzten Jahre ²⁾ andere Spitzenwachstumstypen kennen lernten, können wir unbefangener an derartige Fragen treten.

Meine Untersuchungen begann ich im März dieses Jahres mit *Isoëtes* und liess nach Abschluss derselben die von *Lycopodium* folgen, die sich bis Ende des Sommersemesters hinzogen. In der Darstellung der Ergebnisse will ich aber die umgekehrte Folge, die durch das System gebotene, einhalten und beginne daher mit

1) a. a. O. S. 357.

2) Die beiden ausgezeichneten Arbeiten von HANSTEIN: Die Scheitelgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen, Bonn 1868, und die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen, botanische Abhandlungen, I. Heft, Bonn 1870, müssen als die bahnbrechenden in dieser Richtung angesehen werden.

Lycopodium.

Die Stellung der Wurzeln ¹⁾.

In der Jenenser Flora kommen fünf verschiedene Species von *Lycopodium* vor: *L. Selago* L., *annotinum* L., *inundatum* L., *clavatum* L. und *Chamaecyparissus* Al. Br., und konnte ich dieselben somit in den Bereich meiner Untersuchungen ziehen.

Die Wurzeln erscheinen bei den kriechenden Arten nur an der dem Boden aufliegenden Seite des Stammes, bei der aufrechten Art, *L. Selago*, hingegen an dem mit Erde bedeckten Stammtheile ziemlich allseitig, mit Bevorzugung der abwärtsgekehrten Seite; bei allen aber in akropetaler Reihenfolge nach dem Scheitel des Stammes zu. Ausnahmen von diesem letzten Verhalten sind selten ²⁾.

Doch ist es nicht immer dieselbe Seite des kriechenden Stammes, am allerwenigsten dieselbe Medianebene, an der die Wurzeln zum Vorschein kommen, wie man sich hiervon namentlich bei *L. inundatum* überzeugen kann. Feuchtigkeit und Dunkelheit scheinen allein bei den kriechenden Arten die Factoren zu sein, welche die Anlage der Wurzel an einer bestimmten Seite begünstigen und eben diese Seite des Stammes zur Bauchseite desselben umgestalten. Diese Factoren können aber bei unebenem Boden verschiedentlich geboten werden. Namentlich fällt dies bei den jungen Sprossen von *L. inundatum* auf, die oft seitwärts ihre Wurzeln hervortreten lassen, wenn ihnen von der Seite her genannte Verhältnisse günstiger entgegentreten als von unten. Ja, mir gelang es, einen über einen Centimeter langen Ast im Laufe des ferneren Wachstums durch allmähliche Drehung, die die untere Seite nach und nach zur oberen machte, so umzugestalten, dass die nun dem Boden aufliegende, frühere obere Seite, die Wurzeln erzeugte, während die Blätter sich von dieser nach der dem Lichte zugekehrten wendeten.

Bei *L. Selago*, mit aufrechten Stengeln, entstehen, wie STRASBURGER beobachtet hat ³⁾, die Wurzeln oberhalb des Bodens in der Rinde dieser Stengel, laufen von ihrer Entstehungsstelle parallel zum Gefässcylinder des Stammes in der Rinde fort und treten

1) unter dem Boden aus ihr hervor. Ein früheres Hervortreten der Seiten-
 2) der Seiten-
 3) der Seiten-

1) Vergl. NÄGELI und LEITGEB a. a. O. S. 117.

2) Siehe weiter unten.

3) Einige Bem. über *Lycopodiaceen*. Bot. Zeit. 1873 S. 109.

wird dann begünstigt, wie ich mich überzeugte, wenn der Stamm dem Boden eng anliegend gehalten wird, wie es auch in natura öfter vorkommt.

Der gegenseitige Abstand der Wurzeln ist bei verschiedenen Species ein verschiedener. Bei *L. clavatum*, *annotinum* und *Chaemaecyparissus* treten sie in langen, untereinander sehr ungleichen Intervallen auf. *L. inundatum* steht im reinen Gegensatz hierzu; es erzeugt trotz der Kleinheit seines Stammes viele Wurzeln¹⁾, die in ebenso ungleichen doch oft bis auf 1 Mm. sich nähernden Zwischenräumen stehen. Sogar nebeneinander, in gleicher Entfernung vom Scheitel treten sie auf. Auch bei *L. Selago* sind die Abstände der Entstehungsorte der Wurzeln innerhalb des Stammes über dem Boden sehr gering.

Bei *L. clavatum* sieht man oft den Stamm kurz vor der Gabelung eine Wurzel erzeugen und den jungen Gabelzweig sich baldigst bewurzeln; Letzteres ist namentlich auch bei *L. inundatum* stets der Fall. Trotzdem lässt sich auch hier weder für die Stellung der Wurzeln zu einer Gabelung noch zu den Aesten derselben ein durchgreifendes Gesetz feststellen.

Ebensowenig zeigt die Wurzel irgend welche Beziehung zu den Blättern. Es hat zwar oft den Anschein, als wenn die Wurzel aus der Achsel eines Blattes oder der Blattbasis eines nächst höheren entspringen möchte, doch zeigen dann wieder andere Fälle das Gegentheil. Die Blätter stehen bei allen den hier in Frage tretenden Lycopodien eben so dicht gedrängt, dass der ganze Rindenkörper des Stammes als aus verschmolzenen Blattbasen bestehend anzusehen ist.

Auch auf die Blattstellung haben die Wurzeln keinen Einfluss, noch veranlassen sie einen Abortus der Blätter, höchstens eine kleine Verschiebung derselben, so dass sich endgiltig sagen lässt, die Wurzeln treten bei *Lycopodium* in völliger Unabhängigkeit von der sonstigen Gliederung der Pflanze auf, verhalten sich in dieser Beziehung also ähnlich den Gabelästen.

1) So fand ich an einem 5 Centimeter langen Stämmchen 20 Wurzeln^{des} es kommen also auf ein Centimeter 4. *L. annotinum* zeigt dagegen oft 10, 12, 15 Meter Länge, nicht mehr als 4 Wurzeln. wer-

Entwicklungsgeschichte der Wurzel von *Lycopodium inundatum* bis zur Differenzirung ihrer Gewebe.

Wachsthum des Stammes und der Blätter. Die Verzweigung. „Pseudo-Adventivknospen“. Erstes Auftreten der Wurzel und die Differenzirung ihrer Histogene.

Um die Entwicklungsgeschichte der Wurzel von der ersten Anlage ab zu verfolgen¹⁾, sind natürlich die kriechenden Species die geeignetsten, und von solchen, mir zur Verfügung stehenden Arten, fand ich bald *L. inundatum* als günstigstes Object heraus.

Dieses höchst interessante kleine Pflänzchen, von dem DE BARY die ersten Stadien der Sporenkeimung verfolgte, und bei dem HEGELMEIER die namentlich diese Species auszeichnenden Schleimkanäle in den Blättern und an deren Grunde (Fig. 13, 15) entdeckte, ist für das Wurzelstudium zum mindesten eben so günstig, wie *L. Selago*. Ausserdem treten die Wurzeln in schneller Folge auf und gabeln sich sehr regelmässig, namentlich zum ersten Male im Frühjahr. *Lycopodium inundatum* kommt bei Jena in sandigen Regionen auf sumpfig feuchten Stellen vor, wird nur wenige Zoll lang, stirbt von hinten her schnell ab und macht dadurch die seitlich abgegebenen vegetativen Sprosse bald zu selbständigen Pflänzchen; die einzig bekannte, aber ziemlich ergiebige Vermehrungsart.

Die Schnitte zur Erforschung der Wurzelanlage wurden senkrecht zur Bauchseite des Stammes, parallel zur Längsaxe desselben geführt. Querschnitte sind hier nicht zulässig, weil sich die jungen Wurzeln sofort schräg akroskop in dem Stamme stellen; anders bei *L. clavatum* und einigen anderen Arten, wo sie ziemlich rechtwinkelig zu stehen kommen. Schnitte, in der angegebenen Weise durch die Spitze des Stammes von *L. inundatum* geführt, zeigen oft mehrere Wurzelanlagen auf einmal, unter günstigsten Verhältnissen selbst die ganze Entwicklungsgeschichte. Oft aber auch, namentlich da, wo das Stämmchen tief in der Erde eingebettet, trifft man nur eine Anlage in derselben Medianebene und zwar werden sie dann meistens alternirend an den äusseren Seiten der Bauchfläche des Stammes erzeugt. Von Reagentien zur

1) Selbstverständlich musste ich mich hier mit dem Studium der Anlage der Seitenwurzeln des Stammes begnügen. Junge Keimpflänzchen mit Prothallien konnte ich trotz aller Mühe nicht finden. Die Entwicklungsgeschichte der ersten Wurzel von *Lycopodium* dürfte uns vielleicht erst eine noch entfernte Zukunft bringen.

Aufhellung der Gewebe thaten mir hier, wie auch bei *Isoëtes* vor anderen Kalium-Hydroxyd, Essigsäure und Glycerin, in verdünnter Form nach einander zugegeben, die besten Dienste.

Die erste Anlage der jungen Wurzel geschieht hier in den meisten Fällen hoch oben am Scheitel des Stammes vor der Entstehung der jüngsten Blätter (Fig. 1), so dass es nothwendig ist, zur genauen Präcisirung dieser Erscheinung die hier am Scheitel überhaupt auftretenden Verhältnisse zuvor in Erwägung zu ziehen.

Die genauere Kenntniss des Scheitelwachsthums von *Lycopodium* verdanken wir STRASBURGER¹⁾ und HEGELMEIER²⁾, die unabhängig von einander fast zu demselben Resultate kamen, welches Ersterer namentlich an *L. Selago* und *clavatum*, Letzterer an *L. alpinum*, *Selago* und *annotinum* fand.

Auch *L. inundatum* (siehe Fig. 1) zeigt durchaus dasselbe Scheitelwachsthum. Die Scheitelmittle wird von mehreren Zellen eingenommen, die sich durch bedeutende Grösse vor allen anderen auszeichnen; namentlich sind sie von bedeutenderer Tiefe, als die umstehenden und treten durch den Mangel tangentialer Wände hervor. Sie geben nur durch radiale Wände Segmente ab, aus denen in gesetzmässiger Weise (vergl. STRASBURGER a. a. O.) das ganze Rindengewebe aufgebaut wird. Die Zahl dieser Periblem-Initialzellen (Dermatogen-Initialen nach STRASBURGER) ist auch hier keine bestimmte. Fig. 1 zeigt deren 3 im Längsschnitt; oft bekommt man auf diese Weise nur zwei und selbst nur eine zur Anschauung. Von oben gesehen fand ich 3 bis 5 solcher durch Grösse hervortretende Zellen in sehr wechselnder Anordnung neben einander.

Das Plerom wächst durch besondere Initialen, die unmittelbar an die der Rinde anschliessen. Dass die grossen Zellen der Scheitelmittle, wie CRAMER³⁾ will, durch Querwände auch das Plerom versorgen sollten, gelang mir nicht zu finden. Nach HEGELMEIER⁴⁾ scheint eine derartige Theilung nicht für immer ausgeschlossen zu sein. Doch sehr genaues Studium des Scheitels von *L. inundatum* liess mich auf keine derartige Theilung stossen. Da, wo sie vorhanden zu sein schien, war es stets ein nicht genau die Mediane

1) Conif. u. Gnet. S. 336 ff., Fig. 2 auf Taf. XXIX.

2) Zur Morphologie der Gattung *Lycopodium*. Bot. Zeit. 1872 S. 805 ff. Fig. 12, 13, 14, 42, 43, 68.

3) Pflanzenphysiol. Unters. v. NÄGELI und CRAMER. 3. Heft S. 10.

4) a. a. O. S. 808.

zeigender Schnitt. Der Schnitt, um eine Zelle seitwärts geführt, veranschaulicht die ersten Segmente der Periblem-Initialgruppe in ihrer tangentialen Theilung und kann die Veranlassung zu dieser irrthümlichen Auffassung geben. Es sind hier nur mehrschichtige Medianschnitte oder der Vergleich sämmtlicher durch die Mitte geführter Schnitte, die sichere Auskunft geben können.

Wir haben also auch in dem Scheitel von *L. inundatum* zwei gesonderte Histogene, central das Plerom, umgeben von dem Periblem. Beide Gewebe wachsen durch besondere Initial-Gruppen, die unmittelbar aneinander grenzen, freilich aber in der Jugend sehr schwer voneinander zu unterscheiden sind. Ein Dermatogen im Sinne HANSTEIN'S fehlt. Als Epidermis ist die äusserste Schicht des Periblems aufzufassen.

Seitlich am Vegetationskegel treten die Blätter¹⁾ hervor. Gewöhnlich wird ihre Entstehung bei *L. inundatum* (im Längsschnitt gesehen) durch Theilung zweier äusserer Rindenzellen parallel zur Aussenfläche eingeleitet (Fig. 1 *bl'*). Die nun hervorgewölbte, stark convexe Blatt-Protuberanz ist durch ihre unbedeutende Stärke und sich bald markirende unsymmetrische Gestalt im Verhältniss der Ober- zur Unterseite von allen anderen Organen, die hier ihre Entstehung finden, unterschieden.

Ueber die Gabelungen der Lycopodien in ihren ersten Anfängen verdanken wir HEGELMEIER in der schon mehrfach angeführten, wichtigen Arbeit²⁾ die ersten Aufschlüsse. Sämmtliche Verzweigungen von *Lycopodium* nehmen ihren Ursprung am Vegetationskegel über der jüngsten Blattanlage, ohne irgend welche Beziehung zur Stellung der Blätter zu haben. Die Wachstumsrichtung, vor und nach der Verzweigung zum Kriterium gemacht, nöthigt uns mit HEGELMEIER eine doppelte Art derselben anzunehmen: eine dichotomische — die primäre Axe theilt sich in zwei gleiche oder ungleiche Gabeläste mit divergenter Richtung zu einander und zu der bisherigen Axe —, und eine monopodiale — die ursprüngliche Wachstumsrichtung der Axe wird beibehalten, der junge Spross tritt seitlich an der Axe auf.

Diese Unterscheidung der Verzweigung basirt, wie wir sehen, zunächst nur auf dem äusserlichen Verhalten, und es fragt sich, ob sie auch in dem Verhalten der Histogene eine Stütze findet.

Ueber die Thätigkeit der Initialen beider Histogene während

1) Vergl. HEGELMEIER a. a. O. S. 808 ff.

2) a. a. O. S. 821 ff.

der Verzweigung finden wir nun bei STRASBURGER Auskunft ¹⁾. Derselbe wies sowohl bei *L. Selago* (mit einer rein dichotomischen) wie auch bei *L. annotinum* (mit einer nach obiger Ansicht monopodialen Verzweigung) den Beginn dieser Verzweigungen durch seitliche Verbreiterung der Periblem- und Plerom-Initialen nach, mit dem Unterschiede, dass bei *L. annotinum* diese Vermehrung der Initial-Gruppen sofort einseitig erfolgt, bei *L. Selago* hingegen gleichmässig nach beiden Seiten in der Gabelungsebene. Somit ist die von HEGELMEIER als monopodial aufgefasste Verzweigung von *Lycopodium* auf den Typus der Dichotomie zurückführbar, und jedenfalls phylogenetisch von einer solchen abzuleiten. Diese Ansicht wird durch *L. inundatum* bestärkt, bei dem beide genannten Verzweigungsarten vorkommen.

HEGELMEIER beschreibt für dieses *Lycopodium* eine monopodiale Verzweigung, ich habe bei demselben auch die reinste Dichotomie wiederholt beobachtet; manchmal, wenn auch nur selten, erhielt sie sich so auch im späteren Alter der Gabelzweige und war dann auch makroskopisch zu constatiren.

Hierzu kommt aber bei dem gleichen *L. inundatum* noch ein weiteres Verhalten.

An Exemplaren, die ich ihrer Stammesspitze beraubt hatte, ohne sie zu entwurzeln, und die ich nun weiter cultivirte, sah ich nach einiger Zeit an verschiedenen Stellen zu beiden Seiten des Stammes ziemlich gleichzeitig und in gleicher Grösse Aeste hervortreten. Von diesen Aesten war vorher nichts zu bemerken gewesen, sie machten daher durchaus den Eindruck adventiver Bildungen. Aber auch ihrer Spitze nicht beraubte Stämmchen konnten dieselbe Erscheinung zeigen und eine nähere Untersuchung liess mich eine grosse Zahl solcher Knospen zwischen den Blättern tief versteckt auffinden. Ihr Studium ergab dann Folgendes: Sie werden hoch oben am Scheitel, über der jüngsten Blattanlage angelegt, also gerade so, wie alle anderen Zweige der *Lycopodien*, doch mit dem Unterschiede, dass sie seitwärts vom Scheitel ohne seitliche Verbreiterung der Initial-Gruppen lediglich dem Periblem ihren Ursprung verdanken. Zu ihrem Studium ist es am besten, Schnitte parallel der Bauchseite durch den Scheitel des Stammes zu führen, da diese Knospen namentlich zu den beiden Seiten desselben angelegt werden.

Aus dem Periblem-Gewebe bildet sich seitlich vom Scheitel

1) Bot. Zeit. 1873 S. 101 ff.

eine Protuberanz unabhängig von der Blattstellung. An ihrer Hervorwölbung theilhaftig sich namentlich die unter der äussersten Rindenschicht liegende Periblem-Masse, wodurch sich diese Bildung von den Anlagen der Blätter unterscheidet; sonst ist sie nur wenig stärker als eine Blattanlage, doch regelmässiger abgerundet. Das Innere dieser Neubildung wird alsbald durch longitudinale Theilung der polygonalen Zellmasse zum Plerom und zwar, bevor dies noch bei den nächst älteren Blättern geschieht. Dieses Plerom schliesst sich seitlich an dasjenige des Stammes an und lässt sich von da ab bis in den Scheitel der Neubildung unmittelbar bis unter die äussere Rindenschicht, verfolgen. Die äusseren Rindenzellen am Scheitel dieser „Knospe“, denn so könnte man sie wohl nennen, vergrössern sich und werden zu den Periblem-Initialen, während die unter ihnen endenden Zellen des Pleroms, die Plerom-Initialen dieser jungen Anlage darstellen.

Die unter und über der Knospe von der weiterwachsenden Hauptaxe gebildeten Blätter übertreffen dieselbe bald an schnellerem Wachsthum. Die Knospe selbst bildet zwar einige wenige Blatthöcker, oft fehlen auch diese, und auf solcher Entwicklungsstufe bleibt nun der junge Spross von den Blättern der Mutteraxe eingeschlossen ruhen, bis er bei günstiger Gelegenheit hervortreten und sich weiter zum Aste entwickeln kann. Nach eigener Bewurzelung nimmt dann die Stärke des Astes zu und giebt bald anders entstandenen Zweigen an Stärke nichts nach, verhält sich auch im Uebrigen ganz so, wie diese und wie die Mutteraxe.

Wie ausgiebig eine solche Verzweigung ist, konnte ich bei einem nicht zu grossen Exemplare sehen, wo nicht weniger als zehn solcher seitlicher Knospen hervorgetreten waren. Selbst bei scheinbar schon abgestorbenen Stämmchen kamen diese schlummernden Knospen noch zur Entwicklung. Wenn sie entwickelt sind, hat es oft den Schein, als ständen sie in den Achseln der Blätter, allein dies ist nur eine durch die dichte Stellung der Blätter gegebene Täuschung; ihr selbständiges Auftreten am Scheitel ist, wie schon angedeutet, durchaus sicher.

Ich zweifle keinen Augenblick, dass die von STASBURGER an Herbarien-Material gefundenen Adventivknospen bei einigen aufrechten *Lycopodien*: *L. aloifolium* Wall., *verticillatum* L., *taxifolium* Sev. und *reflexum* Lam.¹⁾, desselben Ursprungs, wie die beschriebenen Knospen von *L. inundatum* sind. Der geringere Grad der

1) Bot. Zeit. 1873 S. 104.

Entwicklung, indem man diese Knospe in weiter Entfernung vom Scheitel antrifft, musste auch hier gewiss Jeden, der nicht ihre Entwicklungsgeschichte verfolgen konnte, zu der STRASBURGER'schen Annahme führen.

Auch im ferneren Verhalten sind diese sonderbaren Sprossen von STRASBURGER beschriebenen gleich. Bei beginnender Weiterentwicklung wird auch hier zunächst für ihre Bewurzelung gesorgt, und zwar treten die ersten Wurzeln oft schon aus der Basis der Knospe, unmittelbar an der Mutterpflanze hervor¹⁾; andere folgen sofort nach. So erlangt diese Knospe, die ich ferner „Pseudo-Adventivknospe“ nennen will, durch die frühzeitige starke Bewurzelung eine vollständige Selbständigkeit. Hier findet man Wurzeln von 8 Mm. Länge in kaum messbarer Entfernung von der Spitze; erst später kommen die sonst herrschenden Verhältnisse zur Geltung²⁾.

Vielleicht dürften diese Pseudo-Adventivknospen als Uebergänge zur Bulbillen-Bildung anderer Lycopodien³⁾ angesehen werden. Sie sind Seitenknospen, wie diese⁴⁾, ferner Organe vegetativer Vermehrung, haben wohl gleiche Entwicklungsgeschichte, auch ertragen sie ohne Schaden eine frühzeitige künstliche Trennung vom Mutterstamme und stehen mit dem bereits abgestorbenen Stamme, an dem sie sich noch entwickeln, in nur mechanischer Verbindung.

Wir haben also bei *L. inundatum* auch im Verhalten der Histogene zu einander dichotomische und monopodiale Verzweigung, letztere nur vertreten durch die Pseudo-Adventivknospen. Immerhin unterscheiden sich aber diese monopodial angelegten Zweige in Betreff ihres frühen Auftretens am Scheitel vor den jüngsten Blättern, ohne irgend welche Beziehung zu diesen, also in zwei wesentlichen Punkten, von den monopodial angelegten Zweigen der Phanerogamen. —

An die Entstehung der Pseudo-Adventivknospen anknüpfend, komme ich nun zu meiner eigentlichen Aufgabe, der Entwicklung der Wurzel.

1) Man hat sich zu hüten, diese scheinbar der Mutterpflanze angehörigen Wurzeln als Beispiele für Ausnahmen der akropetalen Folge ihres Auftretens zu halten.

2) Vergl. dazu das bei STRASBURGER a. a. O. S. 104 über Adventivknospen Gesagte.

3) Ueber die Bulbillen vergl. CRAMER a. a. O. S. 18 ff., HEGELMEIER a. a. O. S. 840 ff., STRASBURGER a. a. O. S. 97 ff.

4) Siehe STRASBURGER a. a. O. S. 99 ff.

Ihre erste Anlage findet die Wurzel, eben so wie die letzt-erwähnte Verzweigungsart von *L. inundatum*, seitwärts vom Scheitel oberhalb der jüngsten Blätter¹⁾ (vergl. Fig. 1, 12 u. 13), ohne dass auch hier irgend welche Beziehung zur Stellung der Blätter bemerkt werden konnte. In seltenen Fällen wird man ihre Entstehung erst ein wenig später gewahr (Fig. 2), wodurch aber keineswegs ihre frühere Anlage im Gewebe vor der jüngsten Blattanlage ausgeschlossen ist.

Die Beobachtung der ersten Theilungsvorgänge im Periblem, welchen die Wurzel ihre Entstehung verdankt, ist mit vielen Schwierigkeiten verbunden. Es lässt sich nämlich nicht mit Sicherheit jede ergiebigere Erweiterung des Periblems an der betreffenden Stammseite in solchem Sinne deuten. Anderweitige Unregelmässigkeiten in der Entwicklung der Rinde sind eben nicht selten, und die Gestalt des Stammscheitels selbst ist oft wechselnd. Einen Unterschied in der Vermehrung der Periblem-Masse, gegen die von HEGELMEIER²⁾ als normal beschriebene Art lässt sich mit Ausnahme zufälliger Unregelmässigkeiten in solchen Fällen auch nicht finden.

Zur Anlage der Wurzel vermehrt sich nun aber das von den Periblem-Initialen herstammende meristematische Gewebe zunächst in wenig gesetzmässiger Ordnung, vornehmlich durch tangentialer Theilung in centrifugaler Richtung und wölbt so seitlich einen durch seine Breite sofort als Wurzelanlage gekennzeichneten Gewebehöcker hervor, der eine sehr schwach convexe, über die Umgebung wenig hervortretende Oberfläche zeigt.

Die unmittelbar an das Plerom angrenzende Periblem-Zellgruppe, central an der Basis dieser Anlage liegend, zeichnet sich alsbald durch ihre, von der Axe des Stammes divergente Wachstumsrichtung gegen sonstige Wachstumsvorgänge in der Rinde aus. Diese Gruppe bildet das Urplerom der neuen Wurzel und zeigt nur geringe Höhe. Zu den Seiten und über dem Scheitel desselben bilden sich nun durch regelrechte concentrische Theilungen die anderen Histogene aus (Fig. 1). Eine scharfe Grenze zwischen denselben tritt aber erst später hervor. Während sich so die Wurzel rasch entwickelt, zeigt zur gleichen Zeit der Scheitel des Stammes ein nur wenig energisches Wachstum, bildet momentan

1) Siehe auch für die Wurzelträger bei *Selaginella*: NÄGELI und LEITGEBA. a. O. S. 125.

2) a. a. O. S. 805.

nur spärlich Blätter und erleidet gleichzeitig eine schwache Aufwärtskrümmung.

Die so beschriebene Anlage der Wurzel schreitet von innen nach aussen fort, und auch die Histogene werden schliesslich von innen nach aussen differenziert, umgekehrt also, wie die Wurzel höherer Pflanzen, die von aussen nach innen ihre Gewebe aussondern ¹⁾.

Noch bevor die am Scheitel sich hervorwölbende Wurzelprotuberanz ihre endgiltige Stärke erreicht hat, tritt der volle Charakter ihres inneren Gewebes, des Pleroms, durch das Auftreten von longitudinaler Theilung des anfangs polygonalen Zellgewebes zu deutlicher Erscheinung. Dieses Plerom setzt sich mit breiter Basis an das des Stammes an und reicht andererseits bis etwa zur mittleren Höhe der jungen Anlage, ein Merkmal, das dieses Gebilde sofort von jeder Zweiganlage auf gleichem Entwicklungsstadium unterscheidet. Da, wo das Plerom der Wurzel und das des Stammes aneinander grenzen, und zwar an der dem Stammscheitel zugekehrten Seite, trifft man oft Pleromzellen mit doppelter Wachstumsrichtung, mit dem einen Ende in der Richtung des Stammes, dem anderen in der Richtung der Wurzel sich streckend (Fig. 1 *pd*, 3 und 4). Später treten an dieser Stelle meist Grenzzellwände auf, oft unterbleibt auch ihre Bildung, und wir finden hier zuletzt Gefässe von wunderlichen Formen.

Die dem Scheitel des Pleroms zunächst liegenden Meristem-schichten bilden sich zu dem Periblem der Wurzelanlage aus und verlieren sich von hier aus in convex-divergenten Reihen in das Rindengewebe des Stammes. Letzteres wird zu den Seiten der Wurzelanlage bald sehr grosszellig und wandelt den Inhalt seiner Zellen zu einer schleimigen Masse um (Fig. 3 *r*). Auf Entwicklungszuständen wie Fig. 3, 5 u. 6 lässt die Wurzelanlage schon eine deutliche Unterscheidung des Periblems und Pleroms zu, in Fig. 4 u. 7 ist dieselbe noch unmöglich. Es sind nach eingetretenen Sonderung gewöhnlich vier Zellreihen, die sich zu den Protoinitialen des Periblems umgestalten (Fig. 3, 5 u. 6). Der eigenartige Wachstumstypus jedes dieser angeführten Gewebe und die dadurch bedingte bessere Sonderung giebt sich oft erst bei beginnendem Spitzenwachsthum der Wurzel zu erkennen (Fig. 8).

1) Siehe REINKE, Untersuchungen über Wachsthumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamen-Wurzel. HANSTEIN'S Bot. Abh. III. Heft. Bonn 1871.

Höchst interessant ist es nun, zu verfolgen, wie sich das Dermatogen der Wurzel aus dem Rindengewebe des Stammes herausbildet. Die Vorbereitungen zu dessen Differenzirung lassen sich gleich denen zur Differenzirung des Periblems in den frühzeitig eintretenden Verschiedenheiten des Wachsthum's beider Gewebe erkennen. Die schon vollendete Sonderung des Dermatogens zeigt namentlich Fig. 3 sehr schön. Sie tritt an den Objecten deutlicher hervor, als es sich in der Zeichnung ohne Schattirung der betreffenden Zellen zeigen lässt. Von dem Periblem unterscheidet sich das Dermatogen durch die Grösse seiner Zellen, die, zu einer einfachen continuirlichen Schicht geordnet, den jungen Scheitel ziemlich horizontal überspannen, und den dichteren protoplasmatischen Inhalt derselben. Eben dieser Protoplasmareichthum und die Anordnung unterscheiden das Dermatogen schon auf den ersten Blick auch von dem über ihm liegenden Rindengewebe des Stammes. Auf glücklich geführten Schnitten von oben gesehen überspannt diese Ur- oder Protodermatogenschicht den Scheitel der Wurzelanlage in Form einer kreisrunden Scheibe mit abwärtsgebogenem Rande, wobei zu bemerken, dass die senkrecht zum Gesichtsfelde gestellten Zellenwände keine regelmässige Stellung zum Centrum der Scheibe haben. Mit der Sonderung dieser Protodermatogenschicht hat die Differenzirung der Wurzelgewebe ihren Abschluss erreicht. Ungefähr drei bis fünf Rindenschichten des Stammes trennen es von dessen Peripherie.

Doch nicht immer tritt die gesonderte Dermatogenschicht so früh in so correcter Weise auf. Sie hat sich herauszubilden aus Zellreihen, die oft nicht eben continuirlich sind; es entstehen mannigfache Schwankungen der Bilder, wie sie unter anderen durch Fig. 4—7 veranschaulicht werden sollen. Die Dermatogenreihe habe ich stets so weit schattirt, als sie durch ihren dichteren Inhalt als solche zu erkennen war. In Fig. 4 schliesst dieselbe sogar in zwei Reihen ab, und es könnte zunächst noch fraglich sein, welche von beiden zur Dermatogenschicht wird. Das zeigt sich aus dem späteren Spitzenwachsthum der Wurzelanlage, und zwar sieht man dann die untere zweier solcher Schichten zum Dermatogen werden, während die andere das Schicksal der Kappenzellen theilt.

Die den jungen Wurzelscheitel umgebenden Rindenschichten des Stammes verhalten sich verschieden. Während die an das Wurzel-Dermatogen angrenzenden Schichten die primäre Wurzelhaube bilden, und die Epidermis des Stammes durch radiale Thei-

lung sich erweitert, gehen die dazwischen liegenden Schichten einige unregelmässige Theilungen ein, dehnen sich aus und verschleimen bald (Fig. 3 o).

Die junge Wurzel erreicht ihre volle Differenzirung schon in sehr geringer Entfernung vom Scheitel (Fig. 3 zeigt dieselbe in 0,45 Mm., Fig. 5—7 in ungefähr derselben Scheitelferne) unter der jüngsten Blattanlage.

Durch die sofortige Ausbildung der vier Histogene ist aber eine Scheitelzelle von Anfang an eliminirt. Diese Annahme konnte überhaupt nur bei einem so ungünstigen Objecte wie *Lycopodium clavatum* bei NÄGELI und LEITGEB aufkommen. Auch REINKE'S Annahme einer eventuellen Scheitelzelle in erster Jugend der Wurzel ist hiermit beseitigt und die Annahme einer solchen an der ersten Wurzel der Embryonen unwahrscheinlich gemacht, unwahrscheinlich auch durch den Vergleich mit *Isoëtes*, wie wir bald sehen sollen.

Das Wachsthum der Wurzel durch eine Gruppe gleichwerthiger Zellen im Scheitel derselben, welche von einem allgemeinen Bildungsgesetze beherrscht werden sollen, wie REINKE es angiebt, gilt nur, wenn man will, für die allerjüngendlichsten Zustände der Wurzel, wenn dieselbe nur aus periblematischem Meristem mit noch einheitlichem Wachsthums-Typus besteht, gilt aber dann auch in derselben Weise für die gleichen Entwicklungszustände der Pseudo-Adventivknospen, wie der Blätter.

Die Entstehung der Wurzel von *L. inundatum* am Scheitel des Stammes könnte vielleicht für die Deutung des morphologischen Werthes der Wurzel überhaupt von Wichtigkeit sein. Merkwürdig ist es gewiss, dass hier die Wurzeln so hoch am Stammscheitel über den jüngsten Blattanlagen angelegt werden. Sie erinnern in der Art ihrer Anlage an die Pseudo-Adventivknospen und könnten vielleicht gleichen morphologischen Ursprungs mit ihnen sein. Vielleicht sind auch beide aus echten Gabelzweigen hervorgegangen, freilich würde für dieses nur noch ihre Anlage so hoch am Scheitel über aller Blattanlage sprechen und auch weiter der Umstand, dass Wurzeln wie Stämme in gleich charakteristischer Weise dichotomische Verzweigung zeigen. — Da aber bei anderen *Lycopodium*-Arten die Anlage der Wurzel tiefer, unter den jüngsten Blättern, auftritt, (wie dieses auch bei *L. inundatum* wenn auch seltener vorkommt), so könnte auch letztere Entstehungsart als die ursprüngliche, die von *L. inundatum*, hoch am Scheitel,

dagegen als eine abgeleitete, durch Verschiebung entstandene, aufgefasst werden.

Ob also die Wurzeln der Lycopodien aus den Stämmen, zu denen sie eine so grosse Verwandtschaft zeigen, hier erst unabhängig entstanden, oder doch aus den Wurzeln anderer höherer Kryptogamen hervorgingen, ist schwer zu sagen. Die Frage über ihren Ursprung bleibt durchaus noch offen.

Ueber das Wachsthum der Wurzel.

Erste Bildung der Wurzelhaube durch das Dermatogen.

Die Kalyptrogenschicht. Das Dermatogen und das Intercalarwachsthum. Das Wachsthum der übrigen Gewebe.

Kehren wir nun zu der in ihre Histogene differenzirten Wurzelanlage zurück. Nach der Sonderung ihrer Gewebe beginnt alsbald die Thätigkeit ihrer Initial-Gruppen, deren Resultate die Hervorwölbung des ursprünglich flachen Scheitels, ihre weitere Streckung und Durchbrechung des sie umgebenden Rindengewebes sind (siehe Fig. 12—14).

Doch bevor dieses geschieht, haben wir vorher das Verhalten des Dermatogens näher zu studiren. Fig. 3 mag als Ausgangspunkt der Betrachtung dienen. Die Tangentialwand, die in der einen mittleren Zelle des Dermatogens zu sehen ist, bildet den Anfang von Theilungen, die in gleicher Weise die ganze Dermatogenzellschicht durchsetzen sollen. Die nach aussen abgegebene Zellreihe ersetzt alsbald die durch das Rindengewebe des Stammes gebildete primäre Wurzelhaube und vermehrt die Zahl ihrer Zellen durch tangentiale und radiale Theilung, wie dies bei den Metaspermen bekannt ist; nur treten die Theilungen hier in unregelmässiger Weise auf. Die über dem Dermatogen liegende Schicht der Wurzelhaube in Fig. 3 ist schon als eine diesen Theilungen entstammende anzusehen. Fig. 4 zeigt das Dermatogen in weiterer tangentialer Theilung. Aber nicht immer geschieht die Regeneration der Wurzelhaube durch das Dermatogen in dieser Regelmässigkeit. In Fig. 5 sieht man die tangentiale Theilung des Dermatogens die vom Stammscheitel abwärts gekehrte Seite der Anlage bevorzugen; in anderen Fällen, wie in Fig. 7, theilten sich nur die mittelsten Zellen des Dermatogens in dieser Weise. Es können sogar die tangentialen Theilungen in dem erst theilweise gesonderten Dermatogen beginnen. Dieses Alles veranlasst oft

sehr unregelmässige Bilder, vermehrt noch durch die Unregelmässigkeiten, die beim Entstehen des Dermatogens selbst sich geltend machen. Nie jedoch sah ich, dass von der Epidermis der Wurzel dem Periblem Zellen abgegeben würden.

Die Regeneration der Wurzelhaube durch tangentielle Theilung des Dermatogens tritt bei einer und derselben Wurzel nur einige wenige Male ein. Bei den aus der Rinde hervorgetretenen Wurzeln gelang es mir auf 50 deutliche Präparate nur ein einziges Mal, eine solche tangentielle Theilung zu finden, und zwar nur in einer einzigen Zelle nicht genau über dem Scheitel, an einer aus dem Stammgewebe eben hervorgetretenen Wurzel.

Das Wachsthum der Lycopodium-Wurzeln ist uns durch NÄGELI und LEITGEB als ein stark intercalares bekannt, und es liegt auch die Vermuthung nahe, dass die Theilungen im Dermatogen für Abgabe einer Kappenschicht nur höchst selten erfolgen. Allein bei der Dichotomisirung der Wurzel, die gerade an dieser Pflanze entwicklungsgeschichtlich sehr gut zu verfolgen ist, tritt bedeutendes Spitzenwachsthum ein; aber selbst auch hier finden in keinem Falle derartige Theilungen des Dermatogens zur Regeneration der Wurzelhaube mehr statt. Das Dermatogen bedeckt gleichmässig den Scheitel der Wurzel, ähnlich wie dasselbe Gewebe den Stammscheitel bei höheren Pflanzen (siehe Fig. 8, 10 u. 11). Doch zeigt die Wurzelhaube stets eine nicht unansehnliche Grösse, selbst bei ausgewachsenen Wurzeln, trotzdem sie durch Verschleimung ihrer äussersten Schichten peripherisch zerstört wird. Es ist somit geboten, sich nach einem weiteren Bildungsherde für die Wurzelhaube bei älteren Wurzeln umzusehen.

Da macht sich denn bald eine Schicht der Wurzelhaube selbst und zwar diejenige, die unmittelbar dem Dermatogen anliegt (Fig. 8 *kl*), dadurch bemerkbar, dass sie in der Strecke auf dem Scheitel mit besonderem Protoplasma-Reichthum ausgestattet ist, ferner in ihr tangentielle Theilungen in jedem Grade zu sehen sind. Dieselben heben in der Mitte dieser Zellreihe in einer Zelle an und verbreiten sich von hier aus in akrofugaler Folge auf die angrenzenden Zellen dieser Reihe, doch nur in geringer Ausdehnung. Während die Wurzelhaube scheitelwärts abstirbt, findet man sie so über dem Dermatogen in steter Verjüngung durch tangentielle Theilungen, wodurch sie neue Kappenzellen abgiebt, und durch radiale, wodurch sie, ähnlich dem Dermatogen höherer Pflanzen, dem Spitzenwachsthum der ganzen Wurzel folgt. Die einzige tangentielle Dermatogentheilung, die mir in einer älteren Wurzel vor-

gekommen, möchte ich nach alledem als abnormal bezeichnen und die Fortbildung der Wurzelhaube älterer Wurzeln der innersten Haubenschicht, die ich im Weiteren „Kalyptrogenschicht“ nennen will, zuschreiben (Fig. 8, 10 u. 11 *kl*). Zwar haben wir auch bei den Metaspermen¹⁾ derartige Theilungen in der Superdermatogenschicht, doch aber nur vorübergehend, und die fernere ganze Regeneration der Wurzelhaube wird in dieser nicht ausschliesslich localisirt, sondern sie wird stets von einer vom Dermatogen nachgebildeten Schicht abgelöst. Die Zellencomplexe, die von der hier als Kalyptrogen bezeichneten Schicht abgegeben werden, erleiden weiter einige tangentiale und radiale Theilungen; sie wachsen über dem Scheitel oft zu bedeutender Länge aus, verschleimen und sterben bald ab. Zur Bildung einer hervortretenden Säule der Wurzelhaube kommt es hier nicht (Fig. 8, 10 u. 11)²⁾.

Das Kalyptrogen selbst hat seine ursprüngliche Entstehung, wie entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen, aus dem Dermatogen genommen (Fig. 3, 4, 5 u. 7), erhielt hier aber, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, eine merkwürdige Selbständigkeit. Die auf Fig. 8 durch die Bezeichnung *a* hervorgehobenen Zellen, die der Schicht, der sie angehören, das Ansehen geben, als sei sie aus dem Dermatogen entstanden, haben, wie entwicklungsgeschichtlich festzustellen ist, nur durch nachträgliche, intercalare Streckung diese Gestalt erhalten.

Ein analoger Fall der einmaligen Bildung der Wurzelhaube ist uns durch STRASBURGER für *Azolla* bekannt³⁾. Von der dreiflächig zugespitzten Scheitelzelle der Wurzel wird nur auf sehr jungem Entwicklungszustande eine einzige Kappenzelle abgegeben. Diese theilt sich nur einmal tangential, doch wiederholt radial, und bildet so zwei Haubenschichten, die aber nicht weiter vermehrt werden und während des ganzen, nur relativ kurzen Lebens der Wurzel sie völlig umkleiden. Jede weitere Regeneration der Wurzelhaube aus der Scheitelzelle unterbleibt, obwohl der Aufbau des Wurzelkörpers in sonst gewöhnlicher Weise fortschreitet.

1) Vergl. REINKE a. a. O. S. 19.

2) Nachträgliche Anmerkung. Während des Druckes dieser Arbeit erschien die Abhandlung von FLEISCHER (Flora, 1874 Nr. 24 ff.). Aus dieser geht hervor, dass einige Juncaceenwurzeln ganz den nämlichen Wachsthumsmodus, wie den hier für *Lycopodium* geschilderten, besitzen. Dasselbe gilt auch für die Gramineenwurzeln, wie ich nach eigener Untersuchung, entgegen JANCZEWSKI (Bot. Zeit. 1874 Nr. 8, zweiter Typus) behaupten kann.

3) Ueber *Azolla*. Jena 1873 S. 46 ff.

Wirklich an *Lycopodium* scheinen die Verhältnisse bei den Adventivwurzeln von *Hydrocharis morsus ranae* und den Faserwurzeln von *Pistia Stratiotes*, nach den Untersuchungen von JANCZEWSKI¹⁾ zu urtheilen, anzuschliessen. JANCZEWSKI rechnet sie zu seinem ersten Wurzel-Typus und sagt hierüber: „In der Spitze einer entwickelten Wurzel sind vier von einander unabhängige primäre Gewebe vorhanden: Haube, Epidermis (Dermatogen), Rinde (Periblem) und Centralcylinder (Plerom). Die Wurzelhaube wird nicht regenerirt, sondern, wenn das Spitzenwachsthum der Wurzel aufhört, vollständig abgeworfen.“ Damit ist nicht ausgeschlossen, ja vielleicht wahrscheinlich, dass in jugendlichem Zustande die Wurzelhaube von dem Dermatogen aus abgegeben wird; doch wird hierüber die Entwicklungsgeschichte erst endgiltig zu entscheiden haben. Auch dürfte vielleicht ein ähnliches isolirtes Weiterwachsthum der Wurzelhaube, wie bei *Lycopodium*, hier nicht ganz ausgeschlossen sein.

Nach der Anlage der Wurzelhaube durch das Dermatogen zeigt letzteres ein recht passives Verhalten während des ganzen fernerer Lebens der Wurzel. Diesem Verhalten verdankt es hier wohl auch vor Allem seine auffallende Stärke und die Höhe seiner Zellen; daher tritt es auch so deutlich über dem ganzen Scheitel der Wurzel hervor, viel deutlicher, als es selbst bei den Metaspermen der Fall ist. Es vermehrt sich nur durch radiale Theilungen, die über dem Scheitel spärlich, aber in der demselben angrenzenden Zone der Wurzelspitze in so schneller Hintereinanderfolge auftreten, dass drei, ja vier derartige Theilungen in einer Zelle, die noch durch ihre äussere Contour als Mutterzelle dieser 4 und 5 Tochterzellen gekennzeichnet ist, zu beobachten sind (Fig. 8, 10 u. 11). Von dieser Zone noch weiter scheitelwärts erfolgt die Streckung dieser Zellen zu bedeutender Länge. Dieselbe beginnt allmählich, nimmt weiter zu, verringert sich wieder, bis die Zellen ihre möglichste Länge erreicht haben und in diesem Zustande während der ganzen Existenz der Wurzel verharren.

Wir können also in diesem Wachsthum des Dermatogens drei unterschiedliche Zonen in akrofugaler Ordnung bemerken: Die erste oder die Theilungszone des Dermatogens, die Zone der Einschaltung vieler radialer Theilungswände. Sie tritt bei allen

1) Bot. Zeit. 1874 Nr. 8. Vergl. auch nachträgliche Anmerkung auf vorhergehender Seite.

in lebhaftem Wachsthum begriffenen Objecten sehr deutlich hervor (vergl. Fig. 8, 10 u. 11).

Die folgende ist die Streckungszone der Epidermis. In ihr dehnen sich nur die in der vorherigen Zone entstandenen Zellen aus, ohne weitere radiale Theilung zu erleiden. In der Mitte dieser Zone ist die Ausdehnung am ergiebigsten. Sie tritt nach und nach auf, erlischt ebenso in der Richtung der letzten Zone. Gleichzeitig fällt in diese zweite Zone die Entwicklung der Trichome. Auf den Figuren 8, 10 u. 11 ist nur der Anfang dieser Zone gegeben. (Siehe auch Fig. 9.)

Die letzte, die Ruhezone, zeigt die Epidermis in einem bereits stabilisirten Zustande.

Aus der Vergleichung der Zelllängen der ersten und dritten Zone ist es ein Leichtes, sich ein Bild von der ergiebigen Ausdehnung der Epidermiszellen innerhalb der zweiten Zone oder der Grösse des intercalaren Wachstums zu machen¹⁾. Bei *L. inundatum* wird übrigens nur die Hälfte der in der Theilungszone producirten Epidermis in der Folge gedehnt, die übrige Hälfte bleibt kurz und bildet sich zu Trichomen um, und zwar wechselt constant eine kurze Trichom-Zelle mit einer langen trichomlosen ab (Fig. 9).

Um ein ungefähres Bild von der Stärke des intercalaren Wachstums bei *L. inundatum* zu bekommen, ist es hier also nöthig, zwei Zellen der ersten mit ebenso vielen der letzten Zone zu vergleichen. Ich führte zu diesem Zwecke bei verschiedenen, eben erst aus dem Stamme hervorgetretenen Wurzeln verschiedene Messungen aus und gewann als mittlere Grösse zweier solcher Zellen in der ersten Zone: 0,016 Mm., dagegen zweier entsprechender Zellen der letzten Zone: 0,2 Mm.

$$(0,016 : 0,2 = 1 : x; x = 12\frac{1}{2}).$$

Es verhielt sich also die definitive Grösse der Zellen nach der Streckung an der Grösse derselben während der Theilung annähernd, wie $12\frac{1}{2} : 1$, oder das Spitzenwachsthum zum intercalaren

1) Es sei hier gestattet, das bis dahin Bekannte über das Intercalar-Wachsthum der Lycopodienwurzel anzuführen. Es besteht nur aus ein paar Bemerkungen von NÄGELI u. LEITGEB a. a. O. S. 122. Die Verfasser behaupten, dass das ganze Längenwachsthum der Wurzel fast ausschliesslich ein intercalares ist, und namentlich durch lebhafte Zellvermehrung in den Segmenten der vermeinten Scheitelzelle stattfindet.

HEGELMEIER a. a. O. S. 808 stimmt diesen Autoren darin bei, dass die Grösse dieses Wachstumes „in der dem Scheitel nächsten Region ein sehr ergiebiges sei.“

Wachsthum, wie $1:12\frac{1}{2}$. Da nun die ungefähre Länge der Wurzel von *L. inundatum* $2\frac{1}{2}$ Cm. oder 25 Mm. beträgt, so werden also nur 2 Mm. dieser auf dem Wege der Zelltheilung, d. h., des Spitzenwachsthum im engeren Sinne, der Rest durch nachherige Streckung erreicht.

Weil nun ferner die mittlere Länge zweier Zellen der ersten Zone: 0,016 Mm., also der einen: 0,008 Mm. beträgt, so dürften durch Theilung, also durch Spitzenwachsthum, ($2:0,008$ Mm.) etwa 250 solcher Zellen entstanden sein. Diese Production vertheilt sich auf die ganze Wachsthumsdauer der Wurzel und zwar so, dass sie bei der Entwicklung der dichotomischen Gabeläste am ergiebigsten ist (Vergl. Fig. 10 und 11 mit 8).

Die erste Anlage einer Dichotomie bis zur Differenzirung der beiden Gabeläste erfordert, wie ich annähernd berechnen konnte, jedes Mal gegen 50 Theilungen. Die Wurzel gabelt sich hier aber gewöhnlich zwei Mal ¹⁾; macht also 100 Theilungen und bleiben 150 für das übrige Spitzenwachsthum, von denen etwa noch 50 Zellen, als der ersten Differenzirung und Hervorbildung der Wurzel innerhalb der Stammrinde angehörend, abzuzählen wären.

Bei denjenigen Lycopodien, bei denen die Wurzelhaare nur aus Zellsegmenten, die durch schiefe Wände abgeschnitten werden, hervorgehen, wie dies NÄGELI und LEITGEB ²⁾ für *L. clavatum* und STRASBURGER ³⁾ für *L. Selago dargethan* haben, dürfte das Intercalarwachsthum bedeutend ergiebiger sein, und zwar den hier bekannten Verhältnissen gemäss doppelt so gross als bei *L. inundatum*. Bei letzterem erfolgen übrigens in den Dermatogenzellen auch Längstheilungen, parallel der Längsaxe der Wurzel; sie bilden dann die Haargruppen, die wie die genannten Theilungen nur auf Flächenschnitten der Epidermis zu sehen sind ⁴⁾.

Das Periblem läuft, wie sich dies auf Längsschnitten zur Anschauung bringen lässt, in continuirlichen Reihen über den Scheitel des Pleroms (Fig. 8). Diese Reihen vermehren sich akrofulgal nur wenig; die Vervielfachung beschränkt sich auch nur auf die dem Plerom nächsten Schichten. Die Verfolgung dieser innersten Schichten über den Scheitel des Pleroms bereitet oft einige Schwierigkeiten.

1) Wurzeln mit zahlreicherer Dichotomie haben auch eine grössere Länge, als angegeben.

2) a. a. O. S. 124.

3) Conif. u. Gnet. S. 356.

4) Siehe NÄGELI und LEITGEB Taf. XVII Fig. 9.

rigkeiten; doch genaueres Studium durch die Scheitelmittle geführter Schnitte lässt die Sonderung des Periblems von dem Plerom sicher feststellen (Fig. 8, 10 u. 11), und es tritt dieselbe schon an ganz jungen Wurzeln, selbst solchen mit noch ungewölbtem Scheitel, deutlich hervor¹⁾ (Fig. 3, 5, 6).

Die Zahl der Periblem-Initialreihen über dem Scheitel des Pleroms ist hier selten mehr als vier (Fig. 3, 5, 6, 8, 10, 11). Dieselben theilen sich nur durch senkrecht zur Oberfläche stehende Wände.

Die von VAN TIEGHEM so genau beschriebene Pleromscheide (Schutzscheide) der Wurzel²⁾ existirt überhaupt nicht.

In Bezug auf ihr intercalares Wachsthum bieten sowohl Periblem als Plerom nur wenig Interesse; sie zeigen Theilungen in allen den drei vorhin für das Epidermiswachsthum unterschiedenen Zonen. Also von besonders markirtem unterschiedlichem Verhalten der Gewebe in verschiedenen Entfernungen vom Scheitel ist hier nichts zu sehen, wenn auch hier unmittelbar unter dem Scheitel die meisten Theilungen stattfinden.

Das Plerom wächst hier ebenfalls ganz so wie das der Phanerogamen mit besonderen Initialen (Fig. 3, 5, 6, 8, 10, 11). An das Plerom des Stammes legt es sich schräg mit breiter, stammabwärts vorgezogener Basis an. Dieser schiefwinklige Anschluss wird erst besonders nach vollendetem Wachsthum der angrenzenden Theile beider Organe deutlich (Fig. 12—16). Von der dem Stammscheitel abgewendeten Seite aus erhält das Plerom, wie auch die Blätter, vom Stamme einen starken, aus Schraubengefässen bestehenden Gefässbündelstrang (Fig. 3 u. 4). Von diesen primären Schraubengefässen aus gehen nun die weiteren Differenzirungen zu Gefässen im Umkreise vor sich, von diesen dann endlich die weitere centrifugale Ausbildung des Xylems³⁾. Die wenigen, unverändert gebliebenen, peripherischen Zellreihen des Pleroms werden, analog denen anderer Wurzeln, von STRASBURGER als *Pericambium* gedeutet⁴⁾, das hier aber als solches functionslos ist.

So sahen wir also die Wurzel endogen im Rindengewebe des

1) Siehe auch STRASBURGER für *L. Selago* a. a. O. S. 356 und Fig. 32 auf Taf. XXV.

2) *Ann. d. sc. natur.* 5^{me} Série T. XIII p. 84.

3) Das Ausführliche hierüber siehe in der Arbeit von NÄGELI und LEITGEB.

4) a. a. O. S. 357.

Stammes entstehen, anfangs mit drei, aber später mit vier gesonderten, von einander unabhängigen Geweben wachsend. Das die junge Wurzel umschliessende Rindengewebe des Stammes, namentlich die Epidermis desselben, umgiebt noch lange die wachsende Wurzelspitze in Form einer Scheide (Fig. 12—16 *wsc*). Noch während das Wachstums der jungen Wurzel innerhalb der Wurzelscheide vor sich geht, werden schon eine Menge Wurzelhaare gebildet, die wahrscheinlich aus den verschleimten Zellen des Inneren dieser Rinde der jungen Wurzel die erste Nahrung zuführen, bis die Wurzel die Scheide endlich durchbricht und in die Erde eindringt.

Die Gabelung der Wurzeln.

Die eigentliche ursprüngliche Verzweigungsart der Wurzeln von *Lycopodium* ist unstreitig die dichotomische¹⁾; und wo sie anscheinend monopodial auftritt, ist auch sie, wie die des Stammes, auf Dichotomie zurückführbar.

Weil bei *L. inundatum* die echte Gabelung in besonders regelmässiger Form auftritt, so soll mich im Folgenden nur diese beschäftigen.

Die Gabelung erfolgt hier, wenn die Wurzeln etwa einen Centimeter Länge erreicht und nachdem sie schon längere Zeit im Boden verweilt haben. In diesen gelangen sie nach Durchbruch der Wurzelscheide sofort, da der Stamm meist unmittelbar dem Boden aufliegt, ja halb in diesen eingesenkt ist. Einmal fand ich die Dichotomisirung der Wurzel sogar schon innerhalb ihrer Scheide vor sich gehend. Somit ist der Vorgang der ersten Gabelung selbst wenigstens bei dieser Species von der Bodenberührung unabhängig²⁾.

Die Schilderung einer Gabelung bei einem Wachstum mit gesonderten Histogenen gab für *L. Selago* zuerst STRASBURGER³⁾. Auch *L. inundatum* bietet ein gutes Object dieselbe in ihren Einzelheiten zu verfolgen. Die Figuren 10 und 11, bei gleicher Vergrösserung gezeichnet, geben die Entwicklungsgeschichte derselben.

Die Gabelung wird durch das centrale Plerom eingeleitet. Es treten radiale Theilungen in den Initialen desselben auf, und so

1) NÄGELI und LEITGEH halten es noch für fraglich. Vergl. a. a. O. S. 117, 121 u. 123.

2) Vergl. NÄGELI und LEITGEH a. a. O. S. 117.

3) a. a. O. S. 356.

vermehrten sie sich seitlich, entsprechend der zukünftigen Dichotomie-Ebene, wobei die ursprüngliche Wachstumsrichtung sich in zwei divergente Richtungen auflöst. Die die Mitte der so vermehrten Plerom-Initialen einnehmenden Zellen hören auf, Initialen zu sein, und zeichnen sich bald durch ihre Grösse vor den als Initialen verbleibenden aus. Auch unterhalb derselben wird alsbald ein indifferentes Gewebe sichtbar (Fig. 10 u. 11 c).

Die über dem Plerom liegenden Histogene scheinen mehr passiv der Gabelung zu folgen, wenigstens möchte man aus dem Verhalten des Gewebes auf eine Spannung derselben innerhalb des Gabelungswinkels schliessen. Der Gabelungswinkel bei *L. inundatum* beträgt annähernd 70 Grad und ist für ein und dieselbe Species ziemlich constant.

Der erste Einfluss, den das divergente Wachstum des Pleroms auf das Gewebe der Rinde im Gabelungswinkel ausübt, ist eine seitliche Vermehrung der Initialen derselben durch radiale Wände (Fig. 10). Die mittleren dieser Initialen werden bald ihrer Function verlustig, und nur die seitlichen bleiben noch als besondere Initial-Gruppen thätig. Bei weiterer Streckung der Plerom-Aeste zeigen diese Exinitialen eine Vermehrung ihrer innersten Schichten durch tangentielle Theilungen. Dieselben beginnen in der Mitte und gehen von hier aus akropetal weiter. Körperlich gedacht, haben diese so entstandenen Zellflächen mehr oder weniger die Form von ineinandergeschachtelten Ellipsoiden, die den grössten Durchmesser in der Richtung der Gabelungsebene zeigen. Sie sind desto flacher, je grösser der Gabelungswinkel ist, und umgekehrt. — In den podialen Winkeln der Dichotomie (d. h. denjenigen, die zum gemeinschaftlichen Schenkel das Plerom des Podiums und zu den andern Schenkeln das der Gabeläste besitzen) thut sich eine Erschlaffung des Periblems, in der Richtung der früheren Wachstumsaxe der Wurzel, in Ausweitung und Vermehrung der Schichten durch tangentielle Theilung kund, was namentlich an Fig. 11 im rechten Podialwinkel (e) hervortritt.

Das Dermatogen verhält sich durchaus so, wie die äusserste Periblemreihe, und sein Verhalten ergibt sich aus der Vergleichung der Figuren 10 und 11 von selbst. Aber gerade hier, bei der Entwicklungsgeschichte der Dichotomie, ist sein Studium besonders lehrreich. Seine Antheillosigkeit an der Regeneration der Wurzelhaube tritt hier besonders deutlich hervor. Nur radiale Theilungen treten in ihm auf und bewirken die seitliche Vermehrung seiner Initialen. Die mittleren verlieren gleichfalls ihren

Werth als Initialen, während die zur Seite abgegebenen zu Initialen der jungen Gabeläste werden.

Auch das Kalyptragen zeigt ein ähnliches Verhalten. Seine Initialen erleiden gleichfalls wie die des Periblems und Dermatogens durch radiale Theilung eine seitliche Vermehrung in der Ebene der Dichotomie. Ebenso differenziren sich aus dieser Reihe die Kalyptragen-Initial-Gruppen der beiden Gabeläste, die nur über diesen die tangentielle Theilung zur Regenerirung der Kappenzellen zeigen, und so im Laufe der Entwicklung, nach Abstossung der früher gemeinschaftlichen Haube, die beiden gesonderten Hauben der beiden Gabeläste produciren. Fig. 10 zeigt die erste tangentielle Theilung der eben gesonderten Initial-Gruppen des Kalyptragens. Die dieselben umgebenden Haubenzellen entstammen noch den gemeinschaftlichen Kalyptragen-Initialen. Bei Fig. 11 ist die Bildung der differenten Wurzelhauben schon bedeutend vorgeschritten.

Ueber das „Polstergewebe“ und über adventive Wurzeln von *Lycopodium inundatum*.

An der Bauchseite des Stammes von *L. inundatum* treten an einigen Stellen eigenthümliche Anschwellungen auf. Sie sind mit blossen Auge leicht bemerkbar und unterscheiden sich von dem umgebenden Gewebe durch ihre intensivere gelbe Farbe. Der Anschwellung, namentlich da, wo sie besonders stark auftritt, entspricht fast immer eine concave Krümmung der Rückenseite. Auch scheint die Anschwellung in bestimmter Beziehung zu den Wurzeln zu sein, denn an so angeschwollenen Stellen findet man dieselben häufig oft zu fünf und mehr bei einander. Entweder umgiebt diese Anschwellung mehrere Wurzeln, oder sie befindet sich zwischen denselben, oder endlich auch neben einzelnen Wurzeln (Fig. 15 u. 16).

Der einzelne Stamm zeigt selten mehr wie zwei solcher Stellen, mit denen er dann besonders fest am Boden haftet, so dass er, bei unvorsichtigem Abnehmen der Pflanze vom Boden, stets an solchen Stellen reisst. Die hier entspringenden Wurzeln sind auch besonders lang und von grösserer Lebensdauer. Auch wird an solchen Stellen dem von rückwärts erfolgenden schnellen Absterben des Stammes stets auf längere Zeit Einhalt gethan. Im Hochsommer und auch im Frühjahr findet man diese Erhabenheit sehr häufig an der Basis des noch lebenden Stammtheiles; auch die

Pseudo-Adventivknospen beginnen nicht selten mit der Production solcher Anschwellung, die das Rindengewebe der Bauchseite um das Vielfache ihrer gewöhnlichen Stärke auftreibt (Fig. 16). Durch Bildung solcher Gewebepolster gewinnen diese Knospen sofort eine grössere Selbständigkeit und werden den Bulbillen ähnlicher. Als ich im Frühjahr solche, an ihrer Basis mit dieser Erhabenheit versehene, isolirte Zweige fand, glaubte ich zunächst bei makroskopischer Betrachtung junge Pflänzchen mit Prothallien vor mir zu haben. Namentlich findet man die Anschwellungen häufig an der Bauchseite des Stammes in der Nähe des Ursprungs des einzigen fertilen Astes.

Schnitte durch solche Stellen geführt, lassen im Grundgewebe des Stammes ein von diesem deutlich unterscheidbares, rundlich umschriebenes Gewebe erkennen, das sich näher der Peripherie als dem centralen Pleromcylinder hält. Wir wollen es als „Polstergewebe“ bezeichnen. Nach der Basis des Stammes zu geht es allmählich in das Grundgewebe über, nach den übrigen Seiten ist es aber scharf gegen dasselbe markirt (Fig. 15 u. 16 p).

Ueber die Beschaffenheit der Elemente des Polstergewebes selbst ist es nicht ganz leicht, sich klar zu werden. Es hat den Anschein, als lägen die Zellen mit ihren dünnwandigen, stark lichtbrechenden Membranen bald sich berührend, bald völlig frei, in einer homogenen, schleimigen Masse, die im Wasser, namentlich aber in Kalium-Hydroxyd sehr quillt, unregelmässig eingebettet. Die beste Orientirung lassen in Alkohol gelegte Präparate zu. Diese schleimige Masse verdankt der Aufquellung der Mittellamellen der Zellwände ihre Entstehung, ein ganz ähnliches Verhalten, wie es SACHS¹⁾ für das Gewebe mancher Fucaceen und für das Endosperm von *Ceratonia Siliqua* angiebt. Die Abbildung des letzteren kann füglich auch zur Veranschaulichung der hier in Frage stehenden Verhältnisse dienen²⁾. Mit Chlor-Zink-Jod oder Jod und Schwefelsäure färbt sich die innere Zellschicht dieser Zellen blau, wie die Membranen der Zellen des Grundgewebes. Die verschleimten äusseren Zellhautschichten bleiben dagegen unverändert.

Der Inhalt dieser Zellen ist frei von Stärke, während das umliegenden Grundgewebe, auch die wenigen Zellreihen an der Basis dieser Gewebepolster, dieselbe in grosser Menge zeigen. Ausser

1) Lehrbuch der Botanik. IV. Aufl. S. 36.

2) a. a. O. Fig. 39.

Fetten und stickstoffhaltiger Substanz, die im älteren Gewebe aber verschwinden, findet man noch eine Menge chromgelber Körnchen, die im Alkohol nach und nach ihre Farbe verlieren, zum Theil sich auch lösen.

Später treten zwischen diesem Gewebe und dem Fibrovasalstrange mächtige Lufthöhlen im Grundgewebe auf, die sich bis in die Wurzeln ziehen (Fig. 16 *l*).

Das an der Basis dieses eigenthümlichen Gewebes peripherisch befindliche Rindengewebe verdient noch nähere Beachtung. An dieser Stelle wird die Epidermis besonders markirt und als ziemlich regelmässige, gleich tiefe Zellschicht entwickelt. Viele ihrer Zellen wachsen dann zu langen, starken Trichomen aus und können immer wieder durch neue aus derselben Schicht ersetzt werden. Man findet sonst an keiner Stelle der Oberfläche des Stammes trichomatische Bildungen, und ihre Function muss demnach in inniger Beziehung zum Polstergewebe stehen. Zwischen den Haaren trifft man stets eine Menge Fadenalgen eingebettet, ein Beweis, dass es hier nicht an Feuchtigkeit fehlt. Letzterer Umstand ist geeignet, einiges Licht auch auf die Function des Polstergewebes zu werfen. Die schleimige Zwischenmasse wird nämlich Wasser begierig anziehen und so als Wasserreservoir für die übrige Pflanze dienen können.

Seine Anlage findet dieses Gewebe im Rindengewebe des Stammes, ziemlich nahe dem Stammscheitel und gewöhnlich zwischen jungen Wurzelanlagen (Fig. 14 *p*). Einige Zellen füllen sich hier dicht mit Plasma und beginnen nun eine lebhaftete Allwärtstheilung. Die Bauchseite des Stammes wird an dieser Stelle bald aufgetrieben, das Grundgewebe grenzt sich im Bogen gegen das Polster ab. — Bei den anderen Lycopodien fehlt dieses Gewebe.

Wie schon gesagt, steht dieses Polstergewebe stets in der Nähe der Wurzeln. Es kann aber auch noch die Bildung nachträglicher, adventiver Wurzeln veranlassen. Daher das gehäufte Vorhandensein der Wurzeln an dieser Stelle; es sind theils ursprüngliche, theils adventive. Letztere werden meist tiefer im Rindengewebe des Stammes angelegt, als wir dies für die älteren gefunden haben, und legen sich auch rechtwinkliger an den Fibrovasalcylinder des Stammes, als die übrigen, an (Fig. 15).

Solche adventive Wurzeln ausser der akrofugalen Folge scheinen auch an anderen Stellen des Stammes aufzutreten; doch habe ich ihre Entwicklungsgeschichte nicht verfolgt und muss es daher dahingestellt lassen, ob sie wirklich adventiv und nicht etwa nur

in ihrer Entwicklung zunächst nur zurückgebliebene Wurzeln sind. Für den adventiven Charakter spricht auch hier ihr rechtwinkliger Ansatz am Stamme, der darauf hinzuweisen scheint, dass sie erst nach erfolgter Streckung der Gewebe entstehen, während doch hier die Wurzeln sonst vor dieser Streckung angelegt werden.

Die Wurzeln anderer *Lycopodium*-Arten.

Von den übrigen *Lycopodium*-Arten, die ich mir verschaffen konnte, gelang es mir nur, von *L. clavatum* einige junge Zustände von Wurzeln zur Ansicht zu bekommen. Bei 1 Mm. Entfernung vom Scheitel fand ich dort einen ähnlichen Zustand, wie ihn Fig. 2 für *L. inundatum* darstellt. In 3 Mm. Entfernung war schon die Ausbildung der Anlage in der Weise vorgeschritten, dass der Scheitel seine definitive Form, die eines Paraboloids, zeigte. Die jungen Wurzeln sind hier gewöhnlich sehr stark und von sehr kleinzelligem Gewebe gebildet. Immerhin zeigte mir ein günstiges Präparat aus einer schwachen Anlage auch hier fast ganz dieselben Verhältnisse, wie bei *L. inundatum*. Central das Plerom, das hier übrigens meist rechtwinklig an den Vasalkörper des Stammes ansetzt und über dessen Scheitel mehrere Periblemreihen gehen. Die Grenze zwischen Periblem und Plerom ist hier für gewöhnlich nicht leicht zu verfolgen, doch das erwähnte günstige Präparat zeigte sie deutlich. Sehr schwer ist es hier immer, die Grenze zwischen Periblem und Dermatogen und dem Beginne der Wurzelhaube zu bestimmen, da alle drei Gewebe gleich grosse Zellen und gleichen Zellinhalt zeigen. Nichts destoweniger lassen sich auch an jungen Wurzelanlagen die Histogene von seitwärts an continuirlich über den Scheitel der Anlage verfolgen. Nach wiederholter Gabelung der Wurzel, also an älteren, schwächeren Wurzeln, tritt das bekannte Wachstum durch vier gesonderte Gewebe deutlich hervor.

Von den Wurzeln von *L. annotinum* und *L. Chamaecyparissus* gilt ziemlich dasselbe. Auch hier ist das Wachstum durch vier unterschiedliche Histogene festzustellen und war ebenfalls an schwächeren Wurzeln, namentlich nach mehrmaliger Dichotomisierung an den letzten Gabelästen zu erkennen.

Ein sehr empfehlenswerthes Object für das Studium der Wachstumsverhältnisse der *Lycopodium*-Wurzeln ist, wie schon hervorgehoben, *L. Selago*. An günstigen Schnitten übersieht man auf einen Blick das ganze Wachstum. Die Zahl der über den

Scheitel des Pleroms laufenden Periblem-Initialreihen ist, wie auch bei den vorher angeführten Arten, je nach der Stärke der Wurzel eine sehr wechselnde. STRASBURGER giebt in seiner Abbildung einer solchen Wurzel¹⁾ drei bei einer besonders starken fand ich sogar acht solcher Reihen.

Die Einsenkung der Haubenschicht in das Dermatogen, wie sie STRASBURGER abbildet, und die so die Vermuthung erweckt, die Haubenschicht sei kürzlich erst vom Dermatogen abgegeben worden, ist mir in dieser Weise nie vorgekommen. Meiner Ansicht nach ist auch für diese Art ein Wachsthum mit vier gesonderten Histogenen anzunehmen. STRASBURGER meinte, die Wurzelhaube werde hier durch das Dermatogen regenerirt; uns hat L. inundatum eines anderen belehrt, und die von mir geschilderten Theilungen in der innersten Kalyptrogenschicht sind auch aus STRASBURGER's Zeichnung zu ersehen.

Auch das Studium der Entwicklungsgeschichte der Dichotomie ist hier sehr leicht und zeigt ebendieselben für L. inundatum angegebenen Verhältnisse. Die Gabeläste des Pleroms treten im Winkel der Dichotomie sehr scharfwinkelig aneinander.

Die von mir unterschiedenen drei Zonen der Dermatogenentwicklung sind hier weniger deutlich ausgeprägt. — Von einer Pleromscheide habe ich auch bei den jetzt behandelten Arten nie etwas bemerken können.

Durch die Bildung der Trichome nimmt L. inundatum eine Einzelstellung unter den von mir untersuchten Arten ein. Während bei den übrigen Arten diese Trichome aus, nur durch schräge Wände gebildeten, Zellabschnitten entstehen, wachsen dieselben bei L. inundatum aus ganzen Zellen hervor.

Isoëtes lacustris.

Wachsthum der ersten Wurzel.

Vergleichung der Keime von Selaginella und Isoëtes. Die Differenzirung und die Wachstumsweise der Histogene der Wurzel.

Wir sind gewohnt, Isoëtes mit Selaginella in den Selaginellen zu vereinigen. Von SACHS ist in der neuesten Auflage seines Lehrbuches dieser Unterabtheilung der Lycopodiaceen oder Dichoto-

1) Conif. und Gnet. Fig. 32 Taf. XXV.

men ein neutralerer Name — Ligulaten — gegeben worden. Immerhin fassen wir hiermit zwei Pflanzengattungen zusammen, die vielleicht eben so viele Verschiedenheiten zeigen, wie die in den Metaspermen vereinigten Mono- und Dikotylen. Erst die genauere Kenntniss von *Isoëtes*, zu der im Folgenden ein kleiner Beitrag geliefert werden soll, kann uns übrigens über ihr wahres Verhältniss zu *Selaginella* aufklären.

Die embryonale Entwicklung von *Selaginella* ist uns durch PFEFFER neuerdings bekannt geworden¹⁾. Zur Vergleichung mit *Isoëtes* dürften folgende Hauptpunkte in Betracht gezogen werden: Wir haben von den ersten Entwicklungsstadien der Eizelle an bei *Selaginella* eine primäre Axe am Embryo zu unterscheiden, die in der Richtung des Embryoträgers liegt. Hat sich an der langgestreckten vierzelligen Embryoanlage als letztes Segment die zweischneidige Scheitelzelle herausgebildet, so entstehen seitwärts von derselben, in den nächst jüngsten Segmenten die beiden Keimblätter, welche durch Scheitelzellen wachsen. Der zwischen den Keimblättern und dem Embryoträger gelegene Theil wird zum hypokotylen Gliede, aus welchem seitwärts nach weiterem Wachsthum des Embryos (und zwar aus der Seite, nach welcher das älteste Segment der Keimmutterzelle gebildet worden war) die erste Wurzel und der Fuss hervorgehen. Die Ausbildung derselben veranlasst eine Verschiebung der Embryonalaxe um fast einen rechten Winkel gegen ihre ursprüngliche Richtung.

Die Darstellung der embryonalen Entwicklung von *Isoëtes*, wie sie uns HOFMEISTER gegeben²⁾, wird nach dem, was ich bisher gesehen, wesentlich zu berichtigen sein. Leider fand ich in dem mir zur Verfügung stehenden Material nur wenig jüngere Entwicklungszustände. Eine lückenlose Verfolgung der Entwicklung war also ausgeschlossen und musste bis auf Weiteres verschoben werden. Doch liessen sich folgende Gesichtspunkte zur Feststellung des Verhältnisses zu *Selaginella* gewinnen: Die erste Theilung der Eizelle ist bei beiden gleich (vergl. auch bei HOFMEISTER). Der mehrzellige Embryo zeigt aber alsbald ein verschiedenes Wachsthum in seinen beiden Hälften, die eine, obere, wächst stärker, und zwar dem Halse des Archegoniums zu; sie bildet den kotylichen Keimtheil. Die andere, untere, wächst nur schwach

1) Die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella*. HANSTEIN's bot. Abhandl. IV. Heft. 1871.

2) a. a. O. S. 131 ff.

dem Innern der Spore zu; sie bildet den hypokotylen Theil des Keimes. Alle diese Theile liegen in der Richtung seiner primären Axe, die am hypokotylen Keimtheil mit der Stelle abschliesst, wo die erste Wurzel ihre spätere Entstehung findet. Auf diesem Entwicklungszustande hat der Embryo die grösste Aehnlichkeit mit einem monokotylen Keime, und als solcher steht er auch mit seinem einen Keimblatte den dikotylen Selaginellen scharf gegenüber. — Der kotyle und hypokotyle Keimtheil werden schon sehr frühe durch das Hervortreten des Ligulargebildes, in Gestalt einer sich trichomartig hervorwölbenden Zelle, gegen einander abgegrenzt. Unter der Basis der Ligula findet der Vegetationskegel des Stammes seine Entstehung.

Schon früher tritt seitlich aus der primären Axe, an der dem zukünftigen Stammscheitel entgegengesetzten Seite, der Fuss hervor. Derselbe ist auch hier weiter nichts, als eine seitliche Pro-tuberanz, entstanden aus der Auftreibung dieses Stammtheils durch Vergrösserung und theilweise auch unregelmässige Theilung der Zellen¹⁾. Es ist dies eben nur ein Auswuchs dieses Theils der Axe, der dem Keime die ausserhalb desselben aufgespeicherten Nährstoffe zuführt. Das Hervortreten des Fusses hat eine leichte Verschiebung des hypokotylen Cauloms gegen den kotylischen Phyllom zur Folge.

Von dem Wachsthum des Kotyledons durch eine Scheitelzelle konnte ich nichts bemerken; sein Wachsthum schliesst an das der späteren Blätter an. Obgleich er das schwächste aller späteren Blätter ist, so übertrifft er doch in seiner Länge den hypokotylen Keimtheil um ein Vielfaches, tritt aus dem Archegonium nach aussen hervor, ergrünt und ist befähigt, dem Keime die erste selbstständige Nahrung zu bereiten. Der Kotyledon schwillt oft nicht unbedeutend unmittelbar über seiner Basis, dicht über der Ligula, an. Dieses im Verein mit der vorhin erwähnten Verschiebung des Kotyledons gegen das hypokotyle Glied verursacht eine Einbuchtung an der Grenze zwischen beiden, die der jungen Pflanze eine noch grössere Aehnlichkeit mit einem monokotylen Keime verleiht. In dieser Einbuchtung, die von der Kotyledonarbasis scheidenartig umfasst wird, liegt der Stammscheitel, und hier entsteht bald das erste Stengelblatt; Alles interessante Analogien mit den Monokotylen.

1) Vergl. dafür PFEFFER über Selaginella, a. a. O. S. 49, dagegen HOFMEISTER a. a. O. S. 136.

Wie wenig Uebereinstimmungen zwischen *Selaginella* und *Isoëtes* bei ihrer embryonalen Entwicklung aufzufinden sind, erhellt hieraus zur Genüge, und der Gegensatz wird auch noch durch die weitere Thatsache verstärkt, dass keines der Organe von *Isoëtes* mit einer Scheitelzelle wächst.

Ungefähr gleichzeitig mit der Entstehung des ersten Stengelblattes beginnt auch die Entwicklung der ersten Wurzel. Diese ist nicht, wie bei *Selaginella*, eine seitlich aus der Axe entstandene, sondern eine axile, oder eine Haupt- oder Pfahlwurzel, im Sinne, wie die der Phanerogamen, nur unterschieden von diesen durch ihre exogene Entstehung. Eingeleitet wird letztere durch eine tangential Theilung in der äussersten Zellschicht des dem Stammscheitel gegenüberliegenden äussersten Keim-Endes, in der Nähe des Fusses, der bei seiner weiteren Ausbildung die sich entwickelnde Wurzel aus ihrer ursprünglichen Lage, in der Richtung des Medianschnittes aller übrigen Organe, verdrängt.

Zur Zeit, da die longitudinale Theilung in der äussersten Zellreihe parallel zur Aussenfläche des Keimkörpers beginnt, ist diese seine äusserste Stelle oft schon zur Wurzelanlage etwas hervorgewölbt. Die Theilungen ergreifen nun akrofulgal noch wenige benachbarte Zellen derselben Reihe. Die innerste Schicht dieser so entstandenen Doppelreihe bildet das Kalyptragen und das Dermatogen oder das „Kalypstro-Dermatogen“ der Wurzel. Die äusserste Zellreihe wird zur ersten Kappenschicht derselben, oder die noch ungetheilte den Scheitel der Wurzel überziehende erste Zellreihe lässt sich schon als Proto-Kalypstro-Dermatogen derselben bezeichnen, durch deren erste Thätigkeit die primäre Zellreihe der Wurzelhaube gebildet wird.

Gleichzeitig, ja, nach einigen Präparaten zu urtheilen, schon früher, hat die Sonderung der Gewebe im Innern des Wurzelkörpers ihren Abschluss erreicht. Auf welche Weise dies im Einzelnen zu Stande gekommen, konnte ich an dem spärlichen Material nicht entscheiden; diese Differenzirung greift auf frühe embryonale Entwicklungsstadien zurück.

Aber mit voller Klarheit unterrichtet uns Fig. 17 über das fernere Wachstum der Wurzel. Die Differenzirung der Histogene ist vollendet und das erste Spitzenwachsthum hat begonnen. Die äussere Doppelreihe, die Haubenschicht und das Kalypstro-Dermatogen, haben sich erweitert und durch radiale Theilung ihre Zellen vermehrt. Unter denselben befinden sich zwei sehr convexe

um das Plerom liegende Periblemreihen, die Initialen des Periblems, die in fernerm Wachsthum der äusseren und inneren Rinde gesondert ihren Ursprung geben. Mit dem Gewebe des Fusses stehen sowohl Dermatogen als Periblem seitwärts in continuirlicher Verbindung; eine scharfe Grenze ist nicht vorhanden, und man kann, wenn man diese Zellenreihen bis zu dem Kotyledon verfolgt, sich wirklich nicht des Eindrucks erwehren, dass der Fuss nur eine Anschwellung der Axe, aus der Volumzunahme und Theilung einzelner Zellen derselben hervorgegangen, aber kein besonderes Organ an derselben sei.

Das Plerom wächst im wahrsten Sinne des Worts mit einer Scheitelzelle. Es gipfelt in einer nach oben sphärischen oder auch polygonalen Zelle, die nach unten mit breiter Basis den von ihr abzuleitenden Pleromzellen aufsitzt. Das Plerom zieht [sich bis unter den Scheitel des Stammes, an welcher Stelle sich das Procambium des Keimblattes, einen Bogen hinter der Ligula beschreibend, zu ihm gesellt. Wie weit dieses Wurzelplerom schon wirklich aus seiner Initialzelle entstanden ist, kann ich nicht sagen. — Dieses Plerom der ersten Wurzel ist hier von besonderem Interesse, weil es das einzige axile Plerom dieser Pflanze ist. Es gehört in seinem ganzen Verlauf der Wurzel an, und wo es aufhört, beginnt der hier nur zwei Zellen hohe Stamm der Pflanze, welcher es nie zur Differenzirung eigener gesonderter Gewebe bringt. Auch alle an diese Stelle, dem Ende des Wurzelpleroms, zusammen tretenden Gefässstränge sind wenigstens in der Jugend der Pflanze blatt- und wurzeleigene.

So folgt also die erste Wurzel schon im Beginne ihres Wachstums einem ganz phanerogamen Typus; sie zeigt ein Wachsthum mit drei gesonderten Histogenen. Bedeutend verschieden ist sie hingegen sowohl in ihrem morphologischen Werthe, als auch in ihrem histologischen Verhalten von der ersten Wurzel von *Selaginella*¹⁾.

Ganz abweichend wird bei Hofmeister die Entstehung der ersten Wurzel von *Isoëtes* abgebildet und beschrieben. Er sagt²⁾: „Ihre Entwicklung hebt an mit der Vermehrung einer Zelle des inneren Gewebes des Embryo“, einer Zelle, welche durch eine Zellschicht von der Oberfläche des Keimes getrennt und der Anfangszelle des ersten Wedels gegenüber liegt. Diese Zelle von

1) Siehe darüber Pfeffer a. a. O. S. 41.

2) a. a. O. S. 136 ff.

eigenthümlicher Form, HOFMEISTER's Scheitelzelle, giebt allen Geweben der Wurzel in der oben angeführten Weise ihre Entstehung. HOFMEISTER hält also eine unter dem Scheitel liegende Initialzelle der äussersten Periblemreihe für die Scheitelzelle der Wurzel. Allerdings tritt oft eine solche Zelle durch besondere Grösse hervor, kann aber, wie wir gesehen haben, die von HOFMEISTER vindicirte Rolle durchaus nicht beanspruchen.

Auf späteren Zuständen, als dem durch Fig. 17 illustirten, ist das Spitzenwachsthum der Wurzel wenig mehr ergiebig. Die weitere Ausbildung in die Länge ist zum grössten Theile Resultat des nun beginnenden, sehr starken intercalaren Wachsthum, von dessen Stärke man sich leicht ein Bild machen kann, wenn man die Dermatogenzellen dieser Anlage mit denjenigen der ausgewachsenen, ziemlich einen Cm. messenden Wurzel vergleicht.

Fig. 18 zeigt ein etwas späteres Entwicklungsstadium. Am Scheitel ist wenig Veränderung zu bemerken. Das Kalypstro-Dermatogen steht im Begriff, eine weitere Zellschicht der ersten Kappenreihe durch Theilung beizufügen. Auf dieser Stärke bleibt dann die Wurzelhaube der ersten Wurzel stehen; selten tritt noch eine Kappenschicht hinzu. Alle aber bleiben einschichtig und vermehren sich nicht weiter. — Auffallend ist bei der sonst ziemlich symmetrisch entwickelten Wurzel der unsymmetrisch-akrofurale Verlauf der tangentialen Theilung der Kalypstro-Dermatogenschicht.

Das Periblem zeigt abwärts von seinen Initialen Spaltungen sowohl der äusseren als auch der inneren Rindenreihen. — Die Art und Weise, wie die einzige Plerom-Initiale sich verhält, ist sehr einfach. Sie schneidet durch Querwände von ihrer Basis Segmente ab, die dem inneren Gewebe zu Gute kommen, und im weiteren Verlauf durch Längs- und Querwände sich weiter theilen und so den centralen, nur schwachen Pleromkörper aufbauen. In manchen Fällen scheint es auch, als könne diese Initiale sich nach Art einer zweisehnidigen Scheitelzelle theilen (Fig. 17, 25, 26).

Im Ganzen ist es leicht, sich über das Wachsthum der *Isoëtes*-Wurzeln zu orientiren, nur muss man sich hüten, stark im intercalaren Wachsthum begriffene, oder völlig ausgewachsene Wurzeln zum Gegenstande des Studiums zu wählen, vielmehr muss man sich an junge Wurzelanlagen halten.

Entwicklungsgeschichte der ersten Seitenwurzel und der übrigen Wurzeln.

Die Entwicklungsgeschichte der zweiten Wurzel, d. h. der ersten Seitenwurzel von *Isoëtes*, die ich lückenlos verfolgen konnte, bringt uns eine weitere Stütze für die oben ausgesprochene Deutung des Wurzelwachstums von *Isoëtes*. Sie tritt neben der Basis des ersten Stengelblattes seitlich am Stamme in einer Ebene hervor, die mit den Medianebenen aller bisher angelegten Organe zusammenfällt. Ihre Anlage erfolgt zu einer Zeit, in der die Hauptwurzel noch nicht das Maximum ihrer Entwicklung erreicht hat und die Anlage des zweiten Stengelblattes eben beginnt. Sie unterscheidet sich von der ersten Wurzel dadurch, dass sie seitwärts an der Keimaxe und endogen, wie alle späteren Wurzeln, angelegt wird, also mit allen diesen ihr folgenden Wurzeln unter die REINKE'sche Bezeichnung der Beiwurzeln fällt. Alle diese Beiwurzeln von *Isoëtes* stehen, wie bekannt, in bestimmter gesetzmässiger Beziehung zu den Blättern des Stammes.

HOFMEISTER giebt von der Entwicklung der in Frage stehenden ersten Seitenwurzel folgende kurze Schilderung¹⁾: „Sie entsteht aus der Vermehrung einer dem zum Gefässbündel werden den Zellstrange (des ersten Stengelblattes) benachbarten Zelle, völlig in der nämlichen Weise, wie die erste Wurzel.“

Das genaue Studium der Entwicklungsgeschichte dieser Wurzel, die beiläufig gesagt, in der Präparation die geringsten Schwierigkeiten bereitet, hat mir nun Folgendes ergeben: Zu einer Zeit, wo das erste Stengelblatt noch wenig über die Keimblattscheide hervorragte und auf dem Medianschnitt nur aus einem indifferenten, meristematischen Gewebe sich zusammengesetzt zeigt, tritt unterhalb der Basis dieses Blattes, stets unmittelbar unter der äussersten in die Keimblattscheide aufwärts laufenden Zellreihe, gegenüber der Ansatzstelle des Kotyledonar- und des Wurzelstranges, eine einzelne Zelle durch besondere Grösse hervor. Ihre Form ist bei verschiedenen Objecten eine sehr wechselnde. Man könnte leicht in ihr die vermuthete Scheitelzelle sehen, aber ihr ferneres Verhalten zeigt bald ihren wahren Charakter. Sie ist die Protokalyptro-Dermatogenzelle der ersten Wurzel des Stammes und theilt sich bald durch eine longitudinale, zur Aussenfläche parallele Wand in zwei Zellen, von den die äussere die erste Kappen-

1) a. a. O. S. 141.

zelle der Wurzel darstellt, die innere aber zur Kalypstro-Dermatogenzelle wird (Fig. 22, 23). Sofort treten in den Zellen zwischen dieser Stelle und der Vereinigungsstelle der divergirenden Gefässbündelstränge des Keimblattes und der primären Wurzel Vergrösserungen und Theilungen ein, die die Sonderung der übrigen Meristeme der Wurzel zur Folge haben.

Die Differenzirung in Periblem und Plerom geschieht auf dem kürzesten und einfachsten Wege und zwar in den meisten Fällen von aussen nach innen vorschreitend. Bedingt wird die Art und Weise der Differenzirung dann weiter von der Stärke des zu derselben verwendeten Meristems. Bei ganz schwachen Keimen, wo nur eine Zelle zur Differenzirung der noch fehlenden Histogen-Initialen zur Verfügung steht, theilt sich dieselbe durch zweimal aufeinanderfolgende Querwände zu den Proto-Initialen dieser Gewebe; die zwei äusseren werden zu denen des Periblems und die innerste zur Initiale des Pleroms.

Bei Keimen mittlerer Stärke, wo die zwischen der Proto-Kalypstro-Dermatogenzelle und der Vereinigungsstelle der Gefässbündel mehrere Zellen liegen, treten drei Fälle der Sonderung ein. In dem einfachsten Falle, wo sie in hinreichender Anzahl vorhanden, werden diese ohne Weiteres zu den Periblem- und Plerom-Initialen, die so gleichsam von Anfang an vorhanden waren. Sind nur zwei hintereinanderliegende Zellen in der fraglichen Strecke vorhanden, so wird es von deren relativem Grössenverhältniss abhängen, welche von beiden sich theilt. Ist es die erste, so wird sie zu den beiden Periblem-Initialen; ist es dagegen die zweite, innerste Zelle, so giebt sie durch eine Quertheilung eine Zelle nach oben als zweite Initiale für das Periblem ab und bildet aus ihrer nach innen gelegenen Hälfte die Ur-Plerom-Initiale.

Der Vorgang der Differenzirung der Wurzel-Histogene geschieht von aussen nach innen in ähnlicher Weise, wie sie für diese Wurzeln bei den Phanerogamen gilt, und in umgekehrter Folge, als wir sie bei *Lycopodium* kennen gelernt haben.

Das ganze Plerom dieser Wurzel lässt sich also auf eine Zelle, seine Proto-Initiale zurückführen, die stets, doch in wechselnder Entfernung über dem Vereinigungspunkte der Gefässbündel der Hauptwurzel und des Kotyledons liegt (Fig. 23 u. 24). Es schliesst unmittelbar an den procambialen Strang des ersten Stengelblattes an, der sich bald aus dem Meristem heraus differenzirt (vergl. Fig. 25). Vielleicht gelingt es einmal, auch bei der Hauptwurzel

das ganze Plerom von einer Zelle abzuleiten, wenigstens schliesst Fig. 17 diese Möglichkeit nicht aus.

Schon während dieser ersten Sonderung der innern Gewebe der Wurzel macht sich eine Zunahme der Zellen über der Plerom-Initiale derselben nöthig. Sie beginnt mit der Vermehrung in der über dem Wurzelscheitel liegenden peripherischen Zellreihe der Wurzelscheide (Fig. 23 *wsc*), und wiederholt sich in ähnlichen radialen Theilungen auch in den äusseren Schichten der Wurzel (vergl. Fig. 23 u. 24). Dies ist der Beginn des nun eintretenden starken Spitzenwachsthumns dieser Wurzel.

Das Plerom arbeitet sich durch die Thätigkeit seiner Scheitelzelle stark hervor und schliesst andererseits mit dem Gefässbündel des ersten Stengelblattes vereint an der Ansatzstelle des Bündelstranges vom Kotyledon an den der Hauptwurzel an (Fig. 25 u. 26).

Die Periblem-Initialen folgen dem Wachsthum des Pleroms durch radiale Theilungen in ihren Zellen nach, und so ordnet sich das Periblem in scharf convexe Reihen über dem Scheitel des Pleroms. Seitwärts schliesst sich das Periblem an dasjenige der älteren Wurzel und des Stengelblattes an (Fig. 25). Die äussere und innere Rinde wachsen von Anfang an durch gesonderte Initialen und zeigen auch in ihrem späteren Verhalten ganz verschiedene Eigenschaften. Seitwärts vom Scheitel treten noch einige Spaltungen in ihren Reihen auf, doch in dieser Wurzel nie mehr in jeder Reihe, denn eine. Die innere Rinde ist stets schwächer, als die äussere.

Das energische, durch radiale Theilungen bedingte Wachsthum des Kalypstro-Dermatogen wird uns durch Fig. 23, 24 und 25 veranschaulicht. In derselben Weise, durch radiale Theilungen, erfolgt auch das Wachsthum der beiden über ihr liegenden Zellreihen, der ihr entstammenden Kappenzellreihe und der Wurzelscheide. Nur noch eine tangentielle Theilung erfolgt auf nun folgendem Entwicklungszustande in der Kalypstro-Dermatogenschicht; damit hat die Anlage, bei gleichzeitiger Hervorwölbung, das Maximum ihrer Dicke erreicht, und nun beginnt ein starkes intercalares Wachsthum.

Die Wachstumsrichtung dieser Wurzel, obgleich in der Anlage rechtwinklig zum Gefässstrange der Hauptwurzel (Fig. 22 und 23), nimmt bald eine nach abwärts geneigte Richtung an (Fig. 25), und wird bei weiterer Richtungsänderung endlich fast der Hauptwurzel parallel (Fig. 26).

Es erübrigt noch, an Fig. 26 die Art des ersten intercalaren Wachstums dieser Wurzel zu studiren. Dieses macht sich bei allen Wurzeln zunächst an der Basis derselben geltend und pflanzt sich von da langsam bis zum Scheitel fort¹⁾. Dabei unterbleibt zunächst nicht alles Spitzenwachsthum; es verlangsamt sich aber immer mehr und mehr und hört endlich auf, wenn das Intercalar-Wachsthum den Scheitel erreicht hat. Hiermit hat dann überhaupt auch die Lebensfunction der Wurzel ihr Ende erlangt, und das Absterben derselben beginnt.

Kurz nachdem der Zustand der Fig. 25 erreicht worden, tritt eine Spaltung in dem Kalypstro-Dermatogen ein; die nächstfolgende Spaltung findet aber erst nach bedeutendem Längenwachsthum auf dem Zustande der Fig. 26 statt. In der ganzen Zeit des nachfolgenden Wachstums ist nur noch eine, die letzte, Theilung zu verzeichnen, so dass die Wurzelhaube dieser Wurzel bei *Isoëtes* definitiv am Ende ihrer Entwicklung vier Kappenschichten aufzuweisen hat, also nur um eine Kappenschicht reicher ist, als die Hauptwurzel. Die Kappenschichten vermehren sich auch hier nicht durch tangentielle Theilung, eben so wenig, wie bei den zunächst folgenden Wurzeln, und überspannen den Scheitel eben so unsymmetrisch, wie an der Hauptwurzel.

Die stärkste Ausdehnung hat das Gewebe der jungen Pflanze in dem Winkel der Gefässsstränge dieser Wurzel und des zu ihr gehörigen Blattes erlitten, wie ein Vergleich von Fig. 26 und 25 ergiebt. Die Streckung dieser Gewebspartie hat namentlich die Abwärtskrümmung der Wurzel zur Folge.

Wenn die eben besprochene erste Stammwurzel noch in starkem intercalaren Wachsthum begriffen ist, so wird die Anlage einer zweiten vorbereitet. Sie tritt an der breiten Seite des Stammes hervor, der jetzt einen elliptischen Querschnitt zeigt, und entsteht (die Lage des Objectes immer gleich der in Fig. 17 dargestellten gedacht) an dessen vorderer Seite, an der Stelle, wo der kurze Durchmesser der Ellipse den grössten schneidet, an der nämlichen Stelle, an der der Gefässsstrang der Hauptwurzel seinen Anfang nimmt, und die Gefässsstränge der ersten Seitenwurzel und der Blätter gleichfalls beginnen. An der entgegengesetzten Seite entsteht später die dritte Seitenwurzel. Während nun die zweite gleich nach ihrer Anlage sich nach links und abwärts wendet, und

1) Vergl. auch NÄGELI und LEITGEB a. a. O. S. 132.
Bd. VIII, N. F. I

neben der Hauptwurzel den Stamm durchbricht, nimmt die dritte Stammwurzel die Richtung nach rechts und abwärts an.

Die Untersuchung der Entwicklung dieser Wurzeln ist, weil sie ihre ursprüngliche Richtung nicht beibehalten, mit Schwierigkeiten verbunden. Nur auf jüngsten Entwicklungszuständen erhält man gute Ansichten von der Anlage, wenn man quer durch den Stamm oder parallel zum kürzesten Durchmesser desselben schneidet. Mir genügte es, zu sehen, dass die Entstehung dieser Wurzeln in derselben Weise vor sich geht, wie die der ersten Seitenwurzel, mit dem Unterschiede, dass sie tiefer im Stammgewebe ihren Ursprung nehmen¹⁾.

In der Nähe der Vereinigungsstelle der Gefässbündelstränge differenzieren sich eine oder wenig mehr Zellen zum Kalypetro-Dermatogen, erleiden tangentielle und radiale Theilung, während sich von hier aus bis zum procambialen Strange des entsprechenden Blattes aus der zwischenliegenden Zellschicht die übrigen Histogene sondern; dann tritt auch hier sofort das ergiebigste Spitzenwachsthum auf. — Die Anlagen dieser Wurzeln übertreffen die der vorhergehenden an Stärke, und die fertigen Wurzeln selbst dann auch die früheren an Wachsthumsdauer. Beides steigert sich von der ersten Wurzel an überhaupt stufenweise, in dem Maasse, als auch die ganze übrige Pflanze an Stärke zunimmt.

Die Gabelung der Wurzeln und die Ausbildung ihrer Gewebe.

Die Dichotomie dieser Wurzeln lässt sich am geeignetsten an älteren Pflanzen verfolgen. Auch von diesen stand mir genügendes Material aus dem botanischen Garten hier zur Verfügung.

Zu der Zeit, wo diese Pflanzen zu treiben begannen, benutzte ich ihre eben den Stamm durchbrechenden Wurzeln zu diesem Studium, indem ich aus denselben in der Richtung ihrer zukünftigen Dichotomieebene eine Mittellamelle herausschnitt. Nach einiger Mühe gelang es mir, die erwünschten Präparate zu erlangen, von denen ich zwei in Zeichnung wiedergebe (Fig. 20 u. 21). Folgende Punkte sind aber bei der Beurtheilung solcher Präparate in Betracht zu ziehen: Das Plerom liegt auch in dem Scheitel der Wurzel nicht ganz central²⁾, und zwar so, dass der mathematische Medianschnitt der Dichotomie die Wachstumsverhältnisse

1) Vergl. dazu HOFMEISTER a. a. O. S. 141 ff.

2) Vergl. auch NÄGELI und LEITGEB a. a. O. S. 132.

nicht richtig veranschaulichen kann. Ferner zeigen die Gabelenden wie auch bei *Lycopodium*, meist eine leichte Krümmung nach aussen. Endlich macht es Schwierigkeiten, den schwachen Pleromcylinder namentlich bei starken Wurzeln für beide Gabeläste gleichzeitig zu treffen. Doch unter vielen Präparaten sind einzelne immer verwendbar. — Häufungen mehrerer Gabelungen verschiedener Ordnung, wie sie NÄGELI und LEITGEB angeben, bin ich an den Wurzeln bei beginnender Vegetationszeit nicht begegnet.

Es war a priori anzunehmen, dass auch hier bei der Gabelung das Plerom die Initiative ergreift. Eingeleitet wird die Gabelung auch in der That durch eine Längstheilung der Plerom-Initiale vermittelt einer senkrecht zur zukünftigen Gabelungsebene stehenden Wand. Auf diese Weise werden die zwei Initialen für die beiden Gabeläste angelegt. Ich habe diesen Vorgang durch Fig. 20 fixirt. Die Spaltung der Scheitelzelle des Pleroms, der gewiss eine Breitenzunahme vorausgegangen ist, veranlasst eine Verbreiterung der Periblem-Initialen, die nun in weniger convexen Bogen über das Plerom laufen. Im Uebrigen bestätigt die Figur die bereits an jüngeren Wurzeln gewonnene Anschauung von dem Scheitelwachsthum derselben. Ein eigenthümliches Bild gewährt bei älteren Wurzeln das Kalypstro-Dermatogen, das sich selbst bei den stärksten Wurzeln in auffallend schlanker Reihe über den Scheitel hinzieht.

Fig. 21 stellt eine ziemlich vollendete Gabelung der Wurzel dar. Die Art der Gabelung ist in ihrem Verlauf ganz dieselbe, wie sie für *Lycopodium* dargestellt wurde. Auch bei *Isoëtes* verhalten sich die über dem Plerom liegenden Gewebe vorwiegend passiv. Das Periblem zeigt in dem Dichotomiewinkel und in den Podialwinkeln ganz dasselbe charakteristische Verhalten wie bei *Lycopodium* (vergl. Fig. 11 mit Fig. 21). Die im Gabelungswinkel liegenden Periblemschichten sind durch tangentielle Theilung in akropetaler Folge aus nur zwei Zellreihen, den Exinitialen dieses Gewebes, entstanden. Ausnahmsweise zeigt Fig. 21 diese Theilung und Bildung von Ellipsoiden sehr regelmässig; meistens werden sie unregelmässiger gebildet.

Wie die beiden Gabeläste des Pleroms sich aus ihren Ur-Initialen von Fig. 20 an entwickeln, liegt klar auf der Hand. Im weiteren Verlauf der Entwicklung dieser Gabeläste zeigt sich aber die Eigenthümlichkeit, dass sie in einem nach aussen convex werdenden Bogen von ihrer ursprünglich divergirenden Richtung abweichen und endlich zu einander parallel weiter wachsen (Fig. 21),

um erst viel später wieder zu divergiren (Fig. 28). In Folge dessen ist auch die Spannung der Gewebe im Winkel der Plerom-Aeste hier meist eine unregelmässige und bald vorübergehende.

Das Verhalten des Kalypstro-Dermatogens bei der Gabelung ist ein ähnliches, wie das der Kalypstrogenschicht bei *Lycopodium*. Die Breitenzunahme des Pleroms veranlaßt in zweiter Linie eine solche der Kalypstro-Dermatogen-Initialen. Den Beginn einer Gabelung zeigt Fig. 20. Die mittlere Gruppe verliert ihre Function als Initialen des Gewebes, und nur die Zellen seitwärts derselben, über den sich entwickelnden Gabelästen, führen ihre sie kennzeichnende Thätigkeit weiter. — Fig. 21 führt uns die Entstehung der Wurzelhaube für die Gabeläste aus dem Kalypstro-Dermatogen vor. Zwei Haubenkappen sind für die Aeste der Dichotomie gebildet worden, die übrigen drei vorhandenen Haubenkappen gehören dem früheren gemeinsamen Ganzen an. In der weiteren Entwicklung, während des parallelen Wachsthumis der beiden Gabeläste, macht sich die Regeneration der Wurzelhaube für ihre von einander abgewendeten Seiten besonders bemerkbar. In den Gabelungswinkel reicht die tangentielle Theilung des Kalypstro-Dermatogen sehr wenig hinab. Die Wurzelhaubenzellen in diesem Winkel wachsen zu langen Zellen aus und werden bei der späteren, wieder divergenten Wachstumsrichtung der Gabeläste zerrissen.

Durch *Isoëtes* haben wir, trotz aller Uebereinstimmung mit *Lycopodium*, immerhin einen neuen Gabelungstypus kennen gelernt, da er nur an drei Histogenen vor sich geht.

Ueber den Beginn der Dichotomie von *Isoëtes* besitzen wir keine ältere directe Beobachtung. Hofmeister¹⁾ „scheint es, dass die Gabelung mit der Längstheilung der Zelle ersten Grades (der Scheitelzelle) anhebt“. Seine hierauf bezüglichen Zeichnungen sind nicht richtig. Dagegen geben Nägeli und Leitgeb auf Taf. XIX, Fig. 12, namentlich im linken Gabelaste ein ziemlich richtiges Bild von dem Spitzenwachsthum²⁾. Man sieht das Plerom mit einer Initiale (*c'*) enden, darüber die beiden Reihen der Periblem-Initialen, denen die innere und die äussere Rinde entstammen. Nur die Epidermidalschicht ist ungenau dargestellt, auch die Darstellung der Gabelung lässt zu wünschen übrig.

1) a. a. O. S. 147.

2) Wie zu Anfang hervorgehoben, ist nach diesen Zeichnungen von Strasburger (Conif. u. Gnet. S. 357) das Spitzenwachsthum dieser Wurzeln richtig gedeutet worden.

Der weiteren Veränderung der Gewebe sei hier nur in wenigen Worten gedacht.

Die Einzelligkeit des Pleroms am Scheitel der Wurzel ist von NÄGELI und LEITGEß ausdrücklich hervorgehoben worden¹⁾. Ueber die Form und die weitere Theilung eines von der Initiale abstammenden Segmentes finden wir an derselben Stelle eine sehr eingehende Darstellung. In den meisten Fällen hat das Segment im Querschnitt die Form eines Sechseckes, das aber nach NÄGELI und LEITGEß stets aus einem Viereck hervorgehen soll. Letzteres bezweifle ich und füge hinzu, dass selbst rundliche Formen auf dem Querschnitt vorkommen. — Ueber die gesetzmässige Theilung dieser Segmente, welche die genannten Autoren durch Fig. 13—17 auf Taf. XIX darstellen, habe ich keine Untersuchungen angestellt, weil ich sie für weniger wichtig hielt.

Die definitive Ausbildung hat das Plerom in Fig. 27, die den Querschnitt einer ersten, der Hauptwurzel darstellt, erlangt. Es besteht hier nur aus vier Zellen und dem excentrischen Spiral-, resp. Ringgefäss. Bei dieser und den folgenden Wurzeln wird im weiteren Verlaufe nur ein einzelnes Gefäss ausgebildet, obgleich an der gemeinschaftlichen Ansatzstelle der Gefässe im Stamme die Entwicklung stets mit mehreren Gefässen anhebt (Fig. 26). Auffallend ist die Lage dieses Gefässes noch dadurch, dass es unmittelbar an die innere Rinde grenzt. Obgleich bei älteren Wurzeln die wenigen Gefässe gleichfalls excentrisch an einer Stelle liegen, so bleibt doch noch immer eine Schicht des Pleroms zwischen denselben und der Rinde im ganzen Umkreis übrig, die man analog den Wurzeln höherer Pflanzen als Pericambium deuten könnte. — Die übrigen Zellen des Pleroms gehen weiter keine Veränderung ein.

Die Rinde zeigt hingegen ein, nur dieser Pflanze eigenes, eigenthümliches Verhalten. Sie wird nicht gleich stark im ganzen Umfange der Wurzel entwickelt und bedingt daher die excentrische Lage des Pleroms. Die dem Plerom angrenzende Schicht bildet sich stets zur Pleromscheide der Wurzel aus. Alle zum Plerom senkrecht stehenden Wände, also die radialen Längswände und die Querwände dieser Schicht, zeigen ein wellenförmiges Band. Alle Schnitte, die senkrecht zum Verlauf dieses Bandes geführt werden, also die Quer- und Längsschnitte, zeigen es als biconvexe Verdickung der betreffenden Zellwände (Fig. 24 u. 29 *psch*). Stehen

1) a. a. O. S. 134.

hingegen diese Zellwände senkrecht zur Gesichtsebene, so sieht man ihren wellenförmigen Verlauf sehr deutlich ¹⁾. — Von HOFMEISTER und NÄGELI und LEITGEH ist diese Differenzirung nicht erwähnt worden. Zuerst wird sie von VAN TIEGHEM (a. a. O.) angegeben.

Die innere Rinde verdoppelt sich nicht im ganzen Umfange der Wurzel; auf einer kurzen Strecke bleibt sie einschichtig (Fig. 27). Die zwischen der äusseren und inneren Rinde auftretenden Intercellularräume zeigen den Beginn der späteren grossen Lufthöhlen. Die äussere Rinde selbst ist in der kleinsten Wurzel zweischichtig ²⁾. — Bei dickeren Wurzeln sind diese Gewebe in gleichem Verhältniss stärker ³⁾.

Was die Differenzirung der Epidermis anbetrifft, so ist besonders die Bildung der Trichommutterzellen hervorzuheben. Sie treten nicht in so regelmässiger Weise auf, wie bei *Lycopodium*, vielmehr ziemlich zerstreut (Fig. 19); in einigen Zonen scheinen sie ganz zu fehlen. Von den sie umgebenden Epidermiszellen zeichnen sie sich durch ihren dunkeln Inhalt aus, den sie noch im späteren Alter beibehalten. Zur wirklichen Bildung des Trichoms bringen sie es aber nur in den seltensten Fällen.

Das Wachsthum der übrigen vegetativen Organe.

Das Wachsthum des Stammes und der Blätter. Die „Ligularscheide“.

Ich bin, was die hier zu besprechenden Verhältnisse anbetrifft, abweichend von HOFMEISTER zu ähnlichen Ergebnissen wie kürzlich HEGELMEIER ⁴⁾ gelangt.

Seit nun fast zwei Decennien galt HOFMEISTER's Ansicht über das Scheitelwachsthum der Isoëten; nämlich dass die dreifurchigen Arten mit einer dreiseitigen, dagegen die zweifurchigen mit einer zweiseitigen Scheitelzelle wachsen ⁵⁾. HEGELMEIER kommt nun durch seine sorgfältigen Untersuchungen an alten Exemplaren der dreifurchigen Arten: *I. velata* und *I. Duriaei* zu folgender abweichenden Auffassung: Eine Scheitelzelle in dem Sinne HOFMEISTER's, von der

1) Dieselbe Erscheinung siehe weiter unten bei der Ligula.

2) Vergl. dagegen bei NÄGELI und LEITGEH S. 132.

3) Näheres siehe bei NÄGELI und LEITGEH S. 132 ff.

4) Zur Kenntniss einiger *Lycopodinen*, Bot. Zeit. 1874 Nr. 32 ff.

5) Siehe HOFMEISTER a. a. O. S. 138 und die Kritik hierüber von HEGELMEIER a. a. S. 483.

nach ihrer gesetzmässigen Theilung alle Gewebe herzuleiten sind, fehlt, dagegen wird der ganze Scheitel von einem gleichartigen Meristem bedeckt, dem die Bedeutung einer wirklichen „Scheitelzellenfläche“ zuzusprechen ist. Die centrale Schicht desselben giebt die dem Plerom anderer Pflanzen analogen Gewebe stammabwärts ab, aus denen sich der Holzkörper der Stammmitte differenzirt. Die peripherischen Schichten regeneriren den Rindenkörper des Stammes¹⁾. Ausserdem finden aus diesen durch eine zur Oberfläche parallele Theilung die Blätter ihre Entstehung.

Es wird nun von Interesse sein, zu erfahren, wie sich diese Verhältnisse für *Isoëtes lacustris* gestalten. Dass die einzelnen Arten dieser Gattung, ähnlich etwa wie die verschiedenen Arten der Gattung *Selaginella*, auch ein verschiedenes Scheitelwachsthum haben könnten, war, wie es auch HEGELMEIER hervorhebt, durchaus nicht undenkbar, ja selbst ein Wachsthum mit einer Scheitelzelle für die von HEGELMEIER untersuchten Species auf embryonalen Zuständen nicht ausgeschlossen.

Für *Isoëtes lacustris*, welche Pflanze hier nur Besprechung finden soll, wurde von HOFMEISTER eine am Scheitel dominirende zweiflächige Zelle angegeben²⁾. Hauptsächlich wurde diese Pflanze von ihm auch in Betreff des Scheitelwachsthums untersucht und ward es daher auch von Bedeutung, seine Aussagen an demselben Objecte zu prüfen. Nur zwei seiner Figuren (Fig. 3, Taf. X und Fig. 1, Taf. XI) veranschaulichen uns die Scheitelzelle; an den vielen anderen Abbildungen des Scheitels tritt sie kaum bestimmt hervor. Ich selbst habe den Scheitel stets ohne Scheitelzelle gesehen und suchte mich zunächst an älteren Pflanzen zu orientiren. Es ist da verhältnissmässig sehr leicht, nach Entfernung aller älteren Blätter und eines grossen Theils des Rindenkörpers³⁾, durch successive Abtragung eine Flächenansicht des Scheitels zu gewinnen. Fig. 29 stellt eine solche dar⁴⁾. Den Scheitel umgeben in spiralförmiger Stellung die dicht über ihrer Basis durchschnittenen Blätter, deren innere Begrenzung nur an der Figur

1) HEGELMEIER giebt dem Stamme dieser Pflanze die vielleicht treffendste Bezeichnung: Rhizom.

2) a. a. O. S. 138.

3) Diese Vorbereitungen sind auch von HEGELMEIER getroffen worden und durchaus empfehlenswerth.

4) Man vergleiche dagegen die entsprechende Ansicht bei HOFMEISTER Fig. 3, Taf. X.

gegeben wurde. Ihr Alter ist an der Entwicklung ihrer Ligula zu erkennen; sie sind dem entsprechend beziffert.

Ungefähr in der Mitte solcher Scheitelansichten tritt eine aus wenigen Zellen bestehende Gruppe durch ihren Protoplasma-reichthum dunkler hervor. Sie bildet inmitten des übrigen Gewebes eine sanfte, oft ziemlich spitz gipfelnde Erhöhung (Fig. 29 s). Eine zufällig den äussersten Gipfel einnehmende einzelne Zelle liess sich nie, weder nach Form noch Theilungsart, für eine Scheitelzelle ausgeben, und die benachbarten Zellen zeigten nie gesetzmässige Beziehung zu derselben ¹⁾. Die Zellen dieser ganzen Scheitelprotuberanz wie auch des übrigen Scheitelmeristems sind von polygonaler Form und, wie gesagt, in keiner Weise auf die Segmentirung einer Zelle zurückzuführen ²⁾. Die mit Plasma erfüllten Zellen des Scheitelmeristems sind mit den übrigen peripherisch gelegenen Zellen durchaus nicht gleichwerthig, sie zeichnen sich durch ihren Inhalt und ihre besondere Theilungsfähigkeit, weniger durch ihre Grösse von den umgebenden Zellen aus. Von ihnen sind alle sie umgebenden Zellen des Scheitels abzuleiten; sie sind die Meristem-Initialgruppe derselben und haben als solche auch die Aufgabe, den in Folge der Blattbildung verbrauchten Scheiteltheil bei Erweiterung desselben wieder zu ersetzen. Die Blattbildung ist hier zwar sehr langsam und daher auch die Thätigkeit der Stammscheitel-Initialen träge, immerhin aber lässt sie sich verfolgen. Die Theilungen in den Initialen erfolgen abwechselnd radial und tangential zum Mittelpunkt des Scheitels. Die mehr oder weniger deutliche concentrische Anordnung der den Gewebehöcker umlagernden Zellen ³⁾ stimmt zu dieser ihrer Entstehung. Die von den Initialen abgegebenen Zellen theilen sich noch längere Zeit fort.

Fig. 29 bl' zeigt den Scheitel eines sich eben bildenden Blattes. -- Nach Hofmeister wachsen auch die Blätter mit einer zweiflächigen Scheitelzelle, deren Längsdurchmesser in der Blattmedianen liegt; namentlich wird ein derartiges Wachsthum für den Kotyledon geschildert ⁴⁾ und jede Endzelle eines Blattes in den Zeich-

1) Vergl. auch bei Hegelmeier für die dort behandelten Arten S. 486.

2) Wie dies Hofmeister dennoch ausgeführt hat, siehe an Fig. 3, Taf. X. Die den Scheitel einnehmende Gewebemenge ist durch circa 15 Theilungen der zweiflächigen Scheitelzelle entstanden gezeichnet.

3) Diese Anordnung hebt auch Hegelmeier für seine von ihm untersuchten Arten hervor. A. a. O. S. 486.

4) A. a. O. S. 132.

nungen dann auch als Scheitelzelle bezeichnet. — Dagegen zeigt die hier im Entstehen begriffene Blattanlage (Fig. 29 *bl'*) zwei Zellen an ihrem Scheitel, und ähnlich auch in anderen Fällen, unterscheidet sich also in ihrer Scheitelsansicht nicht von den Blattanlagen von *Lycopodium* und den phanerogamen Pflanzen. Auch sieht man es dieser Anlage auf den ersten Blick an, dass sie von innen emporgehoben und nicht durch Theilung einer den Scheitel einnehmenden Zelle aufgebaut wird. Diese Blattanlage nimmt bald an Stärke zu, neigt sich zum Stammscheitel hin und wird breiter. Die früh bemerkbare Ligula macht sie als eine den Isoëten gehörige Blattbildung kenntlich.

Mediane Längsschnitte durch die Scheitelregion des Stammes entbehren einer auf Scheitelzellwachsthum basirenden Anordnung des Meristems, wie uns solche am Scheitel anderer Pflanzen mit dominirender Endzelle deutlich entgegentritt. Auch das Innengewebe wird gebildet, wie schon die Flächenansicht zum Theil errathen liess, durch die, die gewölbte Scheitelmittle einnehmende, äussere Meristemschicht. HEGELMEIER vermuthete ganz richtig aus der ungleichen Tiefe dieser Schicht, dass Theilungen in derselben auch parallel zu ihrer Oberfläche erfolgen müssten, obgleich es ihm nicht glückte, dieselben aufzufinden. Bei *I. lacustris* gelingt es unschwer, sie zu sehen; so in Fig. 30 und 31. Diese Figuren zeigen uns auch sofort, dass die etwaige Hoffnung, hier ein ähnliches Wachsthum, wie bei *Lycopodium* zu finden, aufzugeben sei. Die die Mitte einnehmende Scheitelzellgruppe theilt sich also senkrecht und parallel zur Oberfläche, senkrecht namentlich, wenn ein neues Blatt ganz nahe dem Mittelpunkt des Scheitels gebildet wird und nun von demselben entfernt werden soll (Fig. 29 und 31). Diese seitlich von der Scheitelgruppe abgegebenen Zellen theilen sich vornehmlich radial, ohne sich an dem Aufbau des Stammes zu betheiligen; ihnen steht aber die Aufgabe der Blattbildung zu.

Die Blätter werden hier ebenso angelegt, wie es HEGELMEIER für nicht untergetauchte Isoëten darstellt¹⁾. Nach einer einleitenden Längsstreckung einer solchen peripherischen Zellgruppe zur Hervorwölbung eines Höckers mit sphärischer Oberfläche (Fig. 29, *bl'*) erfolgen sogleich in allen Zellen derselben zur Oberfläche parallele Theilungen (Fig. 31 *bl'*). Die beiden so gebildeten Zelllagen arbeiten nun in verschiedener Weise für den Aufbau des

1) a. a. S. 487.

Blattes fort. Die äussere theilt sich vornehmlich radial und tangential zur Blattoberfläche, die innere dagegen in unregelmässiger Weise. Die Angabe, dass diese peripherische Meristemschicht ausser den Blättern durch tangential Theilungen nach innen auch die ganze Rinde erzeugen, wie HEGELMEIER es für die beiden von ihm untersuchten Isoëten angiebt ¹⁾, muss ich für *I. lacustris* entschieden zurückweisen. Nie fand ich derartige Theilungen ²⁾, und es lässt auch die zunächst unter ihr liegende, grosszellige Schicht auf wenige Connexionen mit ihr schliessen. Das ausnahmsweise Auftreten solcher Theilungen bleibt freilich nicht ausgeschlossen.

Der Ursprung des gesamten inneren Scheitelgewebes ist auf einem Längsschnitte nicht schwer zu ersehen. Es zeigen diese inneren Zellen zwar keine regelmässige Anordnung; aber eine convergente Reihenbildung, die auf die Scheitelmittle hinführt, tritt an ihnen dennoch deutlich hervor. Auch dieses gesammte innere Meristemgewebe verdankt also den die Scheitelhöhle einnehmenden Initialen seinen Ursprung. Somit sind diese Scheitelzellen die Initial-Gruppe des ganzen Urmeristems im vollen Sinne des Worts. Durch radiale Theilungen wird von ihnen die in Blattbildung aufgehende peripherische Zellschicht wiederersetzt, und durch tangential Theilung geben sie dem Innern des Stammes Zellen ab, aus denen durch Theilung alle inneren Gewebe endlich hervorgehen.

Central entwickelt sich im Stamme von *Isoëtes* ein eigenthümlicher „Holzkörper“, der aus lauter einzelnen rundlichen Zellen mit ring- und spiralförmigen Verdickungen besteht. An diesen stammeigenen „Holzkörper“, der nur älteren Pflanzen eigenthümlich ist, jüngern dagegen fehlt (siehe Fig. 26), legen sich die Gefässstränge der Blätter seitlich an (Fig. 26). Dieser „Holzkörper“ ist eine nur den *Isoëten* eigene Bildung und kaum mit dem Holzkörper anderer Pflanzen zu vergleichen. *Isoëtes* unterscheidet sich eben in seinem Scheitelwachsthum von allen bis jetzt bekannten Typen, selbst von *Cycas*, mit dem es nach HEGELMEIER, auf STRASBURGER'S Beschreibung gestützt, übereinstimmen soll ³⁾. STRASBURGER sagt ausdrücklich in seiner Darstellung des Scheitelwachsthums von *Cycas* ⁴⁾: „Auch das massige Plerom beginnt am Scheitel mit wenig Initialen. Es reicht mit demselben bis an die

1) a. a. O. S. 488 und 497.

2) Man hat sich zu hüten, etwa nach nicht durch die Mitte getroffenen Blattanlagen zu urtheilen (Fig. 30 und 31, b).

3) a. a. O. S. 498.

4) a. a. O. S. 336.

Dermatogenzellgruppe.“ Das ist nun hier nicht der Fall. Der Holzkörper regenerirt sich aus einem Meristem, das auf dem Längsschnitt die Gestalt eines gleichschenkeligen Dreiecks hat. Die Basis dieses Dreiecks ruht auf dem „Holzkörper“, und dessen Spitze verliert sich in das Urmeristem des Stammscheitels. Nur wenige Zellen des Urmeristems bilden diese Spitze vermehren sich nach der Basis zu in divergenten Reihen und genügen, um eine neue transversale Zellreihe mit den bald charakteristisch auftretenden Verdickungen dem „Holzkörper“ aufzulagern. Diese Entwicklung ist selbstverständlich leichter auf Längsschnitten, parallel zum grossen Durchmesser des Stammes (Fig. 30), als senkrecht zu diesem (Fig. 31) zu verfolgen. Eine ausgeprägte Grenze zwischen diesem den „Holzkörper“ regenerirenden Meristem und dem an ihn grenzenden ist nicht vorhanden. Auch letzteres Meristem entstammt dem Urmeristem der Scheitelmittle und den dieses krönenden Initialen; es bildet die Rinde des Stammes. Dieses Meristem wird durch das innere nach aussen gedrängt und bildet sich hier zu den langen, concav nach oben führenden Zellreihen der Rinde aus.

Es unterscheidet sich also meine Ansicht über das Scheitelwachsthum von *Isoëtes lacustris* von der HEGELMEIER'S an *I. velata* und *I. Duriaei* gewonnenen dadurch, dass ich nicht auf die ganze den Scheitel bedeckende Meristemschicht, sondern nur auf die die gewölbte Scheitelmittle einnehmenden Zellen das Scheitelwachsthum des Stammes zurückführe und letzteren den Namen „Urmeristem-Initialen“ beilege.

Auch für die embryonalen Zustände von *I. lacustris* gelang es mir nicht, eine Scheitelzelle nachzuweisen. Flächenansichten des Scheitels sind nur an jungen, wenigzelligen Embryonen zu erlangen, wenn durch das Hervortreten der Ligula des Kotyledons der kotylische und hypokotylische Keimtheil deutlich markirt werden. Der Scheitel des Keimes liegt unmittelbar unter der Ligula und wird auf diesen und den nachfolgenden Zuständen nur durch eine oder wenige Urmeristem-Initialen gebildet. Diese kommen jedesmal in der Folge unter die Ligula des je jüngsten Blattes zu liegen. Der ganze übrige Scheiteltheil geht in Blattbildung auf (Fig. 17 s, 22—25). Zur Bildung eines gewölbten Scheitels kommt es erst im Laufe der späteren Entwicklung. Die wenigen Initialen des Urmeristems theilen sich hauptsächlich durch radiale Wände zur Herstellung der für die Entwicklung der Blätter nöthigen Zellen. Bei der anfänglichen Blattstellung mit der Divergenz $\frac{1}{2}$

geschieht diese Vermehrung alternirend nach zwei Seiten. Dass auch tangential Theilungen in diesen Urmeristem-Initialen erfolgen, zeigt Fig. 17 s.

Es sei hier endlich noch die am Insertionspunkte der Ligula entwickelte eigenthümliche „Ligularscheide“ hervorgehoben. Wir finden nämlich an den zur Ligularbasis senkrechtstehenden Zellwänden der dieselbe umgebenden äusseren Zellreihe des Blattes ganz dieselbe Umbildung, wie in der Pleromscheide der Wurzel dieser Pflanzen. An senkrechten (Fig. 22—26 *lsc*), wie an quer geführten Schnitten macht sich die biconvexe Verdickung an den radialen Wänden dieser Zellschicht kenntlich. Seitwärts, und bei älteren Blättern auch von unten, wird die Ligularscheide oft von den verholzten Zellen des Blattgewebes unmittelbar begrenzt.

Die Dichotomie der Wurzel von *Pinus silvestris*.

Zu den bis jetzt bekannten dichotomisirenden Wurzeln phanerogamer Pflanzen, der Cycadeen¹⁾, ferner *Pinus Strobis* und *Alnus glutinosa*²⁾, füge ich die von *Pinus silvestris* hinzu.

Ich fand die dichotomische Verzweigung an Nebenwurzeln zweier Kiefern, die in humosem Boden wuchsen, während ich im nämlichen Boden, in unmittelbarer Nähe dieser Kiefern, vergebens nach solcher dichotomischen Verzweigung bei *Pinus Abies* L., *Juniperus communis* L. und andern ebenda wachsenden baum-, strauch- und krautartigen dikotylen Gewächsen suchte.

Die Gabelung der Wurzeln beider Kiefern fand mit der grössten Regelmässigkeit statt, so dass, wie bei den Lycopodiaceen, die aufeinanderfolgenden Dichotomien sich rechtwinkelig kreuzten. Wenn die Dichotomisirung den Grad höchster Ausbildung erreicht, so gestaltet das öftere Ausbleiben der Gabelung an einzelnen Aesten, die vorhandene leichte Drehung der Gabelungsebenen gegen einander und die schnelle Aufeinanderfolge oft bis sechsfacher Gabelung bei ganz kurzen Zwischengliedern, indem das intercalare Wachsthum wenig ergiebig ist, das ganze Gabelungssystem zu einem oft kaum entwirrbarem Knäuel. Ich fand diese Erscheinung im Frühling dieses Jahres, wo ich ihrer zuerst ansichtig wurde, an vorjährigen Nebenwurzeln, die an der Spitze die durch PRANTL

1) STRASBURGER a. a. O. S. 359. REINKE, morphol. Abh. S. 19.

2) SCHACHT, der Baum S. 172. JANCZEWSKI, Bot. Zeit. Nr. 8 1874.

bekannt gewordene Regeneration in allen Stadien zeigten. Die sich gabelnden Wurzeln standen unter solchen, die keine Gabelung aufwiesen. Namentlich im Beginn ihrer Entwicklung tritt die Gesetzmässigkeit der Gabelung sehr deutlich hervor. Die erste Gabelungsebene der Wurzel liegt stets parallel zu der Längsaxe der Mutterwurzel.

Die Entwicklungsgeschichte der Dichotomie findet, wie die mikroskopische Untersuchung ergab, in ganz derselben Weise statt, wie die von STRASBURGER¹⁾ zuerst beschriebene und von REINKE²⁾ bestätigte bei Cycadeen-Wurzeln, also genau so, wie sie auch bei den durch gesonderte Histogene wachsenden Lycopodiaceen in Erscheinung tritt. Stets wird sie auch hier durch eine Verbreitung des Pleroms in der zukünftigen Dichotomieebene eingeleitet.

Die dichotomisirenden Wurzeln treten wie sonst normale Nebenwurzeln hier an zwei Seiten der Mutterwurzel so auf, dass ihre beiden Gefässbündel mit denen der Mutterwurzel in einer Ebene zu liegen kommen³⁾. Bei nun eintretender Gabelung geht je ein Bündel in einen Gabelast, tritt central in denselben ein und theilt sich nun in zwei Bündel, die in einer Ebene liegen, welche mit der Ebene der Gefässe des Podiums sich kreuzt. Diese Theilung und Kreuzung der Bündelebenen wiederholt sich bei jeder neuen Dichotomie.

Das Periblem aller der dichotomisirenden Wurzeln war von einem Mycelium durchzogen; im Plerom gelang es mir nicht, dasselbe aufzufinden. — Die Wurzelhaube fehlte, wie bei *Cycas*, dafür war der Scheitel, sowie das ganze Aeussere der Wurzel von einer Kruste, bestehend aus abgestorbenen Rindenzellen und Mycelgeflecht bedeckt.

Dasselbe Mycelgeflecht in dem Rindengewebe, ferner die rudimentäre Wurzelhaube und die dem Wurzelkörper umgebende Kruste waren bei den in demselben Boden gefundenen anderen ungegabelten Coniferenwurzeln gleichfalls vorhanden. Bei den Dikotylenwurzeln in dem gleichen Boden beschränkte sich die Wurzelhaube auf einige Zellschichten. Aber in keinem Falle war eine Dichotomie oder eine Anlage derselben bemerkbar.

Von JANCZEWSKI⁴⁾ wird behauptet, den Wurzeln phanerogamer Pflanzen kommt keine normale Dichotomie zu; dieselbe, wo sie

1) a. a. O. S. 359 ff.

2) a. a. O.

3) Vergl. dazu über *Cycas*, STRASBURGER a. a. O. S. 359 ff.

4) a. a. O. S. 116.

vorkommt, wird von ihm als durch Parasiten hervorgerufene Missbildung gedeutet. Eine Missbildung ist es wohl; doch eine solche, welche unter die Rückschlagserscheinungen zu rechnen ist ¹⁾. Wie ist sonst die im ganzen Verhalten so auffallende Gesetzmässigkeit und Uebereinstimmung mit den Lycopodiaceen-Wurzeln zu deuten? Diese Missbildung bei Coniferen deutet von Neuem auf ihre Verwandtschaft mit den Lycopodiaceen. Eine reine Anpassungserscheinung kann es nicht sein, denn dann wäre ihre Regelmässigkeit ein Räthsel und die Uebereinstimmung mit den Lycopodiaceen mehr als merkwürdig. Dass nicht alle Coniferen unter der gleichen Bedingung diese Gabelung zeigen, beweist wohl nur, dass die Disposition zum Atavismus bei nahe verwandten Pflanzen verschieden sein kann.

Gedrungte Uebersicht der Hauptegebnisse dieser Arbeit.

Dieselben lassen sich in folgende Sätze zusammenstellen:

I. Ueber die Wurzeln.

Lycopodium.

1) Die Wurzeln treten in akropetaler Folge, ohne gesetzliche Beziehung zu den übrigen Organen auf. Nur bei *L. inundatum* wurden adventive Wurzeln beobachtet.

2) Die Wurzeln entstehen bei *L. inundatum* am Scheitel, vor der jüngsten Blattanlage, selten später, wie dies bei den übrigen Lycopodien der Fall ist.

3) Sie wachsen ohne Scheitelzelle, anfangs durch drei, später durch vier gesonderte Histogene. Sie werden im Rindenkörper des Stammes angelegt und differenziren sich von innen nach aussen.

4) Anfangs wird die Wurzelhaube von dem Dermatogen abgegeben, später aber von einer an das Dermatogen grenzenden Kalyptrogenschicht regenerirt.

5) Das intercalare Wachsthum der Wurzeln übertrifft das Spitzenwachsthum um das Vielfache; doch hört letzteres während der Lebensdauer der Wurzeln nie ganz auf und tritt bei der Gabelung hauptsächlich hervor.

1) Hierzu dürfte auch der von REISSEK beobachtete Fall zu rechnen sein, indem Blüthen von *Thesium intermedium* Schrad., von *Aecidium Thesii* Desv. befallen, Formenbildungen an Inflorescenzen zeigten, wie sie bei anderen Santalaceen ganz normal vorkommen (Linnaea, Bd. XVII, Heft VI, 1843 S. 641 ff.).

6) Die Trichome werden bei *L. inundatum* aus ganzen Epidermiszellen, bei den übrigen untersuchten Arten nur aus durch schiefe Wände von diesen abgetheilten Zellsegmenten gebildet.

7) Die Gabelung wird von Plerom eingeleitet; die übrigen Gewebe verhalten sich mehr passiv. Im Gabelungswinkel ist eine Spannung, in den Podialwinkeln eine Erschlaffung namentlich des Periblems bemerkbar.

Isoëtes.

8) Die Hauptwurzel, sowie die Seitenwurzeln wachsen von ihrer ersten Anlage durch die ganze fernere Lebensdauer mit drei gesonderten Histogenen, die sich gewöhnlich von aussen nach innen differenzieren.

9) Das Kalyptro-Dermatogen giebt der Epidermis und der Wurzelhaube ihre Entstehung.

10) Im Intercalarwachsthum ist *Isoëtes* den *Lycopodien* ähnlich.

11) Trichommutterzellen werden vielfach gebildet; die Trichome selbst kommen aber nur spärlich zur Entwicklung.

12) In der Entstehung der Gabelung unterscheidet sich *Isoëtes* hauptsächlich darin von *Lycopodium*, dass bei ersterer Pflanze bei der Gabelung drei, nicht vier Histogene thätig sind.

Pinus silvestris.

13) Ganz in derselben gesetzmässigen Weise, wie bei den *Lycopodiaceen* kann die Gabelung auch bei *Pinus silvestris* auftreten. Aehnlich wie bei anderen *Phanerogamen* ist sie wohl auch hier als eine durch Parasiten angeregte atavistische Bildung aufzufassen.

II. Ueber die übrigen vegetativen Organe.

Lycopodium inundatum.

14) Auch genannte Pflanze hat dasselbe Spitzenwachsthum und dieselbe Entstehung der Blätter, wie dies für andere *Lycopodien* bereits feststeht.

15) Ausser der von früher bekannten seitlichen Verzweigungsart kommt hier noch selten ganz reine Dichotomie vor.

16) Eine weitere, ganz besondere Art der Verzweigung tritt in den von mir als pseudoadventiv bezeichneten Knospen auf, die, zwar monopodial, doch über den jüngsten Blättern entstehen, zunächst nur einen geringen Grad der Ausbildung erreichen und sich nur unter günstigen Bedingungen weiter entwickeln.

17) Eine eigenthümliche Umbildung erfährt stellenweise die Rinde der Bauchseite des Stammes durch mächtige Weitertheilung einiger Zellen zu einem Gewebekörper, dem Polstergewebe, das das übrige Stammgewebe bedeutend auftreibt und dessen Zellwände ihre Mittellamellen zu einer stark quellbaren, schleimigen Masse umgestalten.

Isoëtes lacustris.

18) Auch Stamm und Blatt von *Isoëtes* besitzen keine Scheitelzelle.

19) Der Keim hat grosse Aehnlichkeit mit einem monokotylen Keime. Die Ligula des Kotyledons scheidet den Keim in ein kotylishes Phyllo und ein hypokotylishes Caulom. An dem äussersten Ende des letzteren findet die Hauptwurzel exogen ihre Entstehung, sie liegt in der Verlängerung der Caulom-Axe.

20) Der Fuss des Keims ist eine seitliche Anschwellung der Axe, hervorgegangen aus der Volumzunahme und Theilung einzelner Zellen derselben.

21) Der Stamm wächst durch Urmeristem-Initialen, die anfangs nur aus wenigen Zellen bestehen und durch radiale Theilung alternirend nach beiden Seiten die nöthige Oberfläche zur Bildung der ersten nach $\frac{1}{2}$ Divergenz stehenden Blätter herstellen, ausserdem durch tangentielle Theilung Zellen für das Innere des Stammes bilden.

22) Auf älterem Entwicklungsstande treten die Urmeristem-Initialen als eine erhöhte Scheitelgruppe inmitten der Scheitelfläche auf und bilden durch tangentielle Theilung ein unter ihnen gelegenes Urmeristem, aus dem sich der centrale „Holzkörper“ und das Rindengewebe aufbauen. Durch radiale Theilungen werden von ihnen die peripherischen Schichten des Scheitels geschaffen, aus denen namentlich die Blätter ihre Entstehung finden.

23) Die Entwicklung der Blätter wird durch die Hervorwölbung einer peripherischen Zellgruppe eingeleitet, in der sofort eine tangentielle Theilung zur Herstellung zweier Schichten folgt, die gewöhnlich nach gesondertem Typus den Aufbau der Blätter besorgen.

24) Die die Ligula umgebende äussere Zellschicht des Blattes, die Ligularscheide, zeigt ganz dieselbe Differenzirung der radial zur Basis der Ligula stehenden Zellwände, wie sie für die Pleromscheide der meisten Wurzeln bekannt ist.

Jena, botanisches Laboratorium. September 1874.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. XXII.

Lycopodium inundatum.

Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch den Scheitel des Stammes und die junge Wurzelanlage *w*. *pb*, *i* die Periblem-, *pl*, *i* die Plerom-Initialen des Stammes, *pl* das Plerom desselben; *bl* ein Blatt, *bl* junge Blattanlagen; *pl*, *w* die erste Differenzirung des Pleroms der Wurzel, *pd* dessen Ansatzstelle an das des Stammes. Vergr. 220.

Fig. 2. Eine junge Wurzelanlage unter einem sich eben hervorbildenden Blatte. Vergr. 220.

Fig. 3. Medianer Schnitt durch die Wurzelanlage im Längsschnitte des Stammes; zeigt die Differenzirung sämtlicher Histogene derselben. Das Plerom *pl* und das Dermatogen *d* schattirt, letzteres mit einer tangentialen Theilung in der Mitte seiner Schicht. *pl* das Periblem, *wh* die Wurzelhaube der Anlage; *v* Zellpartien mit verschleimtem Inhalte. Vergr. 220.

Fig. 4. Wie vorhin. Das Dermatogen mit weiterer tangentialer Theilung. Das Periblem und Plerom von einander nicht deutlich unterscheidbar. Vergr. 220.

Fig. 5. Ebenso. Das Dermatogen in unsymmetrischer tangentialer Theilung. Plerom und Periblem sind deutlich von einander zu unterscheiden. Vergr. 220.

Fig. 6. Das Dermatogen hat sich eben differenzirt und zeigt noch keine tangentielle Theilung, sonst wie vorhin. Vergr. 220.

Fig. 7. Die tangentielle Theilung des Dermatogens hat sich nur auf die Mitte beschränkt, sonst wie Fig. 4. Vergr. 220.

Fig. 8. Medianschnitt durch eine ältere Wurzelspitze. *kl* das Kalyptragen der Wurzel, *a* durch Spitzenwachsthum der Wurzel gedehnte Zellen der Wurzelhaube. Die übrige Bezeichnung wie früher. Vergr. 220.

Fig. 9. Ein Stück des Dermatogens der Wurzel mit den Entwicklungsstufen der Trichome. Vergr. 136.

Taf. XXIII.

Fig. 10—16. *Lycopodium inundatum*.

Fig. 10. Medianer Längsschnitt einer Wurzel in der Dichotomieebene, in welcher die Gabelung eingeleitet wird. *c* indifferentes Gewebe des Pleroms. Die übrige Bezeichnung wie sonst. Vergr. 220.

Fig. 11. Entwickelterer Zustand der Dichotomie in gleicher Ansicht. Bei *i* erstes Auftreten der Theilungszone des Dermatogens im Gabelungswinkel der Dichotomie. Vergr. 220.

Fig. 12. Längsschnitt durch die Stammspitze mit einer jungen Wurzelanlage *w*¹ und einer älteren Wurzel *w*; *w**sch* die Wurzelscheide. Vergr. 19.

Fig. 13. Ein ähnliches Präparat mit drei verschiedenen Wurzelstadien. *sk* Schleimkanäle. Vergr. 19.

Fig. 14. Desgleichen. Bei *p* das erste Auftreten des Polstergewebes. Vergr. 19.

Fig. 15. Längsschnitt durch einen älteren Stammtheil. *w* eine alte Wurzel; *w*² eine junge adventive Wurzel; *p* das Polstergewebe. Vergr. 30.

Fig. 16. Querschnitt durch den Stamm mit dem Polstergewebe *p* an der Bauchseite. *w* eine alte Wurzel, *l* Lufthöhlen derselben; *sk* Schleimkanäle.

Fig. 17—21. *Isoetes lacustris*.

Fig. 17. Medianer Längsschnitt eines jungen Keimes mit der in ihre Gewebe differenzirten Hauptwurzelanlage. *K* der Kotyledon, *ksch* die Kotyledonarscheide, *L* Ligula, *F* der Fuss, *s* der Scheitel des Keimes, *bl*¹ erstes Stengelblatt; *pl*, *i* die Plerom-Initiale, *pb*, *i* die Periblem-Initialreihen, *kd* das Kalypetro-Dermatogen der Wurzel; *wh* die Wurzelhaube. Vergr. 500.

Fig. 18. Längsschnitt der Hauptwurzel nach weiterer Entwicklung. *F* die Fussseite derselben; *ir* innere, *or* äussere Rinde; die weitere Bezeichnung wie vorhin. Vergr. 500.

Fig. 19. Ein Theil der Epidermis der ersten Wurzel in der Flächenansicht mit den Trichommutterzellen. Vergr. 550.

Fig. 20 u. 21. Entwicklungsstadien älterer, dichotomisirender Wurzeln. Vergr. 220.

Taf. XXIV.

Isoetes lacustris.

Fig. 22. Medianer Längsschnitt eines älteren Keimtheils, der die Entstehung der ersten Seitenwurzel darstellt. *wsch* Wurzelscheide, *wh* Wurzelhaube, *kd* die Initiale des Kalypetro-Dermatogens; *K* Kotyledon, *L* Ligula, *lsch* Ligularscheide, *ksch* Kotyledonarscheide; *bl*¹ erstes Stengelblatt; *w* Hauptwurzel. Vergr. 500.

Fig. 23. Die erste Seitenwurzel in ihrer weiteren Differenzirung. *pl*, *i* die Plerom-Initiale; das Uebrige wie vorher. Vergr. 500.

Fig. 24 und 25 stellen das erste Wachsthum dieser Wurzel dar; *psch* die Pleromscheide der Hauptwurzel. Vergr. 500.

Fig. 26. Die erste Seitenwurzel in späterer Entwicklung. Das Kalypetro-Dermatogen und Plerom schattirt; *wsch* degenerirte Wurzelscheide; *bl*¹ u. *bl*² erstes und zweites Blatt des Keimes. Vergr. 220.

Fig. 27. Querschnitt der ersten Wurzel oder der Hauptwurzel des Keimes. *or* äussere, *ir* innere Rinde; die äusserste Schicht der letzteren ist mit * bezeichnet, *psch* die Pleromscheide oder die innerste Schicht derselben; *g* das excentrische Gefäss des Pleroms. Vergr. 500.

Fig. 28. Eine ältere dichotomisirte Wurzel. Vergr. sehr schwach.

Fig. 29. Flächenansicht des Scheitels einer mehrjährigen Pflanze. *s* die Wölbung desselben einnehmende Urmeristem-Initiale; *bl*¹ junge Blattanlage, *bl*²—*bl*⁴ ältere Blätter; *L* Ligula derselben. Vergr. 220.

Fig. 30. Längsschnitt durch den Scheitel eines älteren Stammes rechtwinklig zur Stammfurche desselben. Die gewölbte Scheitelmittle nehmen die Urmeristem-Initiale ein; *b* eine nicht durch die Mitte getroffene Blattanlage; *bl* ein Blatt, *pc* dessen procambialer Strang in der Entstehung; *c* cambiale Theilung des seitwärts liegenden Gewebes, *h* die Grenzen des stammeigenen Holzkörpers und Ansatzstellen der Blattspurstränge. Vergr. 220.

Fig. 31. Längsschnitt des Stammes parallel dessen Stammfurche. *bl*¹ Entstehung eines Blattes im Medianschnitt. Das übrige wie vorher. Vergr. 220.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: [NF_1](#)

Autor(en)/Author(s): Bruchmann Hellmuth

Artikel/Article: [Ueber Anlage und Wachsthum der Wurzeln von Lycopodium und Isoetes. 522-578](#)