Ueber Scheitelzellwachsthum bei den Phanerogamen.

(Hierzu Tafel IV. und V.)

Von. Dr. G. Haberlandt.

I.

Seitdem durch die grundlegenden Untersuchungen Nägelis das Scheitelzellwachsthum der Kryptogamen bekannt geworden ist und seitens verschiedener Forscher ein genaues und erfolgreiches Studium erfahren hat, sind schon zu wiederholtenmalen auch Fälle von Scheitelzellwachsthum bei phanerogamen Pflanzen beschrieben und erörtert worden.*) Im Ganzen und Grossen blieben aber diese Fälle bekanntlich vereinzelt oder selbst fraglich und die Erfolglosigkeit der meisten derartigen Bemühungen fand schliesslich ihren schärfsten Ausdruck in der bekannten Lehre Hansteins von der Sonderung der phanerogamen Vegetationsspitze in drei von einander genetisch unabhängige Gewebesysteme: in das zu innerst gelegene Plerom, und in zwei darüber befindliche Gewebehüllen, das Periblem und das Dermatogen. Die Verwandschaft dieser Lehre mit der Keimblättertheorie der Zoologen liegt auf der Hand und man darf wohl sagen, dass ihr consequentester Ausbau von Famintzin in seinen „Beiträgen zur Keimblatttheorie im Pflanzenreiche" versucht wurde.**)

Die Haupteinwände, welche gegen die Lehre Hansteins erhoben werden können, haben Nägeli und Schwendener in der 2. Auflage ihres Mikroskopes (pag 574 ff.) kurz und übersichtlich zusammengestellt. Es werden vier Einwände geltend

*) Eine Aufzählung und kritische Besprechung der verschiedenen Fälle, in welchen bisher bei den Phanerogamen Scheitelzellwachsthum nachgewiesen wurde, dürfte hier aus dem Grunde entbehrlich sein, weil ich keine monographische Behandlung des Gegenstandes beabsichtige.

**) Memoires de l'Académie des sciences de St. Petersbourg, VII Serie, T. XII, Bot. Zeitung 1875, pag. 540. Vergl. hiezu die Kritik der Anschauungen Famintzins in de Bary's Vergl. Anatomie p. 25.

gemacht: 1. kann der Mangel einer Scheitelzelle ein blos scheinbarer sein; 2. ist eine strenge entwicklungsgeschichtliche Scheidung der fraglichen Gewebe, namentlich von Plerom und Periblem, in Wirklichkeit nicht durchführbar; 3. sind die Vorgänge am phanerogamen Embryo, welche von Hanstein als Stütze seiner Lehre namhaft gemacht wurden, für das spätere Verhalten des Stengels in Bezug auf Scheitelwachsthum nicht massgebend; und 4. fehlt uns bisher die Kenntniss der verschiedenartigen Zwischenstufen, welche den Uebergang von einem einheitlichen Scheitel zu gesonderten Meristemen vermitteln würden und aus phylogenetischen Gründen vorhanden sein müssten.

Seit den Untersuchungen von Sachs „über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen“ dürfte der zuletzt genannte Einwand manchem Forscher als gegenstandslos erscheinen. Denn durch Sachs wurde bekanntlich in geistvoller Weise der Bau von beiderlei Vegetationsspitzen unter einen einheitlichen Gesichtspunkt gebracht. Der Unterschied zwischen Scheiteln mit und solchen ohne Scheitelzelle bestünde hiernach blos darin, dass bei den letzteren gewisse Zellwandkurven vollständig ausgezogen, bei den ersteren dagegen unterbrochen sind. Die Scheitelzelle ist nach Sachs blos „eine Lücke im Constructionsystem der Zellwände des Vegetationspunktes“.*) Die Art und Weise seiner Beweisführung darf ich wohl als bekannt voraussetzen.

Vom Standpunkte dieser neuen Theorie aus muss es beinahe als ein veraltetes Beginnen erscheinen, die Frage nach dem Scheitelwachsthum der Phanerogamen von Neuem aufzugreifen. Denn das Interesse, welches sich an die Lösung dieser Frage knüpft, ist selbstverständlich ganz abhängig von Stellung und Bedeutung, welche man der Scheitelzelle selbst zuerkennt. Dass aber diese Bedeutung von Sachs als eine sehr inferiore angesehen wird, ist nur die Consequenz jener schon vorhin mitgetheilten rein negativen Charakteristik.

Es kommt mir hier nicht zu, die Frage zu erörtern, ob von Sachs die Bedeutung der Scheitelzelle unterschätzt werde oder nicht, ich möchte aber doch auf einige interessante Bemerkungen Leitgebs in dem Schlusshefte seiner „Unter-

*) Ueber die Anordnung der Zellen etc., Arbeiten des botan. Institutes in Würzburg. II. B., 1. Heft pag. 88.

suchungen über die Lebermoose" *) hinweisen. Derselbe macht hier unter Anderm auf die hervorragende physiologische Function der Scheitelzelle, welche in der Segmentbildung besteht, aufmerksam. „Sie ist allerdings nicht der Baumeister, der im Vegetationspunkt alles ordnet und beherrscht, aber sie schafft — wenn man dieses Bild beibehalten will — die Bausteine herbei, mit denen der Bau aufgeführt werden kann". Mit dieser Auffassung ist es aber wohl kaum verträglich, die Scheitelzelle blos für eine Lücke im Constructionssystem zu halten.

Jedenfalls ist die neue Zellanordnungstheorie, trotzdem sie gewiss in vielen Punkten das Richtige getroffen und Wesentliches von Unwesentlichem gesondert hat, noch nicht so vollständig sichergestellt und ausgebaut, dass nicht eine von der bisher allgemein acceptirten Auffassung der Scheitelzelle ausgehende Untersuchung von einigem Nutzen wäre und über manchen dunklen Punkt noch Licht verbreiten könnte. Indem ich also — vorläufig wenigstens — an der bisherigen Definition der Scheitelzelle festhalte, nach welcher eine Zelle dann als Scheitelzelle zu betrachten ist, wenn sich aus ihr das gesammte Gewebe einer Sprossung genetisch ableiten lässt, möchte ich jetzt noch meine von der bisherigen etwas verschiedene Art der Fragestellung etwas näher präcisiren und rechtfertigen. Denn so viel war mir schon anfänglich klar: Auf dem bisherigen Wege der Untersuchung ausgebildeter Scheitel, die bereits in voller Thätigkeit sind und seitliche Sprossungen ausgliedern, durfte ich nicht hoffen, zu wesentlich anderen Resultaten zu gelangen, als meine Vorgänger, welche den Aufbau der phanerogamen Vegetationsspitze untersucht haben. Es konnte von vornherein nur eine veränderte Art der Fragestellung Erfolg versprechen und so habe ich denn nach zwei Richtungen hin eine solche Aenderung vorgenommen. Ich glaubte zunächst die Untersuchung nicht blos auf die Zelltheilungsvorgänge in den eigentlichen Vegetationspunkten beschränken zu sollen, sondern dehnte dieselbe auf alle Gewebe aus, in welchen reichliche Zelltheilungen stattfinden. Es handelte sich mir also darum, in der phanerogamen Pflanze einzelne Zellgruppen oder Gewebecomplexe, ganz unbe-

*) VI. Heft, „Die Marchantieen und allgemeine Bemerkungen über Lebermoose, Graz 1881, pag. 2, Anmerkung.

kümmert um den Ort ihres Auftretens, nachzuweisen, deren Wachsthum nach den Gesetzen des Scheitelzellwachsthums vor sich geht. Kommen solche Fälle vor, so stellen die betreffenden Zell- und Gewebecomplexe in morphologisch - entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht wohl abgegrenzte Einheiten dar, mögen sie auch ringsum von anderem, in anatomisch - physiologischer Hinsicht vielleicht gleichartigem Gewebe umgeben sein. In phylogenetischer Beziehung ist die Auffindung solcher Fälle allerdings kaum zu verwerthen; allein es ist wahrscheinlich, dass dieselben für die ganze Auffassung des Scheitelzellwachsthums von einigem Belang sein werden.

In Bezug auf die Untersuchung des Vegetationspunktes selbst, habe ich die Fragestellung insoferne etwas modificirt, als ich den Schwerpunkt der Untersuchung auf die Anlage und die ersten Entwicklungsstadien der betreffenden Scheitel verlegte, von dem Gedanken ausgehend, dass die bereits ausgebildete und seitliche Sprossungen ausgliedernde Vegetationsspitze möglicherweise in der Entwicklung schon zu weit vorgeschritten ist, um noch Scheitelzellwachsthum zeigen zu können.

II.

1. Die Zelltheilungen im Rindenparenchym von Cytisus Laburnum. — Das Rindenparenchym mehrjähriger Zweige dieses Strauches ist von zahlreichen Luftlücken und Spalten durchsetzt, wodurch das Parenchym einen lockeren, stellenweise fast lamellösen Bau erhält. Die Zellwandungen sind mässig verdickt, mit zahlreichen seichten Tüpfeln versehen. Die verschiedene Dicke der Wandungen lässt sofort die Umrisse der ursprünglichen Parenchymzellen erkennen, welche mit Eintritt des Dickenwachsthums des Zweiges entsprechend breiter wurden und je nach dem Grade dieser Dilatation sich mehr oder minder häufig in radialer Richtung theilten. Die nachträglich aufgetretenen Scheidewände geben sich als solche sofort durch ihre geringere Dicke zu erkennen und zeigen in letzterer Hinsicht solche Abstufungen, dass auch ihr untereinander verschiedenes Alter unschwer daraus zu entnehmen ist.

Gewöhnlich treten nun in den breiter werdenden Rindenparenchymzellen die secundären Wände in radialer Richtung pa-

rallel zur Längsaxe des Zweiges auf und vermehren so in entsprechender Weise die Zahl der Zellen jeder Tangentialreihe. Sehr häufig aber sind diese secundären Wandungen schief gestellt, d. h. sie sind zwar rechtwinkelig zur Zweigoberfläche orientirt, schliessen aber mit der Längsaxe des Zweiges mehr oder minder spitze Winkel ein. Ist einmal eine solche schiefe Wand aufgetreten, so ist auch für die nächst jüngeren Wandungen die schiefe Stellung nach dem Principe der rechtwinkeligen Schneidung der Zellwände gegeben. Wodurch diese Unregelmässigkeiten der Wandstellung verursacht werden, lässt sich schwer mit Bestimmtheit sagen. In nicht wenigen Fällen scheint ein unregelmässiger Umriss der Mutterzelle, das ursprüngliche Vorhandensein geneigter Seitenwandungen die nächste Veranlassung zu bilden. In diesen Fällen präexistirt die Unregelmässigkeit bereits in der ursprünglichen, noch ungetheilten Rindenparenchymzelle und die späteren schiefen Wandungen sind, wie gesagt, blos die nothwendige Folge des Principes der rechtwinkeligen Schneidung. In anderen Fällen lässt sich eine solche präexistirende Unregelmässigkeit nicht nachweisen, die secundären Wände schliessen im Widerspruche mit dem erwähnten Principe mit den primären Seitenwandungen spitze Winkel ein; in solchen Fällen bleibt kaum etwas Anderes übrig, als anzunehmen, dass jene tangentialen Spannungen und Zerrungen, welche sich während der Dilatation des Rindenparenchyms einstellen, in Folge localer anatomischer Unregelmässigkeiten*) den normalen Verlauf der Theilungsvorgänge stören und so durch mechanische Beeinflussung des sich theilenden Protoplasmaleibes die Entstehung schiefer Wandungen zu Folge haben.

Es wurde vorhin erwähnt, dass die erste schiefe Wand, welche auftritt, bestimmend ist für die Lage der nächst jüngeren Wandungen. Auf diese Weise kommt nun nicht selten eine Aufeinanderfolge von Zellwänden zu Stande, wie dieselbe für das Wachsthum mit einer sogenannten „zweischneidigen Scheitelzelle“ charakteristisch ist. Auf Tafel IV, Fig. 6, ist eine Zellreihe dar-

*) Vergl. Schwendener, „Ueber die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajectorischen Curven“, Monatsberichte der k. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1880, pag. 423, wo die hier in Betracht kommenden Unregelmässigkeiten einzeln namhaft gemacht werden.

gestellt, welche durch succesive Theilungen der ursprünglichen Rindenparenchymzelle zu Stande gekommen ist. Die erste mittlere Wand ist normal orientirt. In der rechten Tochterzelle ist blos eine einzige, gleichfalls normal orientirte Wand aufgetreten. In der linken Tochterzelle dagegen stellt sich eine schiefe Wand ein, darauf folgt wieder eine schiefe, auf der ersteren rechtwinkelig gestellte, und die dritte jüngste Wand setzt diese Alternation fort. Wir dürfen daher mit Recht sagen: Der durch die Figur dargestellte Zellfaden, die Descendenz einer einzigen Rindenparenchymzelle wächst an seinem linken Ende mittelst einer zweischneidigen Scheitelzelle weiter. Wie weit — das lässt sich allerdings nicht sagen, allein zur Rechtfertigung der hier vertretenen Auffassung genügen die bisher aufgetretenen drei Segmentirungen vollständig. Derartigen Bildern begegnet man nur im Rindenparenchym von Cytisus Laburnum gar nicht selten. Auch bei Caragana-Arten kommt derartiges vor und dürften weitere Untersuchungen wahrscheinlich noch mehrere hieher gehörige Fälle aufdecken.

Wir sehen hier also mitten in einem parenchymatischem Dauergewebe Zellcomplexe auftreten, die sich als kürzere oder längere Zellreihen mit zweischneidiger Scheitelzelle zu erkennen geben. Es fällt dies um so mehr auf, als es sich hier nicht um „actives“, sondern um rein „passives Wachsthum“ handelt. Allein gerade dieser letztere Umstand erleichtert uns das Verständniss der ganzen Erscheinung. Er legt uns nämlich nahe, dass hier rein äusserliche, zufällige Ursachen in's Spiel treten und Ausschlag gebend sind; seien es nun ursprüngliche Unregelmässigkeiten der Wandorientirung oder kleine Ungleichmässigkeiten der das Dickenwachsthum begleitenden tangentialen Spannungen. In beiden Fällen aber bringt erst das Princip der rechtwinkeligen Schneidung die Alternation der succesiven Zellwände zur Ausführung, zu welcher die eben erwähnten Ursachen blos den Anstoss gegeben.

2. Die Zelltheilungen in den Trichomen der Blattstiele von Begonia Rex. Die jungen Blattstiele dieser Pflanze sind mit ziemlich langen Zotten dicht bedeckt; ihre Zellen sind von gestreckter Form und die oberflächlich gelegenen wachsen häufig zu kurzen konischen Vorsprüngen aus. An ihrem oberen

Ende geht die Zotte in ein gewöhnliches mehrzelliges Haar, d. h. in einen Zellfaden über, dessen Ende von länglich keulenförmiger Gestalt ist. Die Zellen führen hier einen stark lichtbrechenden Inhalt, der sich später bräunt, schliesslich eintrocknet und hiedurch zur Collabescenz und Schrumpfung der Zellwände führt.

Die Theilungsvorgänge in diesem keulenförmigen Ende des Zellfadens, beziehungsweise der Zotte, sind es, welche hier unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen. Gewöhnlich treten in den 2—3 obersten Zellen Längswände auf, wodurch jede Zelle in zwei nahezu gleich grosse Tochterzellen getheilt wird; zuweilen kommt es durch nochmalige Bildung von Längswänden, welche mit den ersteren rechte Winkel bilden, zur Quadranten-Theilung der ursprünglichen Mutterzellen. Diese Theilungsvorgänge repräsentiren die normalen Fälle der Zelldifferenzirung im keulenförmigen Ende des Trichoms. Nicht selten aber erscheint eine von den beiden Tochterzellen, in welche die Endzelle durch die Längswand getheilt wurde, im Wachsthum weit mehr gefördert, als ihre Schwesterzelle. Sie drängt die Längswand bei Seite und dieselbe nimmt bald eine mehr oder weniger schiefe Lage ein. Die nächste Theilung erfolgt nun naturgemäss in jener rascher gewachsenen, mit ihrer Aussenwand den Scheitel ganz überwölbenden Zelle und die neu auftretende Wand ist, da sie die schiefgewordene Längswand rechtwinkelig oder doch nahezu rechtwinkelig schneidet, von vorneherein schief orientirt. (Taf. IV, Fig. 10.) Hiemit ist nun das Wachsthum des Zellfadens mit einer zweischneidigen Scheitelzelle eingeleitet; doch werden gewöhnlich nur mehr 1—2 Segmente abgeschieden. (Taf. IV, Fig. 8.) Die soeben erwähnte Figur stellt den ziemlich häufigen Fall dar, in welchem eine weiter unten gelegene Zelle der Zotte zu einem Haar ausgewachsen ist. Auf Taf. IV, Fig. 9, hat sich ein solches, der Zotte seitlich entsprossenes Haar gegabelt und jeder der Gabeläste zeigt beginnendes Scheitelzellwachsthum. Die Fig. 11 auf Tafel IV stellt einen zweifelhaften Fall dar, in welchem man nicht mit Bestimmtheit sagen kann, ob wirklich Scheitellzellwachsthum stattgefunden hat, oder ob blos der Anschein eines solchen durch die auffällige Brechung der Längswand und den Umstand zu Stande kam, dass die linke Tochterzelle sich ein-

mal, die rechte zweimal quer getheilt hat. Ein derartiges, blos scheinbares Scheitelwachsthum wird übrigens auch von Hegelmaier*) für verschiedene dikotyle Embryonen angegeben.

3. Die Entstehung des Spaltöffnungsapparates und seiner Nebenzellen bei Mercurialis und den Crassulaceen**). Seit Langem schon ist es bekannt, dass bei verschiedenen Pflanzen der Entstehung der Mutterzelle des Spaltöffnungsapparates einige „vorbereitende" Theilungen vorausgehen, welche zur Bildung der sogenannten Nebenzellen führen. Bei Mercuralis perennis beginnen diese Theilungen damit, dass durch eine schwach bogenförmige Wand die jugendliche Epidermiszelle, welche als die Urmutterzelle des Spaltöffnungsapparates fungirt, in zwei meist ungleich grosse Tochterzellen getheilt wird. Die nächste Wandung, welche weit mehr gekrümmt ist, setzt beiderseits an die zuerst gebildete Wand an und auf diese Weise entsteht nun die Mutterzelle des Schliesszellapparates. Bisher nahm man nun an, dass diese Mutterzelle durch eine ganz gerade Wand in zwei morphologisch gleichwerthige Schwesterzellen, die jungen Schliesszellen, getheilt wird. Dies ist aber nicht der Fall, indem die neu auftretende Wand abermals gebogen ist und ihre Concavität der zweiten Wand zukehrt, ebenso wie vorhin die zweite sich gegen die erste krümmte. (Taf. IV, Fig. 2 und 3.) Die derart entstandenen jungen Schliesszellen stehen also in demselben Verhältnisse zueinander, wie eine zweischneidige Scheitelzelle und das jüngste Segment.

Wenn wir nun von dem in der Einleitung angegebenen Gesichtspunkte aus die geschilderten Zelltheilungen betrachten, und ganz davon absehen, welchem Gewebe die sich theilende Urmutterzelle angehört und was durch die Theilungen erzielt werden soll; wenn wir mit andern Worten blos die geometrischen Beziehungen der neu auftrenden Wände untereinander in's Auge fassen, so dürfen wir auch hier von einem Scheitelzellwachs-

*) Vergleichende Untersuchungen dikotyler Keime, Stuttgart 1878.

**) Theilweise wurden die hier zu schildernden Zelltheilungsvorgänge bereits von Strasburger in seiner bekannten Abhandlung: „Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen", Pringsheims Jahrbücher f. wissensch. Botanik. V. B., p. 297 ff., besprochen

thum sprechen, zum mindesten in dem Sinne, dass hier die Zelltheilungen nach dem Gesetze des Scheitelzellwachsthums vor sich gehen. Offenbar ist es irgend ein gemeinsames Princip, welches den Zelltheilungen im Sprossscheitel z B. von Selaginella und den Zelltheilungen in der Urmutterzelle des Spaltöffnungsapparates von Mercurialis zu Grunde liegt. Und wenn nun in beiden Fällen von einer zweischneidigen Scheitelzelle gesprochen wird, so ist dies keine auffallendere Verallgemeinerung, als wenn z. B. Sachs in vollkommen berechtigter Weise von einer „Hypophyse" nicht blos bei phanerogamen Embryonen, sondern auch bei Antheridien, Haaren und überhaupt bei gestielten Köpfchen spricht*).

Man könnte gegen das Gesagte den Einwand erheben, dass sich die zweischneidige Scheitelzelle im gewöhnlichen Sinne des Wortes durch alternirend nach rechts und links geneigte Wände theilt, während bei dem Scheitelzellwachsthum, wie wir es hier gelegentlich der Entstehung des Spaltöffnungsapparates beobachteten, ein solches Zusammenneigen der Wände nicht vorkommt; die geometrischen Beziehungen zwischen den neu auftretenden Wandungen, von welcher oben die Rede war, seien also doch nicht dieselben. Ich glaube nun, dass dieser Einwand durch den Hinweis auf die ganz verschiedene Form der betreffenden, im Wachsthum begriffenen Zellcomplexe vollständig entkräftet wird. In dem einen Falle haben wir es mit einem conisch geformten Zellkörper, im andern Falle mit einer tafelförmigen Zellfläche zu thun. Nach dem Principe der rechtwinkeligen Schneidung der Zellwände ist es gar nicht anders möglich, als dass bei bogenförmigem Umriss des Scheitels die Zellwände, welche die Segmente abgliedern, gegen einander geneigt sind, bei flachem Scheitel dagegen in der Verticalprojection einander parallel laufen. Das Wesentliche der geometrischen Beziehungen dagegen, bestehend in der regelmässigen Alternation der neu auftretenden Wandungen, bleibt in beiden Fällen dasselbe.

Wenn wir also die Zelltheilungen bei der Entstehung des Spaltöffnungsapparates bei Mercurialis von dem oben erörterten Gesichtspunkte aus betrachten, so sehen wir, dass durch das

*) Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen, pag. 72.

Auftreten dreier alternirender Wandungen ebensoviele Segmente gebildet werden. (Taf. IV, Fig. 2, 3, 4.) Die sich nicht weiter theilende Scheitelzelle und die jüngste Segmentzelle werden zu den beiden Schliesszellen des Spaltöffnungsapparates, welche demnach in morphologisch-entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht einander nicht gleichwerthig sind. Durch den rasch zunehmenden Turgor der jungen Schliesszellen werden ihre anfänglich so auffälligen Form- und Grössenunterschiede bald ziemlich vollständig ausgeglichen und zur Zeit, als sich der Porus bildet, hat sich die zuletzt entstandene Wand, durch welche die Schliesszellen von einander getrennt werden, beinahe schon ganz gerade gestreckt. (Taf. IV, Fig. 4.) Immerhin bemerkt man auch noch in weit vorgeschrittenen Entwickelungsstadien eine Andeutung der ursprünglichen Verschiedenheit der Schliesszellen.

Eine interessante Abweichung von der soeben geschilderten Entstehungsweise des Spaltöffnungsapparates zeigt sich u. A. bei Thymus-Arten *). Die beiden ersten Theilungen der Urmutterzelle finden genau so wie bei Mercuralis statt; es werden nämlich zwei bogenförmig gekrümmte alternirende Wandungen gebildet; die dritte Wand nun, welche bei Mercurialis diese Alternation fortsetzt, steht bei Thymus rechtwinkelig auf der bisherigen Theilungsrichtung und ist gleich anfänglich vollkommen gerade; derart wird nun die zweischneidige Scheitelzelle, d. i. die Mutterzelle des Spaltöffnungsapparates in zwei ganz gleichwerthige, gleichgeformte und gleichgrosse Schliesszellen getheilt. (Taf. IV, Fig. 1.)

Bei verschiedenen Crassulaceen erfolgt die Anlage des Spaltöffnungsapparates in ganz ähnlicher Weise, wie bei Mercurialis; statt der zweischneidigen tritt aber hier eine dreiseitige Scheitelzelle auf; auch kommt es zur Bildung einer grösseren Anzahl von spiralig angeordneten Segmenten.

Bei Sempervivum rhäticum werden gewöhnlich sechs Segmente gebildet. Wie bei Mercurialis sind auch hier die beiden Schliesszellen in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht verschiedenwerthig; die eine geht aus dem jüngsten Segmente, die andere aus der Scheitelzelle hervor. (Taf. IV, Fig. 5.)

*) Vergl. Strasburger, l. c. p. 313.

4. Die Zelltheilungen bei der Entstehung der subepidermalen Bastcambiumbündel im Laubblatte von Typha latifolia.

Auf der Blattoberseite treten in regelmässigen Abständen kleine subepidermale Bastbündel auf, deren Entstehung ich bereits in meiner „Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems“ (pag. 9), in Kürze besprochen habe. — Auf Querschnitten durch das junge Blatt ist es nicht selten eine einzige Meristemzelle, welche durch wiederholte Theilungen zu Bastcambium wird. Die ersten Theilungen dieser Cambiummutterzelle sind es nun, welche uns hier interessiren.

Die in Rede stehende Meristemzelle ist auf Blatt-Querschnitten gewöhnlich sechsseitig und dabei in radialer Richtung ziemlich gestreckt. (Taf. IV, Fig. 13.) Meistens ist es eine Längswand, welche die Theilungsvorgänge einleitet. Allein diese Längswand ist höchst selten vollkommen radial gestellt und kann es nach dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung auch gar nicht sein, sohald die Mutterzelle sechsseitig ist und sich in Folge dessen oben und unten in das angrenzende Gewebe mehr oder weniger tief einkeilt. Ein Blick auf die Abbildung (Taf. IV, Fig. 13) macht dies sofort klar. Je tiefer sich die Meristemzelle in das angrenzende Gewebe einkeilt, desto schiefer muss natürlich die Längswand gestellt sein. Bei einem gewissen Grade der Abweichung von der radialen Richtung setzt dann die erste Wand, welche gebildet wird, nicht mehr an eine der oberen Wandungen an, sondern an eine Seitenwandung und statt einer Längswand haben wir nun eine vollkommen schiefe Wandung vor uns (Taf. IV, Fig. 12); zuweilen tritt dann diese erste Wand weit genug unten auf, um noch das Auftreten mehrerer anderer, abwechselnd nach rechts und links geneigter Wände zu ermöglichen. Wir haben es in diesem Falle mit Scheitelzellwachsthum in dem schon wiederholt präcisirten Sinne zu thun. (Taf. IV, Fig. 12.) Aus jedem Segment werden dann durch weitere Theilungen die Cambiumzellen gebildet. Dass hier das „Scheitelzellwachsthum“ in radialer Richtung vor sich geht, während sich doch das Cambiumbündel in darauf senkrechter Richtung entwickelt, dieser Umstand kommt hier nicht weiter in Betracht, da wir ja die besprochene Meristemzelle und ihre Theilungen für sich allein

und ohne Rücksicht auf ihre Beziehungen zu den sie rings umgebenden Geweben in's Auge fassen.

5. Die Zelltheilungen bei der Anlage des Mittelnervs im Laubblatte von Elodea canadensis. Das Laubblatt dieser in mehrfacher Beziehung interessanten Pflanze ist bekanntlich sehr einfach gebaut. Die Lamina besteht blos aus zwei chlorophyllführenden Zelllagen und weist einen Mittelnerv auf, welcher von einem zarten Gefässbündel mit Parenchymscheide und schwachem Bastbeleg gebildet wird.

Bis auf diesen Mitternerv geht das junge Blatt aus dem Dermatogen des Stammscheitels hervor. Doch habe ich hier nicht die Absicht, die erste Anlage des ganzen Blattes zu besprechen, welches eine zeitlang mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wächst.*) Hier handelt es sich nur um die Entstehung des Mittelnervs.

Trifft ein Längsschnitt durch den Stammscheitel genau die Mediane eines in erster Anlage begriffenen Blattes, so beobachtet man in einer subepidermalen Periblemzelle Theilungsvorgänge, welche eben die Anlage des Mittelnervs bezwecken. Wenn die Blattanlage noch eine ganz unbedeutende Protuberanz vorstellt, so sieht man, wie genau unter der Mitte des Höckers jene subepidermale Periblemzelle sich radial gestreckt und vielleicht auch schon quer getheilt hat. (Taf. IV, Fig. 14, links.) In dem Masse nun, als der Blatthöcker grösser wird und weiter vorspringt, streckt sich auch die obere Tochterzelle (Taf. IV, Fig. 14, in der Mitte) und theilt sich schliesslich gleichfalls durch eine quere Wandung. (Taf. IV, Fig. 14, rechts.) Durch wiederholte Quertheilung der obersten, d. i. der Scheitelzelle, kommt so eine einfache Zellreihe zu Stande, welche aus einer einzigen subepidermalen Periblemzelle hervorgegangen ist und in die Lamina des jungen Blattes gewissermassen hineinwachsend die erste Anlage des Mittelnervs vorstellt. Wie lange das Scheitelzellwachsthum dieser Zellreihe andauert habe ich nicht eruiren können; wahrscheinlich dürfte es gleichzeitig mit dem Scheitelwachsthum der Lamina erlöschen, worauf dann nur mehr interkalare Theilungen stattfinden.

*) Vergl. Nägeli, Sitzungsberichte der Naturforscher-Versammlung zu München, 1877, IV. Sitz., Bot. Ztg. 1878 p. 125.

Die einzelnen Gliederzellen der Zellreihe, werden sehr bald, noch während des Scheitelzellwachsthums, durch Längswände getheilt; es findet zunächst Quadrantentheilung statt, wobei in der Regel zuerst die Medianwand und dann die Transversalwand gebildet wird. Aus jedem Quadranten entstehen dann durch weitere Längstheilungen die Zellen der Parenchymscheide und des Cambiumstranges.

Statt der regelmässigen Quertheilungen können in der Urmutterzelle des Blattmittelnervs auch alternirend nach rechts und links geneigte Wände auftreten, in welchem Falle also jene primäre Zellreihe mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wächst. (Taf. IV. Fig. 15.) Es scheint, dass diese Verschiedenheit der Theilungsrichtungen mit den verschiedenen Dimensionsverhältnissen der betreffenden Periblemzelle zusammenhängt; ist dieselbe radial gestreckt, also höher als breit, so treten Quertheilungen auf, ist sie dagegen tangential gestreckt, mithin breiter als hoch, so stellen sich schiefe Wandungen ein.

Es hat zuweilen den Anschein, als ob mehrere Periblemzellen an der Bildung des Mittelnervs betheiligt wären. *) Nicht selten werden nämlich durch die auswachsende Periblemzelle die angrenzenden Zellen gewissermassen mit in die Höhe gezogen, in Folge dessen es in diesen Zellen sogar zu einer oder der anderen Quertheilung kommen kann. (Taf. IV, Fig. 14, in der Mitte.) Allein auf diese Weise kommt höchstens eine über die Insertionsstelle des Blattes kaum hinausreichende Scheide zu Stande, welche die auswachsende Urmutterzelle des Mittelnervs rings umgibt und wie sie in noch vollkommenerer Weise bei der Anlage der Blätter und der Axillarsprosse von Ceratophyllum demersum sich ausbildet.

6. Die Zelltheilungen bei der Anlage der Laubblätter und der Axillarsprosse von Ceratophyllum demersum.

a) Das Blatt. An radialen Längsschnitten durch den Stammscheitel sieht man sehr deutlich, wie die noch ganz unscheinbaren, sich erst schwach hervorwölbenden Blatthöcker durch die radiale Streckung mehrerer subepidermaler

*) Vergl. Luerssen: Grundzüge der Botanik, II. Aufl., pag. 69, Fig. 35 und die dazu gehörige Erklärung.

Periblemzellen zu Stande kommen. Am Längsschnitte beobachtet man drei solcher Zellen, doch ist es räumlich betrachtet. eine Gruppe von wenigstens 7—8 Periblemzellen, welche bei der Anlage des Blatthöckers betheiligt sind. Ihre Anordnung ist eine derartige, dass eine central gelegene Zelle von einem Kranze von Nachbarzellen umgeben wird. Diese ganze Zellgruppe also streckt sich in radialer Richtung, am meisten die in der Mitte gelegene Zelle; das darüber liegende Dermatogen wird dabei einfach gehoben, ohne dass gleichzeitig ein radiales Wachsthum seiner Zellen stattfindet. Doch wollen wir jetzt vorläufig das Dermatogen ganz ausser Acht lassen und uns auf die Theilungsvorgänge in der erwähnten Gruppe von Periblemzellen beschränken.

Die erste Theilung tritt in der am schnellsten wachsenden centralen Zelle auf u. z. ist es eine Querwand, durch welche sie in zwei ziemlich gleich grosse Tochterzellen getheilt wird. (Taf. V, Fig. 2 und 18, rechts). Unmittelbar darauf finden auch in dem Kranze von Nachbarzellen Theilungen statt und zwar sind es hier schiefe Wände, welche oben an Dermatogenzellen ansetzen und dann schief abwärts verlaufend die Seitenwandungen der quergetheilten centralen Zelle unter einem spitzen Winkel schneiden. (Taf. V, Fig. 2). Zuweilen erfolgt auch in einer von diesen Zellen zuerst eine Quertheilung, worauf dann in der oberen Tochterzelle die schiefe Wand sich einstellt. In dem Masse nun, als der Blatthöcker sich weiter vorwölbt, treten in der centralen Zelle neue Quertheilungen auf, so dass eine Reihe von 4—5 Zellen zu Stande kommt; in gleicher Weise vermehrt sich auch die Zahl der schief nach abwärts, gegen die centrale Zellreihe gerichteten Wände. (Taf. V, Fig. 3.) Dieselben bilden mit jenen Querwänden die Antiklinen des neuen Scheitels im Sinne der Sachs'schen Theorie. Die centrale Zellreihe liegt meist in keiner geraden, zur Längsaxe des Stammscheitels rechtwinkeligen Linie, sondern krümmt sich vielmehr bald in einem sanften Bogen nach aufwärts, dem Stammscheitel zu, im Sinne der späteren Knospenlage des Blattes.

Wie verhält es sich nun mit den Theilungen im Dermatogen des jungen Blatthöckers? Sieht man sich an Tangentialschnitten durch den Stammscheitel die Blattanlagen von oben an, so be-

merkt man in der Mitte eine gewöhnlich etwas grössere Dermatogenzelle von unregelmässiger Gestalt in lebhafter Theilung begriffen. (Taf. V, Fig. 1.) Die Aufeinanderfolge der Wandungen ist dabei nicht selten eine solche, dass eine dreiseitige Scheitelzelle, ganz so wie bei der Entstehung des Spaltöffnungsapparates der Crassulaceen, zu Stande kommt. Dass auch ein Kranz von Nachbarzellen das Dermatogen des jungen Blatthöckers constituiren hilft, ist weiter von keiner Bedeutung, denn je grösser die Blattanlage wird, desto ausschliesslicher besteht ihr Dermatogen aus der Descendenz jener am Scheitel der Anlage gelegenen Dermatogenzelle.

Von nun an tritt die Entwickelung des jungen Blattes in eine neue Phase. Dieselbe wird dadurch gekennzeichnet, dass an der weiteren Ausbildung des meristematischen Mesophylls*) lediglich die oberste Zelle der centralen Zellreihe des Blatthöckers betheiligt ist. Jener Kranz von Periblemzellen, welcher die ursprünglich centrale Zelle umgab und auf die oben beschriebene Weise zu einer zwischen die centrale Zellreihe und dem Dermatogen sich einkeilenden Scheide auswuchs, hat mit der weiteren Ausbildung des Blattes nichts zu thun. Denn die eben erwähnte Scheide — ich will sie im Folgenden die Basalscheide nennen — wächst kaum höher empor als bis zur Insertionsebene des jungen Blattes. (Taf. V, Fig. 3.)

Die wichtigsten Theilungen, welche sich zu Beginn dieser Entwickelungsphase einstellen, sind jene, welche zur Quadrantentheilung der Scheitelzelle der centralen Zellreihe führen. Ob dabei die in der Mediane des jungen Blattes liegende Wand, oder die Transversalwand zuerst auftritt, konnte ich nicht entscheiden. Bei der jedenfalls sehr raschen Aufeinanderfolge dieser Längswände ist die Beantwortung dieser Frage ohnehin ziemlich bedeutungslos.

Bis zu diesem Entwickelungsstadium lassen sich alle Vorgänge ziemlich genau übersehen. Von jetzt an compliciren sich

*) Indem ich hier den Ausdruck „Mesophyll“ im entwickelungsgeschichtlichen Sinne gebrauche (wie dies auch schon von anderen Autoren geschehen ist), verstehe ich darunter das gesammte Meristem des jungen Blattes mit Ausschluss des Dermatogens.

aber die Verhältnisse und die Uebersicht über die Einzelheiten der Theilungsvorgänge wird geradezu unmöglich. Mir ist es wenigstens nicht gelungen, mehr zu constatiren, als dass in der Phase zwischen der Quadrantentheilung der Scheitelzelle der centralen Zellreihe und dem Beginne der dichotomen Verzweigung des jungen Blattes in rascher Aufeinanderfolge Quer- und Längstheilungen auftreten, welche anscheinend an keine Regel gebunden sind und aus allen vier Quadrantenzellen einen vom Dermatogen umhüllten herzförmigen Zellkörper gestalten.

Die Dichotomie des jungen Blattes, welche im Grunde genommen bereits durch die oben erwähnte Medianwand eingeleitet wurde, kommt nun dadurch zu Stande, dass rechts und links von der Medianebene des Blattes je eine nach aussen gelegene Zelle jenes Zellkörpers zur Scheitelzelle des Mesophylls des im Entstehen begriffenen Gabelzweiges wird und dass sich die darüber befindliche Dermatogenzelle als Scheitelzelle für das Dermatogen des betreffenden Blattzweiges constituirt. Jeder Gabelzweig des jungen Blattes wächst also mit zwei übereinander befindlichen Scheitelzellen: einer Dermatogen- und einer Mesophyllscheitelzelle.

Diese letztere theilt sich durch schiefe Wände nach 3 bis 4 Richtungen des Raumes. (Taf. V, Fig. 9.) In der zur Blattfläche parallelen optischen Längsschnittsansicht des jungen bereits gegabelten Blattes zeigen sich meist auf das Deutlichste die alternirend nach rechts und links auftretenden schiefen Hauptwände der Segmente, in gleicher Weise, wie dieselben an radialen Längsschnitten durch die Stammscheitel der Farne, Equiseten etc. sichtbar sind. (Taf. V, Fig. 7, 8, 11.) In diesen letzteren Fällen ist die Grundfläche der Scheitelzelle convex, weil diese eben oberflächlich gelegen ist; in dem hier zu schildernden Falle dagegen ist eine convexe Grundfläche selbstverständlich ausgeschlossen, nachdem ja die „Mesophyllscheitelzelle“ oben an die Scheitelzelle des Dermatogens und meist auch an deren Segmentzellen grenzt. — Jedes von einer dreiseitig pyramidalen Mesophyllscheitelzelle gebildete Segment wird durch eine annähernd radiale Längswand in zwei nicht ganz gleich grosse Tochterzellen getheilt. (Taf. V, Fig. 9.) Ueber die weiteren Theilungsvorgänge in den Segmenten bin ich ausser Stande, Sicheres mitzutheilen.

Hin und wieder habe ich auch beobachtet, dass sich die Scheitelzelle des Mesophylls einfach durch Querwände theilt, wie dies bei der Anlage des Blattmittelnervs von Elodea canadensis Regel ist. Die in den Gliederzellen auftretenden Längswände halten ähnliche Entwickelungsfolgen ein, wie z. B. in den Gliederzellen von Sphacelaria und Cladostephus oder bei der ersten Anlage von Cambiumsträngen. (Taf. V, Fig. 10.) Das Mesophyll des betreffenden Gabelzweiges differenzirt sich derart in eine centrale Zellreihe und in eine peripherische Lage von Meristemzellen.

Die Dermatogenscheitelzelle eines Gabelzweiges theilt sich durch geneigte Wände gleichfalls nach 3 bis 4 Richtungen. Trotz der in Folge der Convexität des Scheitels schiefen Lage der segmentbildenden Wände können sich dieselben selbstverständlich bloss seitlich, mithin auf radialen Längsschnitten gar nicht schneiden; hier erfolgt eben die Schneidung erst in der darunterliegenden Scheitelzelle des Mesophylls. Die Dermatogenscheitelzelle besitzt also die Gestalt einer stark abgestutzten 3 bis 4 seitigen Pyramide mit convexer Grundfläche. Wenn sie vierseitig ist, so zeigt sie gewöhnlich eine derartige Orientirung, dass von den vier Segmentreihen zwei nach vorne und zwei nach hinten sehen. Die von den Seitenwänden der aufeinander folgenden Segmente gebildeten vier Zickzacklinien sind also derart vertheilt, dass je eine an der Vorder- und an der Hinterseite und zwei an den beiden Flanken des Gabelzweiges abwärts laufen. Die Zelltheilungen in den Segmenten werden meistens durch das Auftreten einer den Hauptwänden parallelen Wand eingeleitet, wodurch jedes Segment in zwei übereinander befindliche Etagen getheilt wird. (Taf. V, Fig. 5, 6.) Sodann theilt sich zuerst die untere und später die obere Tochterzelle durch je eine radiale Wand in zwei gleich grosse Tochterzellen. (Taf. V, Fig. 5.)

Was das wechselseitige Verhältniss zwischen Dermatogen- und Mesophyllscheitelzelle anlangt, so ist hervorzuheben, dass dieselben von einander so weit unabhängig sind, als es eben das einheitliche Gesammtwachsthum des Gabelzweiges, an dessen Aufbau sie sich betheiligen, zulässt. Es kommt z. B. wiederholt vor, dass sich die Mesophyllscheitelzelle nach drei Richtungen des Raumes theilt, während die darüber befindliche Dermatogen-

scheitelzelle vierseitig ist, oder dass der umgekehrte Fall eintritt. (Vergl. Taf. V, Fig. 9.)

Ueber die Dauer des Scheitelzellwachsthums der beiden Gabelzweige kann ich vorläufig keine genauere Mittheilung machen. So viel ich beobachtet habe, scheint es bald durch ausschliesslich interkalares Wachsthum abgelöst zu werden.

Die Vorgänge bei der ersten Anlage des Mesophylls von Ceratophyllum demersum und des Blattmittelnervs von Elodea canadensis zeigen nach dem Vorausgegangenen eine grosse Aehnlichkeit. In beiden Fällen ist es eine einzige subepidermale Periblemzelle, beziehungsweise eine centrale, bei Ceratophyllum von der Basalscheide umhüllte Zellreihe, von welcher die Bildung der betreffenden Blattheile ausgeht. Der Mittelnerv des Blattes von Elodea canadensis ist also entwickelungsgeschichtlich den gesammten Geweben des Ceratophyllum-Blattes mit Ausschluss der Epidermis homolog.

b) Der Axillarspross. Auf radialen Längsschnitten durch den Scheitel des Muttersprosses, welche die Mediane des noch ganz jungen Tragblattes treffen, macht sich die Anlage des Achselsprosses zunächst als eine unbedeutende Protuberanz bemerkbar. An dem Zustandekommen derselben ist am meisten eine sich radial verlängernde Zellgruppe der zweiten Periblemzelllage betheiligt, weniger das Dermatogen und so gut wie gar nicht die subepidermale Periblemschicht. Die ersten Zelltheilungen, welche an Längsschnitten auffallen, stellen sich in einer genau unter dem Scheitel des Höckers gelegenen Zelle der zweiten Periblemzelllage ein. Stets ist es eine schiefe gebogene Wand, welche zuerst auftritt, und die Mutterzelle in zwei sehr ungleich grosse Tochterzellen theilt. Hinsichtlich ihrer Lage und Orientirung ist diese schiefe Wand an keine bestimmte Regel gebunden. Bald setzt sie an eine obere *) Wandung der Mutterzelle an und schneidet unten eine Seitenwandung, bald trifft die höhere Ansatzlinie eine Seitenwand und die tiefere eine der unteren Wände der Mutterzelle. (Taf. V, Fig. 13.) Oder es schneiden beide Ansatzlinien, die obere sowohl wie die untere, bloss Seitenwandungen der Mutterzelle in verschiedenen Höhen.

*) Die Ausdrücke „oben“ und „unten“ werden hier in Bezug auf die Richtung des Längenwachsthums des in Anlage begriffenen Sprosses gebraucht.

(Taf. V, Fig. 14). In allen Fällen aber wird durch diese erste schiefe Wand das Scheitelzellwachsthum eines Zellcomplexes eingeleitet, welcher sich bald als die Pleromanlage des jungen Sprosses zu erkennen gibt. Die nächste Wand ist nämlich gleichfalls schief gestellt und alternirt mit der ersten. (Taf. V, Fig. 13.) Dann tritt in der Längsschnittsansicht wieder eine alternirende Wand auf und so folgen nun die Theilungen gesetzmässig aufeinander; räumlich betrachtet wahrscheinlich nach 3 bis 4 Richtungen, wie bei der Segmentbildung seitens der Mesophyllscheitelzelle. (Taf. V, Fig. 14, 15.) Gleichzeitig wölbt sich der auf diese Weise entstehende Zellkörper rasch nach auswärts, er streckt sich in der Richtung des Längenwachsthums der Sprossanlage, rundet sich an seinem Scheitel ab und bildet nun, wie bereits vorhin erwähnt wurde, das Plerom des jungen Sprosses. (Taf. V, Fig. 14, 16.) Wenn jene erste schiefe Wand, durch welche die Initialzelle des Pleroms getheilt wird, bloss an die Seitenwandungen derselben ansetzt, wie dies die eben genannten Figuren darstellen, so lassen sich an dem jungen Pleromkörper zwei Theile unterscheiden: Ein breiteres „Scheitelstück", welches aus der oberen Tochterzelle durch Scheitelzellwachsthum hervorgegangen ist, und ein schmäleres „Fusstück", wie man es nennen könnte, welches aus der unteren Tochterzelle durch Quer- und Längstheilungen gebildet wurde. (Taf. V, Fig. 16.) Dieser Fusstheil steckt in der Basalscheide, welche in ähnlicher Weise, wie dies oben für die jungen Laubblätter beschrieben wurde, entstanden ist; die der zweiten Periblemzellage angehörigen Nachbarzellen der Initialzelle, von welcher diese letztere kranzförmig umgeben wird, wachsen zu Zellreihen aus, welche in seitlichem Zusammenhange stehend, die Basalscheide bilden. Dieselbe ist häufig nur unbedeutend entwickelt und kann auch ganz fehlen. (Taf. V Fig. 18.)

So wie das Plerom der jungen Sprossanlage von einer einzigen Initialzelle abstammt, welche sich nach den Gesetzen des Scheitelzellwachsthums zu theilen begonnen, ebenso lässt sich auch der Periblemmantel und das Dermatogen auf je eine am Scheitel gelegene Initialzelle zurückführen. Das Periblem des jungen Scheitels besteht aus einer einzigen Zelllage, welche gewissermassen eine Ausstülpung der subepidermalen Periblem-

zelllage des Muttersprosses vorstellt. (Taf. V, Fig. 14, 16, 18.) Die Scheitelzelle dieses einschichtigen Periblemmantels liegt über der Scheitelzelle des Pleromkörpers und theilt sich gewöhnlich nach vier Richtungen. (Taf. IV, Fig. 18.) Darüber liegt nun als dritte Scheitelzelle der jungen Sprossanlage die Scheitelzelle des Dermatogens, in der Regel gleichfalls von vierseitiger, zuweilen auch von dreiseitiger Gestalt. (Taf. IV, Fig. 16, Taf. V, Fig. 19 und 20.) Die Grundform der beiden zuletzt genannten Scheitelzellen ist die abgestutzte Pyramide, wobei der Neigungsgrad der Seitenwand nach dem Principe der rechtwinkeligen Schneidung von der geringeren oder stärkeren Wölbung des Scheitels abhängig ist. In beiden Scheitelzellen ist die Homodromie der aufeinander folgenden Wände Regel, wobei dann die Segmentspirale gewöhnlich linksläufig ist. (Taf. IV, Fig. 18, 19, 20, Taf. V, Fig. 19, 20.)

Zuweilen sind die successiven Theilungen der Scheitelzellen heterodrom. (Taf. IV, Fig. 16, 17.) Was die Theilungen der Segmente anlangt, so stellen sich im Periblem sowohl wie im Dermatogen zunächst annähernd radiale Längswände ein. (Taf. IV, Fig. 16, 17, 18, 19, Taf. V, Fig. 19, 20.) —

In den ersten Entwickelungsstadien wächst also der junge Seitenspross von Ceratophyllum demersum mittelst dreier etagenförmig übereinander gelagerten Scheitelzellen: einer Plerom-, Periblem- und Dermatogenscheitelzelle. Sieht man sich nun den Scheitel älterer Vegetationsspitzen an, so beobachtet man einen wesentlich veränderten Bau des Vegetationspunktes, welcher im Allgemeinen das Hanstein'sche Schema erkennen lässt. (Taf. V, Fig. 21.) Soweit die Längsschnittsansicht darüber Aufschluss zu geben vermag, ist das Scheitelzellwachsthum, von der geschilderten Art wenigstens, erloschen. Dieser augenscheinlich an die Erstarkung des Vegetationsscheitels geknüpfte Uebergang zu einer complicirteren Art des Scheitelwachsthums tritt nicht auf einmal, d. h. in allen drei Meristemen gleichzeitig ein. Zuerst erlischt die segmentbildende Thätigkeit der Pleromscheitelzelle, welche damit auch ihre Individualität aufgibt und den „Plerominitialen" Platz macht. Nach meinen Beobachtungen stellen die Figuren 16 und 18 auf Taf. V Entwickelungsstadien vor, über welche hinaus die Pleromscheitelzelle ihre Thätigkeit nicht mehr lange

fortsetzt. Am Längsten bleibt die Dermatogenscheitelzelle erhalten. Man kann sie zuweilen in ganz exquisiter Weise selbst noch am Scheitel des Muttersprosses beobachten. (Taf. IV, Fig. 20.) Es dürfte übrigens der erwähnte Uebergang von dem hier constatirten Scheitelzellwachsthum zu einem complicirteren Wachsthums- und Zelltheilungsmodus weniger von dem Alter des jungen Sprossscheitels abhängig sein, als von dem Zeitpunkte seiner Erstarkung, welcher je nach den ernährungsphysiologischen Verhältnissen bald früher, bald später eintreten kann. Nicht unerwähnt will ich deshalb lassen, dass diese Untersuchungen im Winter bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (15 bis 17° C.) durchgeführt wurden.

Die hier geschilderten Zelltheilungsvorgänge bei Anlage der Laubblätter und der Achselsprosse von Ceratophyllum demersum erinnern in wesentlichen Punkten auffallend an die Ergebnisse der Beobachtungen Nägeli's und Leitgeb's über die Entstehung phanerogamer Nebenwurzeln *) Es sei mir gestattet, aus der Zusammenfassung der von diesen Forschern gewonnenen Untersuchungsresultate ein längeres Citat mitzutheilen.

In der genannten Abhandlung heisst es p. 146: „An der Stelle, wo eine Nebenwurzel entstehen soll, theilen sich die Pericambiumzellen durch Querwände, und werden dadurch isodiametrisch. Von diesen Zellen verlängert sich eine ganze Gruppe (mindestens sind es sieben, ihre Zahl kann aber auch bis auf 20 steigen) in radialer Richtung, doch so, dass die im Centrum der Gruppe befindlichen immer stärker wachsen als die peripherischen. Mit diesem radialen Wachsthum ist eine entsprechende Theilung durch Wände, welche rechtwinkelig auf der Wachsthumsrichtung stehen, verbunden, so dass jede der ursprünglichen Zellen sich in eine zwei- bis fünfgliedrige Reihe verwandelt. Die peripherischen Zellen hören bald auf zu wachsen, indem sie durch die mittleren Reihen, welche am äussern Ende breiter werden und den ganzen Raum einnehmen, verdrängt werden. Die mittleren Reihen, wenn es zwei oder mehrere sind, werden bald auch bis auf eine einzige, die übrig bleibt, verdrängt. Dieses Verdrängen geschieht rascher und einfacher, wenn von Anfang

*) Entstehung und Wachsthum der Wurzeln, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, herausgeg. von C. Nägeli, IV. Heft 1867, p. 138 ff.

an eine ausgezeichnete centrale Zelle vorhanden ist, langsamer und undeutlicher, wenn zwei oder vier gleichberechtigte Zellen miteinander um die Wette wachsen. Die Endzelle der zuletzt allein übrig bleibenden Reihe wird zur Scheitelzelle der Wurzel, welche sich nun im Wesentlichen eben so verhält wie die dreiseitige Scheitelzelle der Gefässkryptogamen. Sie theilt sich nämlich durch Querwände, um Kappen der Wurzelhaube, und durch schiefe Wände, um Segmente des Wurzelkörpers zu bilden."

Nach dem eben Angeführten herrscht also bei der Entstehung der Laubblätter und der Seitensprosse von Ceratophyllum demersum und bei der Anlage der von Nägeli und Leitgeb untersuchten phanerogamen Nebenwurzeln in drei wesentlichen Punkten Uebereinstimmung: 1. wird die Anlage des neuen Organs hier wie dort durch die radiale Streckung einer ganzen Zellgruppe eingeleitet, welche im Innern des Mutterorgans gelegen ist und einer einzigen Zelllage angehört, 2. hören die peripherischen Zellen hier wie dort bald auf zu wachsen, sie betheiligen sich nicht weiter am Aufbau des neu angelegten Organs und bilden so die oben wiederholt besprochene „Basalscheide"; 3. verdrängt in allen Fällen eine centrale Zellreihe, beziehungsweise die Endzelle derselben, die benachbarten Zellreihen, und bildet durch Scheitelzellwachsthum im Blatt das Mesophyll, im Achselspross das Plerom und in der Wurzel den eigentlichen Wurzelkörper. *)

Weiteren Untersuchungen bleibt es vorbehalten, zu ermitteln, ob die hier geschilderten Vorgänge bei der Entstehung der Blätter und Seitensprosse von Ceratophyllum auch für andere Phanerogamen typisch sind. Ich möchte eine bejahende Antwort um so mehr vermuthen, als die besprochenen Vorgänge, wie soeben gezeigt worden ist, sogar mit der Entstehungsweise der Wurzeln anderer Phanerogamen in wichtigen Punkten übereinstimmen. Hier möchte ich nur noch auf Fig. 22, Taf. V aufmerksam machen, welche eine junge Seitensprossanlage des ruhenden Keimes von Hordeum vulgare im medianen Längs-

*) Das schliessliche Dominiren und die Verbreiterung der centralen Zellreihe ist auf Taf. V, Fig. 3, 14 und 16 deutlich sichtbar; vgl. auch Fig. 11 auf Taf. XX der Abhandlung von Nägeli und Leitgeb. Bemerkenswerth ist die Aehnlichkeit der Fig. 3 auf Taf. V dieser Abhandlung mit Fig. 3 auf Taf. XX der Schrift von N. und L.

schnitte darstellt. Man sieht auf den ersten Blick, dass hier die Entstehung des Seitensprosses fast in derselben Weise vor sich gegangen sein muss, wie bei Ceratophyllum. Die Basalscheide fehlt vollständig, der Pleromkörper besitzt ein ganz kurzes Fussstück und zeigt das deutlichste Scheitelzellwachsthum und der in unmittelbarer Umgebung des Vegetationspunktes einschichtige Periblemmantel spaltet sich sehr bald in zwei Zelllagen.

Nach all' dem Vorausgegangenen glaube ich hier an einem nicht uninteressanten Beispiele gezeigt zu haben, dass es auch bei den Phanerogamen möglich ist, die Entstehung der Blätter und Seitensprosse bis auf die ersten Theilungen bestimmter Initial- und Scheitelzellen zurückzuverfolgen. Eine genaue Detaillirung dieser Wachsthums- und Theilungsvorgänge ist zwar schwierig, allein sie ist keine unlösbare Aufgabe.

III.

Die unmittelbaren Hauptresultate dieser Untersuchung lassen sich in folgende Punkte zusammenfassen:

1. Es gibt bei den Phanerogamen Zellcomplexe und Gewebekörper von sehr verschiedener Ausdehnung und Bedeutung, welche sich dadurch als entwickelungsgeschichtliche Einheiten zu erkennen geben, dass sie durch Scheitelzellwachsthum entstanden sind.

2. Im einfachsten Falle sind es blos Zellreihen, welche mit Scheitelzellen wachsen. Als Beispiele wurden die Descendenzen einzelner Rindenparenchymzellen von Cytisus Laburnum und die haarförmigen Enden der Blattstielzotten von Begonia Rex besprochen.

3. Hieran schliessen sich die Zellflächen mit Scheitelzellwachsthum. Es wurde zunächst auf die Neben- und Schliesszellen des Spaltöffnungsapparates von Mercurialis perennis und Sempervivum aufmerksam gemacht und nachgewiesen, dass hier die beiden Schliesszellen nicht gleichwerthige Schwesterzellen sind, sondern dass die eine aus der Scheitelzelle der Zellfläche, die andere aus dem jüngsten Segmente entsteht. Das Dermatogen der Laubblatthöcker und der Zweiganlagen von Ceratophyllum demersum zeigt gleichfalls Scheitelzellwachsthum; ebenso das Periblem dieser letzteren.

4. Es können endlich auch ganze Zellkörper mit Scheitelzellen wachsen. Als Beispiele wurden in eingehender Weise geschildert: der Mittelnerv im Laubblatte von Elodea canadensis, das Mesophyll in den Gabelzweigen der jungen Laubblätter von Ceratophyllum demersum und der Pleromkörper in den Zweiganlagen derselben Pflanze.

Wenn man auf diese Weise die im vorigen Abschnitte mitgetheilten Fälle ven Scheitelzellwachsthum nochmals überblickt und untereinander vergleicht; und wenn man sich dann ferner das Scheitelzellwachsthum der Kryptogamen vergegenwärtigt, welches in so vielen Fällen eine ganz wunderbare Gesetzmässigkeit zeigt so drängt sich Einem sofort die Frage auf: „Haben die verschiedenen Scheitelzellen für die zugehörigen Zellcomplexe und Gewebe durchaus die gleiche Bedeutung oder nicht?“

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese Frage im verneinden Sinne zu beantworten sei. Erinnern wir uns z. B. an das Scheitelzellwachsthum einzelner Rindenparenchymzellreihen von Cytisus Laburnum. Hier ist das Scheitelzellwachsthum nichts der betreffenden Zellreihe Eigenthümliches, kein Ausdruck von inneren Organisationsgesetzen. Dasselbe ist der Zellreihe vielmehr durch äusserliche Momente gewissermassen aufgenöthigt worden. Es ist ein Werk des „Zufalls“ oder die Folge äusserer mechanischer Einflüsse. Etwas Aehnliches gilt für das Scheitelzellwachsthum bei der Entstehung der Bastcambiumbündel im Blatte von Typha latifolia. In diesen Fällen hat die Scheitelzelle sicherlich keine grössere Bedeutung als jede andere Zelle des betreffenden Zellcomplexes. Denn nicht die Scheitelzelle bildet hier alternirende Zellwände, sondern umgekehrt, die alternirend auftretenden Zellwände haben die Scheitelzelle zur Folge. Hier ist dieselbe weder der Alles ordnende und beherrschende Baumeister, noch schafft sie die Bausteine herbei. mit denen der Bau aufgeführt werden kann; sie ist vielmehr selbst nur Baustein, wie jede andere Zelle des Complexes.

Ganz anders verhält es sich mit dem Scheitelzellwachsthum bei der Organbildung der Kryptogamen. Hier weist die Gesetzmässigkeit der betreffenden Theilungsvorgänge auf die Wirksamkeit innerer Organisationsgesetze hin, deren Thätigkeit in den

regelmässigen Theilungen der Scheitelzelle am unmittelbarsten zum Ausdruck kommt. Hier ist der Scheitelzelle eine ganz bestimmte Function zugewiesen, die Segmentbildung und eben dadurch erweist sich diese Zelle thatsächlich als das organische Bildungscentrum *). Der oben erwähnte Vergleich Leitgebs's ist hier demnach ganz zutreffend. Das Scheitelzellwachsthum als solches sagt noch nichts aus über die Bedeutung der Scheitelzelle. Diese Bedeutung ist, wie wir gesehen haben, eine sehr ungleiche. Sie kann so gering sein, dass dadurch die Scheitelzelle auf das Niveau der übrigen Zellen des Complexes herabgedrückt wird: sie kann aber auch so gross sein, dass die Scheitelzelle als eine in jeder Hinsicht ausgezeichnete Zelle zu betrachten ist. Zwischen diesen beiden Extremen gibt es gewiss Uebergänge. Geräth die Bedeutung der Scheitelzelle einmal in's Schwanken, so wird sich dies vor Allem durch eine gewisse Inconstanz ihrer Form zeigen. Dieser Wechsel in der Form der Scheitelzelle kommt hin und wieder schon bei den Gefäss-Kryptogamen, am auffälligsten bekanntlich bei den Selaginellen vor. Bei den Phanerogamen ist derselbe nach den mitgetheilten Untersuchungen geradezu als Regel anzusehen.

Durch die Untersuchung der neuangelegten Seitensprosse von Ceratophyllum demersum stellte sich heraus, dass das Meristem des jungen Scheitels von allem Anfange an die Hanstein'sche Sonderung in Dermatogen, Periblem und Plerom erkennen lässt. Es stellte sich aber auch heraus, dass in den ersten Entwicklungsstadien jedes dieser drei gesonderten Meristeme mit einer einzigen Initial- oder Scheitelzelle wächst. Damit dürfte also eine der von Nägeli und Schwendener mit Recht geforderten Zwischenstufen gefunden sein, welche uns den Uebergang von einem einheitlichen Scheitel zu gesonderten Meristemen verständlich macht. Denken wir uns z. B. die dreiseitig pyramidale Scheitelzelle eines Farnstammes durch zwei Querwände — oder um mit Sachs zu sprechen, durch zwei vollständig ausgezogene Periklinen — in drei übereinander

*) Dass der geometrische Focus der Peri- und Antiklinen nicht als organisches Bildungscentrum betrachtet werden darf, ist neuerlich von Schwendener hervorgehoben worden, „Ueber die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen etc.“ pag. 414.

befindliche Etagen getheilt, von welchen nun jede selbsständig weiterwächst und im Sinne der ursprünglich einheitlichen Scheitelzelle Segmente bildet, so folgt daraus der für die Seitenspross-Anlagen von Ceratophyllum constatirte Bau des Scheitels. Denken wir uns dagegen die Scheitelzelle blos in zwei Etagen getheilt, so ist der an den jungen Gabelzweigen der Laublätter beobachtete Bau des Vegetationspunktes die Folge. Bei Ceratophyllum ist diese Etagentheilung schon von allem Anfange an gegeben. Bei anderen Pflanzen vollzieht sie sich vielleicht erst zur Zeit, als sich die junge Blatt- oder Sprossanlage hervorzuwölben anfängt. Solche Fälle müsste man jetzt vor Allem aufzufinden trachten.

Natürlich ist mit dieser Auseinandersetzung nur eine von den wahrscheinlich sehr verschiedenartigen Uebergangsstufen vom Scheitelwachsthum mit zu solchem ohne Scheitelzelle für einen concreten Fall erläutert worden. In anderen Fällen dürften es radiale Längswände gewesen sein, welche die ursprünglich einzige Scheitelzelle in mehreren untereinander gleichwerthige Scheitelzellen theilten. So sind die beiden zu einem Doppelkeile verbundenen Scheitelzellen, welche Strasburger am Vegetationskegel von Selaginella Wallichii nachwies, zweifellos aus einer einzigen vierseitig keilförmigen Scheitelzelle durch das Auftreten einer sie halbirenden Längswand hervorgegangen. Und in den Wurzeln der Marattiaceen wie in der Stammspitze einiger Coniferen wurden neuerlich von Schwendener vier nebeneinander um das Centrum gruppirte Scheitelzellen beschrieben. Die Sonderung der Stammspitze in Dermatogen, Periblem und Plerom hat aber selbstverständlich die Etagentheilung der ursprünglichen Scheitelzelle zur Voraussetzung, wobei nicht ausgeschlossen ist, dass diese Etagentheilung in gewissen Fällen erst nach eingetretener Längstheilung sich einstellte.

Will man bei den Phanerogamen den Uebergang vom Scheitelwachsthum mit zu solchen ohne Scheitelzellen studiren, so darf man sich nicht auf den ausgebildeten Stammscheitel beschränken. Ich möchte denselben überhaupt weniger mit den Vegetationskegeln der Kryptogamen in Parallele bringen, welche normales Scheitelwachsthum zeigen, als vielmehr mit jenen durch Pringsheim, Kny und Bauke bekannt gewordenen Fällen,

in welchen die Scheitelzellen von Cladostephus und älteren Farnprothallien bei Verlangsamung oder Sistirung des Scheitelwachsthums sich mit kleinzelligem Fachwerk füllen. Hiedurch schliesse ich mich hinsichtlich der Phanerogamen vollständig der von Sachs*) ausgesprochenen Vermuthung an, dass manche der von den Autoren abgebildeten Vegetationspunkte überhaupt nicht mehr im Wachsthum mit Zelltheilung im Scheitel begriffen waren. Auch der Stammscheitel hat seine Entwicklungsgeschichte. Er ist bei den Phanerogamen unmittelbar nach seiner Anlage zweifellos anders gebaut, als später, nachdem er bereits zahlreiche seitliche Ausgliederungen gebildet hat. Noch weniger aber kann darüber ein Zweifel herrschen, in welchem Entwicklungsstadium man am ehesten auf Aehnlichkeiten seines Baues mit der Architektonik der kryptogamen Vegetationskegel rechnen darf. Man wird nun also in höherem Maasse, als dies bisher geschehen ist, den Vorgängen bei der Anlage der Stammscheitel seine Aufmerksamkeit zu schenken haben.

Graz, im December 1880.

---

*) Ueber Anordnung der Zellen etc., pag. 77.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren wurden mittelst des Zeichenprisma entworfen.

Tafel IV.

Fig. 1. Spaltöffnungsapparat mit Schliess- und Nebenzellen von Thymus vulgaris. Vergr. 380.

Fig. 2. Entstehung der Schliess- und Nebenzellen eines Spaltöffnungsapparates von Mercurialis perennis durch das Auftreten alternirender Zellwände; 1, 2, 3 die successiven Segmente, *v* die Scheitelzelle. V. 480.

Fig. 3. Weiter vorgeschrittenes Stadium. Bezeichnung wie oben. V. 480.

Fig. 4. Nahezu ausgebildeter Spaltöffnungsapparat. Die eine Schliesszelle ist aus der Scheitelzelle (*v*), die andere aus dem jüngsten Segmente (3) hervorgegangen. V. 480.

Fig. 5. Entstehung der Schliess- und Nebenzellen eines Spaltöffnungsapparates von Sempervivum rhäticum; 1, 2, 3, 4, 5 und 6 die successiven spiralig angeordneten Segmente; *v* die Scheitelzelle. V. 320.

Fig. 6 und 7. Zellreihen aus dem dilatirten Rindenparenchyn eines mehrjährigen Zweiges von Cytisus Laburnum. Die von Fig. 6 dargestellte Zellreihe wächst auf der linken Seite mit einer zweischneidigen Scheitelzelle. V. 300.

Fig. 8. Kurzes Haar, einer Zotte des Blattstieles von Begonia Rex seitlich entsprungen; wächst mit einer zweischneidigen Scheitelzelle. V. 180.

Fig. 9. Das Gleiche; Gabelung des Haares. V. 180.

Fig. 10 und 11. Keulenförmige Enden der Blattstielzotten. V. 180.

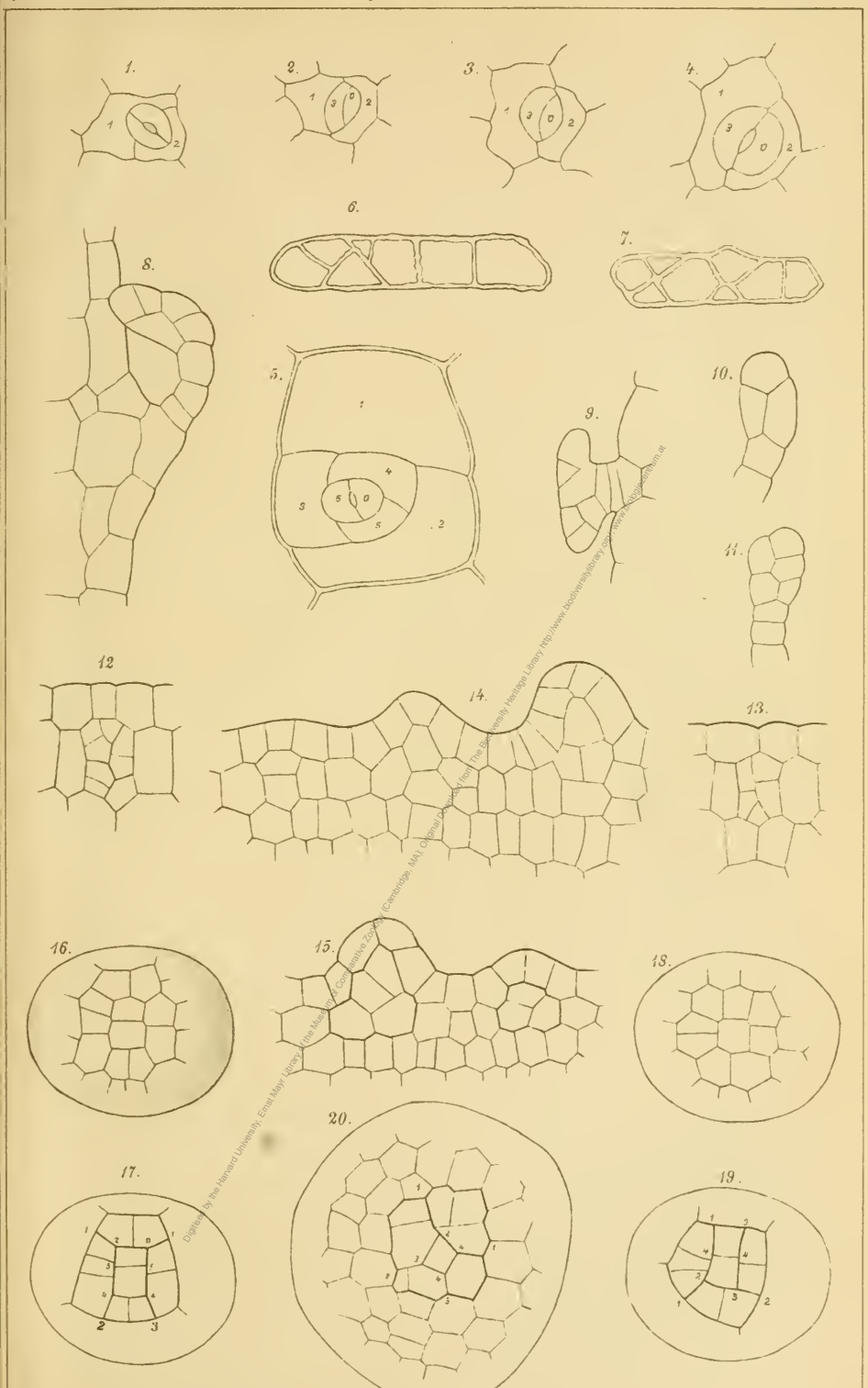
Fig. 12 und 13. Entstehung eines subepidermalen Bastcambiumbündels im Laubblatte von Typha latifolia auf dem Querschnitte. In Fig. 12 theilte sich die meristematische Urmutterzelle durch alternirend nach rechts und links orientirte Wände. V. 500.

Fig. 14 und 15. Anlage des Mittelnervs im Laubblatte von Elodea canadensis, auf radialen Längsschnitten durch die Vegetationsspitze. In Fig. 14 sind drei verschiedene Entwicklungsstadien dargestellt. Die Mittelnervanlage kommt hier durch wiederholte Quertheilungen der (subepidermalen) Scheitelzelle zu Stande. In Fig. 15 theilt sich dieselbe durch alternirend nach rechts und links auftretende Wände. V. 420.

Fig. 16 und 17. Junger Seitenspross von Ceratophyllum demersum, von oben gesehen. Die den Scheitel einnehmenden Dermatogenzellen lassen sich auf eine einzige Initial- oder Scheitelzelle zurückführen. (Fig. 17.) V. 360.

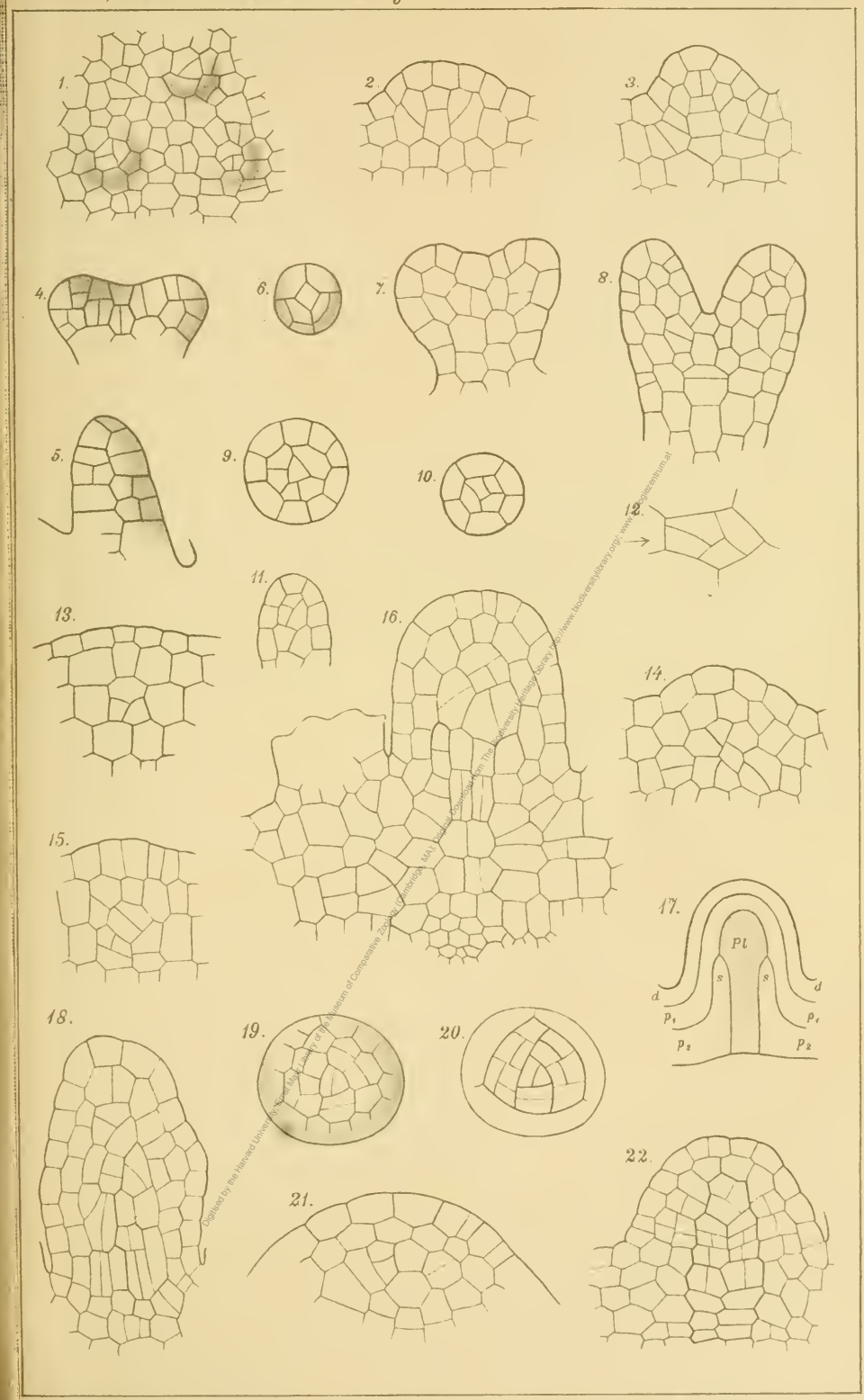
Fig. 18 und 19. Einschichtiger Periblemmantel desselben Seitensprosses, von oben gesehen. Auch hier lassen sich die scheitelständigen Zellen von einer einzigen Scheitelzelle ableiten. (Fig. 19.) V. 360.

Fig. 20. Aeltere Stammscheitel von Ceratophyllum demersum, von oben gesehen. Scheitelzellwachsthum des Dermatogens. V. 360.



Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel V.

Fig. 1—21 Ceratophyllum demersum.

Fig. 1. Drei jüngste Blattanlagen am Stammscheitel von oben gesehen. V. 350.

Fig. 2. Blattanlage im medianen Längsschnitt. V. 380.

Fig. 3. Desgleichen, älteres Stadium. V. 380.

Fig. 4. Junges Blatt im Begriffe sich dichotomisch zu verzweigen, von aussen. V. 290.

Fig. 5. Gabelzweig eines etwas älteren Blattes, von aussen; man sieht zwei Segmentreihen des Dermatogens. V. 300.

Fig. 6. Gleich alter Gabelzweig von oben mit der Dermatogenscheitelzelle. V. 280.

Fig. 7. Junges Blatt im tangentialen (optischen) Längsschnitte V. 300.

Fig. 8. Desgleichen, älteres Stadium. V. 300.

Fig. 9. Optischer Querschnitt durch einen Gabelzweig, knapp unter der Spitze. Man sieht die dreiseitige Mesophyllscheitelzelle. V. 330.

Fig. 10. Querschnitt durch einen Gabelzweig, dessen Mesophyllscheitelzelle sich durch Querwände theilt. V. 300.

Fig. 11. Gabelzweig im optischen Längsschnitt; das Mesophyll zeigt besonders deutliches Scheitelzellwachsthum. V. 280.

Fig. 12. Zelltheilungen in jener Dermatogenzelle des Muttersprosses, deren Descendenz das Dermatogen des Axillarsprosses bildet. Die Richtung des Pfeiles deutet die Lage des Scheitels des Muttersprosses an. V. 560.

Fig. 13. Anlage eines Axillarsprosses im med. Längsschnitte; erste Theilungen in der Urmutterzelle des Pleroms. V. 380.

Fig. 14 und 15. Desgleichen; etwas ältere Stadien. V. 380.

Fig. 16. Junger Axillarspross im medianen Längsschnitte. Dermatogen und Periblem bilden je eine Meristemzelllage. Der Pleromkörper gliedert sich in ein Scheitelstück mit deutlichem Scheitelzellwachsthum und in ein Fusstück, welches in der Basalscheide steckt. V. 360.

Fig. 17. Schematische Darstellung von Fig. 16; *d* Dermatogen, p_1 erste Periblemzellage des Muttersprosses, aus welcher durch einfache Ausstülpung des Periblem des Tochtersprosses hervorgeht; p_2 zweite Periblemzellage des Muttersprosses, von welcher eine Centralzelle zum Plerom *Pl* des Tochtersprosses wird, während die ihr benachbarten Zellen zur Basalscheide *s* auswachsen.

Fig. 18. Junger Axillarspross im med. Längsschnitte ohne Basalscheide; etwas älteres Stadium wie in Fig. 16; rechts Anlage eines Blattes. V. 360.

Fig. 19 und 20. Junger Axillarspross von oben gesehen mit dreiseitiger Dermatogenscheitelzelle. V. 360.

Fig. 21. Radialer Längsschnitt durch einen älteren Stammscheitel. V. 360.

Fig. 22. Junger Axillarspross von Hordeum vulgare, im medianen Längsschnitte. V. 360.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark

Jahr/Year: 1881

Band/Volume: 17

Autor(en)/Author(s): Haberlandt Gottlieb Johann Friedrich

Artikel/Article: Ueber Scheitelzellwachstum bei den Phanerogamen. 129-157