

*Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane.*

Von H. Leitgeb.

(Mit 4 Tafeln.)

**I. Wachstum des Stämmchens von *Fontinalis antipyretica*.**

(Taf. I—IV.)

Das Stämmchen von *Fontinalis antipyretica* ist ungemein einfach gebaut. Der Querschnitt zeigt nur zwei anatomisch wesentlich verschiedene Theile: einen peripherischen, der aus mehreren Schichten ziemlich stark verdickter Zellen besteht und einen mittleren Theil, der aus ungefähr doppelt so weiten und mehr dünnwandig bleibenden Zellen gebildet wird. Ein axiler Strang enger Zellen wie er im Stämmchen so vieler Moose (aller akrokarpischen) gefunden wird, fehlt hier gänzlich. Die axilen Zellen unterscheiden sich in nichts von den übrigen des mittleren Theiles. Auch in Bezug auf ihre Längenentwicklung verhalten sie sich gleich; ihre Enden zeigen sich quer abgestutzt, nie spindelförmig. Die Zellen des peripherischen Theiles sind prosenchymatisch, und im allgemeinen doppelt so lang als die des mittleren Theiles. Übrigens sind diese Theile nicht scharf von einander abgegrenzt, und vollends in sehr alten Stämmchen ist auch kaum mehr eine Begrenzungszone aufzufinden (Taf. IV, Fig. 1).

Die Blätter bestehen zum großen Theile nur aus einer Zellschicht. Die Zellen sind prosenchymatisch und wenig verdickt. Ein Mittelnerv ist nicht vorhanden. Mit weit herablaufender, über  $\frac{1}{3}$  des Stengelumfangs einnehmender Basis am Stämmchen befestigt, verbreitert sich das Blatt bis gegen seine Mitte hin ungemein, nimmt dann gegen die Spitze hin wieder allmähig an Breite ab.

Die Blätter stehen genau nach  $\frac{1}{3}$ . An schlanken Stammspitzen mit spärlicher sproßbildender stehen sie dem gemäß selbst an Theilen, die von der Vegetationsspitze schon ziemlich entfernt sind, in drei

Längsreihen. Dickere Stammspitzen mit reichlicher sproßbildung, zeigen sich jedoch sehr stark und zwar im Sinne der Blattspirale gedreht, und es werden dadurch die horizontalen Divergenzen der Blätter vergrößert.

Die Scheitelzelle der kegelförmigen Vegetationsspitze ist, wie auch Lorenz <sup>1)</sup> angibt, dreiseitig. Ihre Grundfläche, die zugleich die freie Außenfläche darstellt, ist sehr stark gewölbt und erscheint daher in der Flächenansicht nie scharf begrenzt. Tiefere Einstellungen, die die Scheitelzelle im optischen Querschnitte zeigen, lassen jedoch schließen, daß auch ihrer Außenfläche ziemlich genau die Form eines gleichseitigen Dreieckes zukommt.

Die Seitenflächen der Scheitelzelle sind gleichschenkelige ebene Dreiecke mit kürzerer Basis. Ihre Grundlinien (die Seiten der freien Außenfläche darstellend) sind mehr oder minder stark gekrümmte Bögen; ihre Schenkel schließen einen Winkel von 60—70° ein. Die Scheitelzelle erscheint daher scharf zugespitzt, und tief in das Gewebe eingesenkt.

Die in der Scheitelzelle auftretenden Theilungswände sind immer deren Seitenflächen genau parallel. Sie folgen eben so häufig in rechtsläufiger als in linksläufiger Spirale <sup>2)</sup> aufeinander. Entsprechend der gegenseitigen Neigung der Seitenflächen der Scheitelzelle sind auch die so gebildeten Segmente <sup>3)</sup> anfangs unter einem Winkel von ungefähr 70° gegen einander geneigt. Im Laufe ihrer weiteren Entwicklung verändern sie ihre gegenseitige Neigung in der Weise,

<sup>1)</sup> Studien über Bau und Entwicklungsgeschichte der Laubmoose, pag. 17.

<sup>2)</sup> Lorenz (l. c. pag. 18) sagt, daß die Segmentspirale meist links-, zuweilen rechtsläufig sei. Ich habe beide Richtungen gleich häufig beobachtet. Es ist nämlich, wie wir später sehen werden, die Richtung der Segmentspirale an irgend einem Sprosse immer von der des betreffenden Muttersprosses abhängig. Zwei auf einander folgende sproßgenerationen zeigen immer antidrome Segmentspiralen. Die an der Unterlage festhaltenden Hauptsprosse eines ganzen Verzweigungssystemes fand ich meist mit Linksdrehung; die Sprosse zweiter Ordnung sind dann antidrom, die dritter Ordnung endlich den Hauptsprossen (Sprossen erster Ordnung) homodrom u. s. f.

<sup>3)</sup> Die Ausdrücke: Segmente, Sextanten, Hauptwand, Sextantenwand etc. brauche ich hier in demselben Sinne, wie sie von Nägeli und mir auch für die Wurzeln angewendet wurden. Ich verweise deshalb auf unsere Abhandlung über „Entstehung und Wachstum der Wurzeln“ in Nägeli's Beiträgen zur wissenschaftlichen Botanik. Heft IV.

daß die Hauptwände später wenigstens in ihren inneren Theilen, auf die Längsachse des Stämmchens senkrecht zu stehen kommen.

Ein ähnliches Horizontalwerden der Segmente beschrieb Pringsheim für *Salvinia*, Reeb für *Equisetum*, Nägeli und ich für die Wurzeln aller Gefäßkryptogamen; es scheint überhaupt bei Axenorganen, deren Scheitelzelle sich durch schiefe Wände theilt, allgemein vorzukommen.

Zugleich mit dieser Neigungsveränderung der Segmente gleicht sich auch das zickzackförmige Ineinandergreifen derselben aus, und geht in ein ebenes Aneinanderstossen über. Es wurde dieser Erscheinung schon an einem andern Orte <sup>1)</sup> Erwähnung gethan, und auch die Erklärung dafür gegeben.

Am Stämmchen von *Fontinalis* und wohl auch an dem aller Moose werden die Verhältnisse durch die schon zunächst der Scheitelzelle gebildeten Blattanlagen in so fern complicirter, als der zum Blatte auswachsende Theil des Segmentes ganz andere Lagenveränderungen einleitet, als dessen innerer ausschließlich Stammgewebe bildender Theil.

Nägeli <sup>2)</sup> hatte für *Sphagnum* nachgewiesen, daß schon der erste Theilungsschnitt, der in jedem Segmente gemacht wird, zur Bildung der Blattmutterzelle führt. Eine Theilungswand, ihre Lage läßt Nägeli unentschieden, zerlegt das Segment in einen äußeren und einen inneren Theil; jener wächst zum Blatte aus, dieser bildet eine Partie des dem Stämmchen angehörigen Gewebes. Hofmeister <sup>3)</sup> tritt dieser Anschauung bei, und sagt, daß diese erste Theilungswand senkrecht auf der Längsachse des Stämmchens stehe. Lorenz <sup>4)</sup> spricht sich bei den von ihm untersuchten Moosen über die Lage dieser Wand nicht aus. Seine Abbildungen (Taf. I, Fig. 21, Taf. IV, Fig. 13) lassen verschiedene Deutungen zu.

Bei *Fontinalis* ist es zweifellos, daß diese erste Wand in keinem Falle auf der Längsachse der Wurzel senkrecht steht, sondern eher als mit ihr parallel laufend angesehen werden muß. Ich lege auf die Bestimmung der Lage dieser Wand deßhalb ein großes Gewicht, weil wir in dem Falle, als wir sie in älteren, von der Vegetationsspitze weiter entfernten Segmenten wieder erkennen, aus ihrer

<sup>1)</sup> In der oben citirten Abhandlung über „Entstehung und Wachstum der Wurzeln“ p. 91.

<sup>2)</sup> Pflanzenphysiologische Untersuchungen. I. Heft, pag. 76.

<sup>3)</sup> Zusätze und Berichtigungen. . . in Pringsheim's Jahrbüchern. Bd. III, pag. 265.

<sup>4)</sup> Studien über Bau und Entwicklungsgeschichte der Laubmoose.

Lage auch die Lagenveränderungen ermitteln können, welche die Segmente in ihren verschiedenen Theilen erlitten haben. Nun sehen wir, daß die Lage dieser Wand — und ich werde später nochmals darauf zurückkommen — also ihre Neigung gegen die Längsachse des Stämmchens sich nur wenig ändert. Nur in dem Falle, als sie ursprünglich nicht genau parallel mit der Längsachse angelegt wurde, muß sie, um endlich in den Parallelismus zu gelangen, eine unbedeutende Neigungsveränderung durchmachen.

Der innerhalb dieser Wand gelegene Theil des Segmentes wird horizontal. Es ist diese Lagenveränderung die nothwendige Folge des anfangs überwiegenden Breitenwachsthumes der Segmente. Nehmen wir der Einfachheit halber ein dreiflächiges Körpereck mit kleinen Kantenwinkeln. Die dasselbe bildenden Flächen wären gleichschenklige Dreiecke. Lassen wir nun ein solches Dreieck parallel zur Basis gleichmäßig wachsen, d. h. daß sich jede Flächeneinheit um ein gleich großes Stück in der angegebenen Richtung ausdehnt, so wird die betreffende Fläche die Dreieckform zwar beibehalten; der Neigungswinkel der beiden Schenkel aber wird größer werden. Tritt dieser Vorgang nun an allen Flächen des Körpereckes ein, das heißt, wächst jede Fläche parallel zu ihrer Basis stärker als in der darauf senkrechten Richtung, so werden nothwendiger Weise die Kantenwinkel grösser werden, das Eck wird stumpfer, und endlich fallen die Seitenflächen in eine Ebene. Es ist dieses Breitenwachstum der Segmente wohl in allen diesbezüglichen Fällen mit ein Grund ihres Horizontalwerdens. Wo ein solches Breitenwachstum fehlt, da behalten auch die Segmente mehr oder weniger ihre ursprüngliche Neigung, wie wir dies besonders schön an den Blättern der Moose beobachten können.

Entsprechend der eben erwähnten Lage der ersten Theilungswand erscheint auf Längsschnitten an jedem innerhalb desselben gelegenen Segmenttheile die scheidelsichtige Hauptwand länger als die grundsichtige. Später sind sie gleichlang. Es kann dies nicht durch überwiegendes Wachstum der grundsichtigen Hauptwand geschehen, denn dann müßte die erste Theilungswand des Segmentes später eine andere Neigung gegen die Längsachse des Stämmchens zeigen.

Der Grund liegt vielmehr darin, daß ein Theil der scheidelsichtigen Hauptwand (welcher nämlich auch als Seitenwand der beiden seitlich anliegenden Segmente erscheint) sich umstülpt, und später als Längswand erscheint. (Vergl. Taf. I, Fig. 2.)

Betrachten wir zuerst die weitere Entwicklung des äusseren Segmenttheiles.

Wie schon oben erwähnt, schneidet die erste Theilungswand jedes Segmentes die beiden Hauptwände desselben. Es ergibt sich diese ihre Lage unzweifelhaft aus Taf. I, Fig. 1, 2, 5, Wand *a*. Sie läßt sich auch in den älteren Segmenten deutlich erkennen. Bei Betrachtung der Vegetationsspitze von außen wird sie wegen ihrer Lage nicht zur Ansicht gelangen können. Auf Querschnitten jedoch wird sie in Höhen, wo die Segmente nicht mehr stark geneigt sind, als eine die Segmentfläche tangential durchsetzende Linie erscheinen (Taf. II, Fig. 6; Taf. III, Fig. 1, Wand *a*). Die Lage dieser Wand stellt sich also als eine ganz verschiedene gegen jene dar, wie sie Hofmeister für *Sphagnum* angibt. Hofmeister sagt <sup>1)</sup>, daß die erste Theilungswand senkrecht auf der Längsachse des Stämmchens steht, und „die der Scheitelzelle zugekehrte Seitenwand <sup>2)</sup> und die freie Außenwand schneidet“. Der wesentliche Unterschied besteht also darin, daß während bei *Sphagnum* nur der scheidelsichtige (vordere) Außentheil eines Segmentes zur Blattanlage verwendet wird, bei *Fontinalis* ein aus der ganzen Höhe des Segmentes genommenes Stück in die Blattbildung einbezogen wird, wenn wir eben diesen ersten Theilungsschritt des Segmentes schon als zur Blattanlage gehörig auffassen wollen, wofür, wie wir später sehen werden, viele Gründe sprechen. Bei *Sphagnum* müssen also Stengelquerschnitte, je nachdem sie in verschiedenen Höhen geführt werden, in peripherischen Theilen einmal durch Blattbasen gebildet werden, das andere Mal aber, wenn sie nämlich eines der Segmente in seiner grundsichtigen (unteren) Hälfte treffen, an der demselben entsprechenden Seite ausschließlich aus dem Stengeltheile desselben bestehen. Bei *Fontinalis* besteht, obige Auffassung der äusseren durch die erste Theilungswand gebildeten Abschnittszelle vorausgesetzt, das Stämmchen seiner ganzen Höhe nach in seinen äußeren Theilen aus verwachsenen Blattbasen. Mit dieser Ansicht stehen auch die Darstellungen Lorenz's für *Fissidens* und *Polytrichum* im Einklange (l. c. pag. 10, 24). Aus seinen Abbildungen (Taf. I, Fig. 21, Taf. IV, Fig. 13) kann man auch auf einen ähnlichen Theilungsvorgang

<sup>1)</sup> L. c. pag. 263.

<sup>2)</sup> Das ist die scheidelsichtige Hauptwand des Segmentes.

schließen. Es ergibt sich dies besonders bei Betrachtung der gegenseitigen Lage der in der zweitjüngsten Blattanlage (H. f. 2) sichtbaren Wände. Die die Zellen *m* und *n* trennende Wand in Fig. 21, f. 2, kann unmöglich anders gedeutet werden; sie muß schon ursprünglich als die beiden Hauptwände des Segmentes schneidend angelegt worden sein. Dasselbe ist in Fig. 13 H, mit der die Zellen *m* und *n* trennenden Wand der Fall <sup>1)</sup>.

Ich nenne den durch diese Theilungswand (Wand *a* in allen Figuren) abgeschnittenen äußeren Theil jedes Segmentes, den Blatttheil; der innere soll als Stengeltheil des Segmentes und die diese beiden trennende Wand, als Blattwand bezeichnet werden. Ich bezeichne den ganzen äußeren Theil deshalb als Blatttheil, weil er sich in der weiteren Entwicklung von dem inneren — dem Stengeltheile wesentlich verschieden verhält, weil ferner in ihm der Blatteharakter schon ausgesprochen ist, bevor noch weitere Theilungen eintreten, und weil er in der That theilweise selbst an der Bildung der freien Blattfläche Antheil nimmt.

Es ist selbstverständlich, daß diese beiden Segmenttheile sich im verschiedenen Grade beim Aufbau des Stämmchens werden betheiligen können. Es wird dies natürlich abhängig sein, von dem stärkeren oder geringeren Dickenwachstume (in Bezug auf das Stämmchen dem Wachstume in radialer Richtung) jedes derselben. So wird nach Lorenz (l. c.) bei *Fissidens* nur ein kleiner Theil des (peripherischen) Stengelgewebes aus dem äußeren, der größte Theil hingegen aus dem inneren Segmenttheile (der Zelle *m* in Taf. I, Fig. 21, f. 2) gebildet; bei *Polytrichum* dagegen entwickelt sich aus dem inneren Segmenttheile nur das axile Gewebe des Stämmchens (l. c. Taf. IV, Fig. 12, 13). Bei *Fontinalis* ist die radiale Entwicklung des Blatttheiles nur wenig geringer als die des Stengeltheiles. Auf Querschnitten durch ältere Theile des Stämmchens bildet jener die aus engen starkverdickten Zellen bestehende Randzone, dieser das axile weitzellige nur wenig verdickte Gewebe (Taf. IV, Fig. 1). In diesem Stadium der Ausbildung lassen sich allerdings ihre Grenzen nicht mehr genau bestimmen; beide Gewebetheile geben vielmehr allmählig in einander über. Auf Querschnitten durch jüngere

<sup>1)</sup> Auch bei *Equisetum* und vielen Farren ist der peripherische Theil des Stammes aus verwachsenen Blattbasen gebildet.

Stammtheile ist jedoch die Begrenzung vollkommen scharf (Taf. II, Fig. 6, Taf. III, Fig. 1, 4).

Die erste im Blatttheile des Segmentes auftretende Theilungswand steht senkrecht auf der zuerst gebildeten, und zerlegt ihn als Querwand in eine scheidelsichtige und eine grundsichtige Hälfte (Taf. I, Fig. 1, 2, 3, 4, 5, Wand *b*). Beide Hälften sollen, da sie nach der oben erörterten Anschauung, als die mit dem Stengelgewebe verbunden bleibende Blattbasis zu betrachten sind, als Basilartheile (Basilarstücke) des Segmentes bezeichnet werden. Ich nenne die scheidelsichtige Hälfte den scheidelsichtigen (akroskopen, vorderen, oberen) Basilartheil, die grundsichtige hingegen den grundsichtigen (basiskopen, hinteren, unteren) Basilartheil. Die sie trennende Wand mag als Basilarwand bezeichnet werden.

Diese Basilarwand setzt sich an die Blattwand ungefähr in der Mitte der Höhe an; nach außen schneidet sie die basiskope Hauptwand des Segmentes nahe an der Stelle, wo diese in die freie Außenfläche übergeht. In den Figuren (Taf. I, Fig. 1—5, Wand *b*) grenzt die Wand *b* allerdings immer an die an der Peripherie gelegene Wand an. Doch muß das betreffende Stück der freien Außenfläche noch als die Verlängerung der basiskopen Hauptwand eines Segmentes aufgefaßt werden. Wenn man nämlich in den Figuren 1—5 die allmähige Lagenveränderung der Hauptwände betrachtet, die anfangs als gerade Linien erscheinen, endlich hogenförmig nach innen verlaufen, bis sie wenigstens in ihrem inneren Theile auf die Längsachse des Stämmchens senkrecht zu stehen kommen, so muß man nothgedrungen zur Ansicht kommen, daß die Blatttheile der Segmente bis zum Zeitpunkte des Auftretens der Basilarwand weniger durch das Wachstum ihrer Außenwände als vielmehr durch das ihrer, den Hauptwänden angehörigen Theile sich in der Richtung ihrer Axe <sup>1)</sup> verlängern. Es würden also nach dieser Anschauung die äußeren Segmenthälften (die Blatttheile der Segmente) immer stärker gegen die inneren gekrümmt werden, und schließlich theilweise auf

<sup>1)</sup> Nach dem Vorgange Pringsheim's (zur Morphologie von *Salvinia*, in dessen Jahrb. f. w. Bot. III, pag. 493) bezeichne ich als Axe des Segmentes die Gerade, welche von der Mitte der durch den Zusammenstoß der beiden Seitenflächen des Segmentes gebildeten Kante senkrecht auf die Außenfläche gezogen wird.

sie senkrecht zu stehen kommen. Es würde dies nothwendiger Weise ein Überwiegen des Wachsthums der basiskopen Hauptwand jedes Segmentes gegen das der akroskopon in der Richtung der Segmentachse bedingen. Wir beobachten aber auch in der That (auf Längsschnitten) eine dadurch bedingte Verbreiterung des Grundes jedes Blatttheiles (Taf. I, Fig. 2, Segment III et IV, Fig. 3).

Zur Zeit des Auftretens der Basilarwand und unmittelbar nachher trifft das Wachstum hauptsächlich jenen Theil der basiskopen Hauptwand des Segmentes, der nach innen durch die Blattwand (die im Segmente zuerst gebildete Wand) nach außen durch die Basilarwand abgegrenzt wird; das heißt, die basiskope Wand der im Längsschnitte anfangs nahezu dreieckigen Zeile, die ich als das basiskope Basilarstück des Blatttheiles des Segmentes bezeichnet habe (Taf. I, Fig. 2, Segment IV).

In Folge dieses Wachsthumes wird diese Wand anfangs stark gekrümmt, später gebrochen erscheinen, so daß endlich ihr äußerer Theil auf dem inneren senkrecht steht.

Daß sich die Basilarwand (*b*) in der That an ein Stück der basiskopen Hauptwand des Segmentes und nicht an die Außenwand desselben ansetzt, ergibt sich unzweifelhaft aus der Betrachtung der Fig. 2 in Taf. I. Im Segmente III ist der äußere (dem Blatttheile angehörige) Theil seiner basiskopen Hauptwand bedeutend länger, als das durch die Wände *a* und *b* abgegrenzte Stück im Segment IV, auch länger als das von der Wand *a* bis an die Peripherie reichende Stück der grundsichtigen Hauptwand im Segmente VIII. Dasselbe beobachten wir in Taf. I, Fig. 1, 5. Es muß daher zur Begrenzung des basiskopen Basilarstückes gegen das grundwärts anliegende Segment nur ein Stück der Hauptwand verwendet worden sein, das andere Stück muß sich nach vorne umgestülpt haben.

Wir sehen also bei der Lagenveränderung der Segmente die Hauptwände in verschiedener Weise betheilt. Es ist nicht uninteressant, in dieser Beziehung die bei *Fontinalis* zu beobachtenden Erscheinungen mit denen zu vergleichen, wie wir sie in den Stengeln von *Equisetum*, *Marsilia* und *Salvinia*, und in den (mit dreiseitiger Scheitelzelle wachsenden) Wurzeln der Gefäßkryptogamen finden. In den Stengeln oben genannter Pflanzen bleibt die basiskope Hauptwand jedes Segmentes unverändert: von der akroskopon bleibt nur der Theil unverändert, der von der basiskopen Hauptwand des



scheitelwärts anstoßenden Segmentes gedeckt wird. Ihr übriger seitlich gelegener Theil, der an die Seitenflächen der beiden nächst jüngeren Segmente anstößt, wird grundwärts umgestülpt und erscheint am horizontal gewordenen Segmente als Theil der Seitenwand. Bei den Wurzeln der Gefäßkryptogamen bleibt die basiskope Hauptwand des Segmentes ebenfalls unverändert. Von der akroskopen stülpt sich eine Randzone ringsum um, so daß am horizontal gewordenen Segmente nicht nur die Seitenwände, sondern auch die an die Wurzelhaube angrenzende Außenwand in ihren akroskopen Theilen von der (umgestülpten) Randzone der akroskopen Hauptwand gebildet werden <sup>1)</sup>.

Bei *Fontinalis* geht die akroskope Hauptwand dieselben Veränderungen ein, wie in dem Stengel der oben erwähnten Pflanzen: von der basiskopen wird die nach außen liegende Randzone scheidelwärts umgestülpt, und bildet am horizontal gewordenen Segmente den basiskopen Theil der Außenwand.

Wenn wir nun das Wachsthum der Hauptwände und deren Lageveränderung in der eben entwickelten Weise auffassen, so müßte die Basilarwand (*b*) nach außen nothwendiger Weise an ein Segment anstossen, da ja die von ihr getroffene basiskope Hauptwand vollkommen von dem grundwärts gelegenen Segmente gedeckt wird. Sie könnte also nie an die Peripherie des Stämmchens reichen. An älteren Segmenten ist dies jedoch ganz ausnahmslos der Fall. Es nöthigt diese Thatsache zu der Annahme, daß bis zu einer gewissen Tiefe eine Trennung der Segmente einer Reihe, das heißt, ein Auseinanderweichen ihrer Hauptwände stattgefunden hat, wie es ja auch aus der Betrachtung der Längsschnitte (Taf. I, Fig. 2, Segment III und IV, Fig. 1, 5) a priori geschlossen werden muß <sup>2)</sup>.

Der schon beschriebene Theilungsvorgang, die Bildung der Basilarwand hat unzweifelhafte Ähnlichkeit mit dem, wie ihn Lorenz in der oben citirten Abhandlung für *Fissidens* und *Polytrichum* in Bezug auf das Auftreten der zweiten Theilungswand des Segmentes beschrieb. Bei *Fissidens* schneidet im Segmente f. 2 (Taf. I, Fig. 21)

<sup>1)</sup> Ich verweise in Bezug auf die weiteren Auseinandersetzungen auf die schon oben citirte Abhandlung: „Entstehung und Wachsthum der Wurzeln“.

<sup>2)</sup> Es hat dieser Vorgang um so weniger etwas Befremdendes, als das Ablösen von Zellen und von Geweben an der Oberfläche und im Innern der Organe eine im Pflanzenreiche allgemeine Erscheinung ist.

die Wand 2 die zuerst gebildete Wand ebenfalls in der Hälfte ihrer Höhe; bei *Polytrichum* setzt sie sich dagegen unmittelbar an die akroskope Hauptwand des Segmentes an (Wand zwischen *n* und *o* im Segmente II, Taf. IV, Fig. 13).

Die weiteren Wachstumsvorgänge der beiden Basilartheile lassen sich, was die genetische Aufeinanderfolge der Theilungen betrifft, nicht mehr mit voller Sicherheit angeben.

In Bezug auf die Entwicklung des akroskopen zur freien Blattfläche auswachsenden Theiles ist es ungewiß, ob nicht sogleich durch Bildung einer schiefen auf den Flächen der Blattanlage senkrecht stehenden Wand, der dann eine nach der entgegengesetzten Seite geneigte folgt, die zweiseitige Blattscheitelzelle gebildet wird. Diese Wände können nur gesehen werden, wenn man die Blattanlage von der Fläche betrachtet, auf Längs- und Querschnitten müssen sie wegen ihrer geneigten Lage der Beobachtung entgehen. Auch die Beobachtung senkrecht auf die Blattflächen hat ihre großen Schwierigkeiten, weil man wegen der starken Wölbung nie die ganze Blattfläche auf einmal überblicken kann. Weiters sind die Wände ungemein zart, und es läßt sich bei dem Umstande, als die Flächen der sich deckenden einer Blattzeile angehörigen Blätter zunächst der Vegetationspitze enge an einander liegen, oft nicht entscheiden, welchem Blatte die beobachteten Wände angehören. Taf. II, Fig. 2 zeigt ein junges Blatt, dessen basiskope Fläche durch einen Längsschnitt blogelegt wurde. Es sind schon zwei Segmente aus der ursprünglichen Scheitelzelle abgeschnitten. Die durch die beiden schiefen Wände 1 und 2 abgeschnittenen Stücke haben sich durch Längswände weiter getheilt. Diese Längswände folgen in Bezug auf die Zeit ihres Entstehens von der Blattmediane gegen die Peripherie aufeinander. Eben so häufig beobachtet man auch den Fall, daß nach Bildung einer der Blattmediane zunächst gelegenen Längswand, eine auf dieser senkrechte und den ersten schiefen Wänden (1 und 2) parallele Theilungswand auftritt, der dann wieder Längstheilungen nachfolgen. Taf. I, Fig. 6 zeigt eine noch jüngere Blattanlage im Segmente 3. Durch die schiefen Wände 1 und 2 hat sich die Blattscheitelzelle gebildet. (Vergl. die Erklärung der Abbildungen.)

Auf Längsschnitten tritt als zunächst sichtbare Theilung die Wand *c* auf (Taf. I, Fig. 1—5). Ich zweifle, daß sie einer der zuerst gebildeten schiefen Wände (1 und 2 in Taf. II, Fig. 2 und Taf. I,

Fig. 6) entspricht, glaube vielmehr, daß sie einer späteren Theilung angehört, welche senkrecht auf den Längswänden steht, die sich in den durch die ersten schiefen Wände abgeschnittenen Basisstücken ausgebildet haben.

Die weiteren auf Längsschnitten sichtbaren Theilungen ergeben sich in ihrer genetischen Folge aus Taf. I, Fig. 4. Die Wand *d* macht den Blattgrund zweischichtig; *e* schneidet mittlere Zellen ab, die zunächst der Mediane des Blattes zu Haaren auswachsen. Es zeigt sich diese Theilungsfolge auf den meisten Längsschnitten. (Man vergleiche die entsprechenden Wände in Taf. I, Fig. 1—5.) Daß übrigens auch hier Unregelmäßigkeiten vorkommen, zeigt Fig. 5, wo im fünftüngsten Segmente die Wand *d* ausgefallen ist, und sich *e* unmittelbar an die Blattwand (*a*) ansetzt. Den eben erwähnten Theilungen (*d* und *e*) gehen übrigens Radialwände voraus. Es erhellt dies aus Betrachtung der Querschnitte, die durch den Blattgrund geführt wurden (Taf. III, Fig. 1, 3, 4). Sie entsprechen ohne Zweifel den Längswänden *l* in Taf. II, Fig. 2. Es wird durch sie die Peripherie des Blattgrundes in mehrere tangential neben einander liegende Zellen getheilt. Von diesen erscheinen anfangs nur die mittleren tangential getheilt. Später erst erscheint der Blattgrund seiner ganzen Breite nach zweischichtig (Taf. II, Fig. 6). Es folgen also die tangentialen Theilungen von der Mitte des Blattgrundes gegen die Ränder hin aufeinander.

Die weiteren Theilungen des zur Blattfläche auswachsenden Basilarstückes haben nichts bemerkenswerthes. Die Entwicklung ist dieselbe, wie bei den Moosblättern im Allgemeinen. Bei dem Umstande, als das Blatt von *Fontinalis* keinen Nerven ausbildet und sich überhaupt unter den Zellen durchaus keine Verschiedenheit bemerkbar macht, hatte es auch weiters kein Interesse, die Theilungsvorgänge genauer zu studiren.

Im entwickelten Zustande ist die freie Blattfläche einschichtig und nur selten finden wir sie am Grunde in Folge einmaliger tangentialer Theilung zweischichtig (Taf. IV, Fig. 2).

Das Flächenwachsthum ist besonders stark in der Mitte des Blattes. Man erkennt dies schon an ganz jungen Blättern an der starken Wölbung. Durch spätere Längsstreckung der Zellen geht diese gleichmäßige Wölbung allmählig verloren, und es bildet sich in der Mediane eine kielartige Falte.

Die Entwicklung des basiskopen Basilarstückes zeigt wenig bemerkenswerthes, in so weit nämlich, als es an dem Aufbaue des Stämmchens Antheil nimmt. Auch hier gehen die radialen Theilungen den tangentialen voraus. Man beobachtet sie zu gleicher Zeit mit den ihnen entsprechenden im akroskopen Basilarstücke. Dieser Entwicklungsgang wird jedoch nur in solchen Segmenten eingehalten, in denen keine Seitensprossen angelegt werden. Da nun diese, wie wir später sehen werden, gerade aus dem basiskopen Basilartheil des Segmentes sich entwickeln, so werden dadurch eigene Theilungsvorgänge bedingt, die ich später bei der Sproßbildung ausführlicher besprechen werde.

Was das Breitenwachsthum der Basilartheile betrifft, so zeigen dieselben wesentliche Verschiedenheiten. Es können die diesbezüglichen Verhältnisse nur im Zusammenhange mit der Betrachtung der gegenseitigen Lage der Segmente und der durch dieselbe bedingten Formentwicklung derselben weiter erörtert werden. Für jetzt sei folgendes bemerkt:

Da die beiden Basilarstücke dem äußeren Theile eines Segmentes entsprechen, und in Folge des Verlaufes der Blattwand (pag. 3) das basiskope Basilarstück aus einem näher der Längsachse des Stämmchens gelegenen Theile desselben entsteht und dieses seiner Anlage nach von außen (das ist von der Fläche) gesehen, dreieckig erscheint, also von vorne und außen gegen hinten und innen an Breite abnimmt, so muß nothwendiger Weise das basiskope Basilarstück schon seiner Anlage nach schmaler sein, als das akroskope. Dies ist natürlich so lange der Fall, als die Durchschnitte der Hauptwände der Segmente im Längsschnitte als gerade oder gebogene Linien gegen die Achse des Stämmchens verlaufen. In dem Maße aber, als durch überwiegendes Wachsthum der basiskopen Hauptwand des Segmentes (pag. 8) der äußere Theil sich stärker gegen den inneren krümmt, müßte allmählig ein stärkeres Breitenwachsthum des basiskopen Basilartheiles Platz greifen. Würden die drei aufeinanderfolgenden Segmente nun nicht so, wie es ihre Entstehung aus der Scheitelzelle mit sich bringt, sich in spiraliger Folge decken, sondern in derselben Höhe liegen und mit ihren (radial verlaufenden) Seitenwänden klappig an einander stossen, so müßte nothwendiger Weise schließlich das basiskope Basilarstück nicht allein so breit sein, als das akroskope desselben Segmentes, die Segmente eines Umlaufes

also, von außen gesehen, mit radialen Längswänden an einander grenzen, es müßten auch jedes Segment ein gleichgroßes Stück des Stammquerschnittes einnehmen. Da nun aber die Segmente spiralg geordnet sind, so erscheint jedes derselben, so lange sie noch nicht horizontal geworden sind, seitlich von den beiden der Entstehung nach nächst älteren Segmenten eingeschlossen, so daß auch im Querschnitte die Segmente zickzackförmig in einander greifen (Taf. I, Fig. 7). Da nun die Hauptwände der Segmente, in so weit sie dem Blatttheile angehören, nicht horizontal werden, sondern theilweise selbst eine ganz verticale Lage erhalten, so werden wir auch an, von der Spitze weiter entfernten Querschnitten immer den Blatttheil des einen Segmentes von den, den beiden nächst älteren Segmenten angehörigen Blatttheilen seitlich umfaßt sehen. So weit also der Stammquerschnitt von den Blatttheilen der Segmente eingenommen wird, in seiner Randzone nämlich, wird die Ansicht ungefähr dieselbe geblieben sein, wie zunächst der Scheitelzelle, wo die Hauptwände der Segmente noch die anfängliche Neigung zeigen. In der Randzone werden also die Segmente auch jetzt noch zickzackförmig in einander greifen. In dem Maße nun, als die Segmente nach außen convex werden, werden die Seitenwände jedes Segmentes mit der basiskopen Hauptwand desselben einen immer größeren Winkel bilden, bis sie endlich mit dieser in eine Bogenlinie zusammenfallen (Taf. II, Fig. 5, Taf. III, Fig. 1). Von den drei die Peripherie des Stammquerschnittes einnehmenden Blatttheilen wird in Folge dessen das älteste mehr, das jüngste weniger als  $\frac{1}{3}$  der Peripherie einnehmen <sup>1)</sup>).

Bei *Fontinalis* kommt jedoch noch ein anderer Umstand in Betracht, der uns erst das in späteren Stadien so bedeutende Uebergreifen der Blattbasis erklärt. Es nimmt nämlich am entwickelten

<sup>1)</sup> Das Uebergreifen der Blattbasen (Basilarstücke) erklärt sich also aus dem Umstande, daß die sie grund- und scheitelwärts begrenzenden Theile der Hauptwände nicht horizontal werden, sondern sich scheitelwärts umsülpfen. Auch die Lorenz'sche Erklärung des Uebergreifens der Blattbasen bei *Fissidens* (l. c. pag. 7) setzt ein solches Geneigtbleiben der Hauptwände voraus. Wir können allgemein sagen: Überall dort, wo die in zwei- und dreiseitigen Scheitelzellen sich ausbildenden Wände (wenigstens in ihren peripherischen Theilen) gegen die Längsachse geneigt bleiben, und die ganze Breite eines Segmentes zur Bildung der Blattanlage verwendet wird, werden wir ein Uebergreifen der Blattbasen beobachten.

Stämmchen die Blattbasis nahezu zwei Drittel des Stengelumfanges ein (Taf. IV, Fig. I).

Das basiskope Basilarstück jedes Blatttheiles wächst nämlich nicht in demselben Maße in die Breite, als dies gemäß seiner oben-erörterten Neigungsveränderung geschehen sollte. Seitlich grenzen an dasselbe die akroskopen Basilarstücke der beiden nächst älteren Segmente. Wenn es nun durch das zunehmende radiale Wachstum seiner basiskopen Hälfte und des Stengeltheiles auf den Umfang eines größeren Kreises hinaus gedrängt wird, sollte es dem entsprechend auch in die Breite (in tangentialer Richtung) wachsen. Doch hält dies sein tangenciales Wachstum nicht gleichen Schritt mit dem Dickenwachstume des Stämmchens, sondern bleibt hinter demselben zurück. Dafür übernehmen die beiden an seinen beiden Seiten anliegenden (akroskopen) Basilarstücke der benachbarten Segmente das dadurch bedingte Breitenwachstum. Je größer nun die Peripherie des Querschnittes wird, desto größer wird auch die Differenz der Bögen, die einerseits den akroskopen Basilarstücken der beiden älteren Segmente eines Umganges, andererseits dem basiskopen Basilarstücke des von ihnen eingeschlossenen jüngsten Segmentes entsprechen. Da nun das akroskope Basilarstück des Blatttheiles unmittelbar in die freie Blattfläche auswächst, so wird der Blattgrund auch ein der oben erwähnten Bogengröße entsprechendes Stück des Stengelumfanges einnehmen.

Eine einfache Construction möge die Sache klar machen: In Taf. II, Fig. 8 A ist das Ineinandergreifen der drei aufeinander folgenden Blätter auf einer ebengelegten Cylinderfläche schematisch dargestellt. Die Zahlen I, II, III bezeichnen die drei scheidelwärts aufeinander folgenden Blätter, deren Basilarstücke durch ausgezogene Linien erkenntlich sind. Ihre freien Blattflächen sind durch punktirte Linien angedeutet. Die kathodischen Seiten der Blätter II und III sind ihrer Stellung gemäß durch die anodischen Seiten der Blätter I und II gedeckt. Die Basilarstücke jedes Segmentes sind in den breiteren akroskopen zur freien Blattfläche auswachsenden und den schmälere basiskopen Theil geschieden. Der Verticalabstand der Blätter ist größer angenommen, als dies in der Vegetationsspitze der Fall ist. Dort liegen sie in einer sehr flach verlaufenden Spirale und es schließt die kathodische Seite des Blattes I an die anodische Seite des basiskopen Basilarstückes des Blattes III an. Führen wir

nun durch die Knospe einen Querschnitt in der Höhe  $x y$ , so durchschneidet dieser vom Blatte I das akroskope Basilarstück seiner ganzen Breite nach; vom Blatte II das basiskepe und die anodische Seite des akroskopen, vom Blatte III nur das basiskepe Basilarstück. An der geschlossenen Cylinderfläche würde also der Querschnitt ungefähr die Anordnung zeigen, wie sie in Fig. 8 A schematisch dargestellt ist. Das Blatt I erscheint an beiden Enden gleich entwickelt; das Blatt II ist an seiner kathodischen Seite breiter, an seiner anodischen spitzt es sich zu (da es hier in seinem akroskopen Basilartheile getroffen wurde). Das Blatt III ist nur in seinem basiskopen Basilartheile getroffen. Sein ganzes akroskopes Basilarstück liegt über der Schnittfläche. Dies gilt auch von der kathodischen Seite des dem Blatte II angehörigen akroskopen Basilartheiles (in der Figur durch eine punktirte Linie angedeutet).

In der Wirklichkeit sind nun die Grenzen der einzelnen Theile selten so scharf erkennbar, als wir es, um die Darstellung zu vereinfachen, in diesem Schema angenommen haben. Hier hatten wir die Voraussetzung gemacht, daß die dem Blatttheil des Segmentes grund- und scheidelwärts begrenzenden Theile der Hauptwände (so weit sie also innerhalb der Peripherie des Stämmchens gelegen sind) genau horizontal seien. In der Natur ist dies höchst selten, zunächst der Vegetationsspitze nie der Fall. Bei der allmähigen Lagenveränderung der Segmente bleiben diese Theile der Hauptwände lange Zeit geneigt. Man sieht dies deutlich in Taf. I, Fig. 1, 3, 4, 5 (minder deutlich in Fig. 2). Es werden daher die Blatttheile der vertical übereinander liegenden Segmente in Ebenen aneinander grenzen, die mehr weniger gegen die Längsachse des Stämmchens geneigt sind. Wir werden also häufig Querschnitte erhalten müssen, deren (einem Blatttheile entsprechende) Randzone stellenweise aus den Blatttheilen zweier verschiedener Segmente gebildet wird, und zwar wird dann die Peripherie von Theilen des älteren grundwärts anliegenden Segmentes eingenommen werden. Das gleiche wird dort der Fall sein, wo die akroskopen Basilarstücke je zweier spiralig aufeinander folgender Blätter übereinander liegen. Wenden wir diese Thatsache auf die schematische Figur 8 A an, so wird der Schnitt  $xy$  z. B. an der Stelle, wo die kathodische Seite des Blattes II die anodische des Blattes I deckt, an der Peripherie Theile des Blattes I, nach innen

solehe des Blattes II treffen. Es wird nur eine geringe Veränderung der Einstellung des Mikroskopes nothwendig sein, um allmählig den einen oder den anderen Blatttheil ganz zur Ansicht zu bringen. Bei nur wenig höherer Einstellung (das Präparat von der Spitze aus gesehen) wird vom Blatte II die kathodische Seite in ihrer ganzen radialen Ausdehnung erscheinen, in demselben Maße die anodische des Blattes I verschwinden. Das Blatt wird dadurch seine kathodische Seite in der Weise ergänzen, wie es in Fig. 8 *B* durch die punktirte Linie angegeben ist.

Die ganze hier erörterte theoretische Deduction wird nun durch die Ansichten, wie wir sie durch Längs- und Querschnitte in der That erhalten, vollkommen bestätigt. Taf. II, Fig. 3 zeigt uns einen (theilweise schematisirten) Längsschnitt durch die Vegetationsspitze parallel den Flächen einer Blattzeile von innen gesehen. 1, 2, 3, 4 sind die übereinander liegenden Hauptwände. Man erkennt sie leicht an den Haaren, die an ihnen entspringen (in der Zeichnung punktirt), deren Bildung *pag.* 11 besprochen wurde. In jedem der Segmente beobachten wir eine den Hauptwänden parallel verlaufende Wand. Sie entspricht der Wand *b* in Taf. I, Fig. 1—5, und ist in dieser Figur ebenfalls mit *b* bezeichnet. Diese Wand trennt die beiden Basilarstücke jedes Segmentes. Das basiskope erscheint immer viel niedriger als das akroskope, das sich in die freie Blattfläche fortsetzt. Das basiskope Basilarstück (*m*) ist auch in jedem Segmente schmaler als das akroskope. Es wird seitlich von den akroskopischen Basilarstücken der beiden der Entstehung nach nächst älteren Segmente begrenzt, die in der Zeichnung nur in dem untersten Segmente dargestellt sind ( $\alpha$  und  $\beta$ ), in den übrigen, der Deutlichkeit wegen, weggelassen wurden. In Taf. II, Fig. 4 sehen wir ein Blatt (III) von seiner (convexen) Außenfläche. Man erkennt die beiden Basilartheile und die beiden seitlich angrenzenden Blätter (I und II). An der Hauptwand 1 sind die Haare freiliegend, an der mit 2 bezeichneten, scheinen sie durch die Blattfläche durch, *b* ist die Basilarwand. In Taf. III, Fig. 10 ist bei gleicher Lage des Objectes, ein Theil der Blattfläche von *B3* weggeschnitten. Die Haare an der Hauptwand 2 liegen daher an der Oberfläche. Auch hier erkennt man deutlich die Basilarwand *b*, und die an das basiskope Basilarstück seitlich anstossenden Theile der Blätter *B1*, und *B2*. Auch an den Basilarstücken sind die oberflächlichen Zellschichten durch den Schnitt entfernt.



Taf. III, Fig. 9 stellt ein Präparat mit gleicher Schnittrichtung, aber von innen gesehen, dar. In beiden Ansichten (Fig. 9 und 10) ist die Wand *b* aus später zu erörternden Gründen scheidelwärts convex. Taf. II, Fig. 1 zeigt uns einen axilen Längsschnitt. Bei etwas tieferer Einstellung, die die abgewendete Oberfläche des Stämmchens zeigt, gehen die Hauptwände der Segmente *A* und *B* in die punktirten Linien über. Sie stellen die Begrenzung der akroskopen Basilarstücke (der den Segmenten *A* und *B* angehörigen Blatttheile) dar, die an die basiskopen der Segmente *B* und *C* stossen, wie es oben theoretisch erörtert wurde. Daß die punktirte Linie im Segmente *B* höher liegt als die ihr entsprechende Hauptwand im axilen Längsschnitt, erklärt sich aus der oben erörterten geneigten Lage der Hauptwände, in so weit sie den Blatttheilen angehören. (Hier sind übrigens die Hauptwände auch im Stengeltheile noch etwas geneigt. Vergl. Taf. III, Fig. 2). Taf. II, Fig. 6 stellt den Querschnitt durch einen schon ziemlich entwickelten Stammtheil dar. Die Blätter 1 und 2 sind in ihrer freien Blattfläche, das Blatt 3 in seinem akroskopen Basilarstücke durchschnitten. Die punktirte Linie zeigt die Fortsetzung desselben in die freie Blattfläche. Die gegen das Stengelgewebe ihn begrenzenden Wände, die der Blattwand *a* (in Taf. I, Fig. 1—5) entsprechen, sind stärker gehalten. Die Grenze ist übrigens auch in der Natur deutlich zu erkennen. Das Basilarstück ist durch wiederholte tangential Theilungen mehrschichtig geworden. Die dadurch bedingte Anordnung der Zellen in radiale Reihen ist besonders an seiner kathodischen Seite noch deutlich erkennbar. An beiden Seiten spitzt es sich zu, und nimmt über die Hälfte des Stengelumfangs ein. Vom Blatte 4 sehen wir den medianen und den anodischen Theil des akroskopen Basilarstückes, dessen kathodischer Theil über der Schnittfläche gelegen ist (vergl. Fig. 8 *B* und *pg.* 15), es erscheint deßhalb hier auch breiter als an seiner anodischen Seite, wo es sich wie das Blatt 1 zuspitzt. Hier umschließt es das basiskope Basilarstück des Blattes 5, das an seiner anodischen Seite vom Blatte 3 umschlossen erscheint <sup>1)</sup>. Es besteht aus fünf horizontal neben einander

<sup>1)</sup> Daß dieses Basilarstück ganz an seinem Grunde durchschnitten wurde, zeigten die Haare, deren Ursprung aus der unmittelbar tiefer liegenden Schichte am Präparate deutlich beobachtet werden konnte. Die Haare geben für die genaue Orientirung unschätzbare Anhaltspunkte ab.

liegenden Zellen, in denen einmalige tangentiale Theilung eingetreten ist. Es nimmt viel weniger als ein Drittel der Peripherie ein. In Taf. III, Fig. 1 ist ein jüngeres Stadium dargestellt. Die Vegetationsspitze liegt abgekehrt. Das Blatt 1, als das älteste ist nur durch die punktirte Linie angedeutet. Sein ganzer Blatttheil liegt über die Schnittfläche. Das Blatt 2 ist an der Stelle getroffen, wo der Blatttheil in die freie Blattfläche übergeht. Die akroskope Hauptwand des Basilarstückes begrenzt das Stämmchen nur an dessen kathodischer Seite. Seine anodische Seite liegt (in Bezug auf die Zeichnung) höher. Das Blatt 3 ist in seinem akroskopem Basilarstücke und zwar in dessen ganzer peripherischen Ausdehnung, durchschnitten. An seiner kathodischen Seite erscheint es etwas durch das Blatt 2 gedeckt. Es ergibt sich dies aus der oben erwähnten schiefen Lage der Hauptwände. Vom Blatte 4 sieht man nur das basiskope Basilarstück, eben so vom Blatte 5. Im Stengeltheil erkennen wir deutlich den Verlauf der drei Hauptwände (eigentlich Seitenwände der Segmente), der schon nahezu horizontal liegenden Stengeltheile (der Segmente), die zu den Segmenten gehören, die auch die Blätter 3, 4, 5 bildeten. Die zwei den Stengeltheil des Segmentes 3 seitlich begrenzenden Hauptwände umschließen einen kleineren Bogen, als es dem durch den Schnitt getroffenen akroskopem Basilartheile desselben Segmentes entspricht, das sich auf Kosten der basiskopem Basilarstücke 4 und 5 verbreiterte. In den Segmenten 4 und 5 ist der dem radialen Verlauf der Hauptwände entsprechende Bogen größer, als der durch die Blatttheile derselben Segmente (4 und 5) eingenommene, da diese in ihren basiskopem Basilarstücken, die im tangentialen Wachstume zurückblieben, durch den Schnitt getroffen wurden. Diese Differenz der Bögen, wie sie einerseits den Stengeltheilen, andererseits den Blatttheilen entsprechen, wird natürlich auf Schnitten, die der Scheitelzelle näher liegen, successive geringer ausfallen, weil auch die durch das ungleiche tangentiale Wachsthum der beiden Basilarstücke entstehende Differenz gegen die Spitze hin immer geringer wird. Wir sehen dies zum Beispiele in Taf. III, Fig. 5, wo der zweit- oder drittjüngste Segmentumlauf getroffen wurde. Ein noch jüngeres Stadium stellt Taf. II, Fig. 5 dar.

Die seitlichen Ränder der akroskopem Basilarstücke liegen Anfangs ganz in der Oberfläche des Stämmchens. Später überwachsen sie die benachbarten Zellen, wobei sie ihnen entweder fest anliegen,

und so nur den Querschnitt des Stämmchens vergrößern, oder sich von ihnen trennen. Ersteres ist am Grunde jedes akroskopen Basilarstückes der Fall. Weiter scheidelwärts tritt der Rand über die Oberfläche des Stämmchens heraus. Es entstehen auf diese Weise am Stämmchen flügelartige Anhänge, die allmähig in die freie Blattfläche übergehen; oder was dasselbe ist, die Blätter erscheinen mit stark herablaufender Basis am Stämmchen befestigt. An Stellen, an denen mit freiem Auge oder mittelst der Loupe diese flügelartigen Anhänge nicht mehr wahrgenommen werden können, erkennt man an Querschnitten unter dem Mikroskope noch die seitlichen Ränder daran, daß an diesen Stellen die Zellen höckerartig über die Peripherie vorstehen (Taf. IV, Fig. 1).

Es ist übrigens wohl natürlich, daß die Grenze zwischen den beiden Basilarstücken, was die Differenz der ihnen entsprechenden Bögen betrifft, in der Natur nicht so scharf ausgeprägt sein kann, wie es oben bei der theoretischen Betrachtung der Einfachheit halber angenommen und der schematischen Figur Taf. II, Fig. 8 A zu Grunde gelegt wurde. Weiters muß wohl berücksichtigt werden, daß, den Theilungen der Scheitelzelle entsprechend, jedes nächst jüngere Segment höher liegt, als das der Entstehung nach ihm unmittelbar vorhergehende, daß also, wenn die kathodische Seite des Blattes 1 an die anodische des dem Blatte 3 angehörigen basiskopen Basilarstückes angrenzt, die Blatttheile 1 und 3 an ihren beiden Seiten ein ungleich starkes Längenwachsthum werden zeigen müssen. Zunächst der Spitze, wo der Blatteyklus in einer sehr flachen Spirale verläuft, wird dieses ungleichmäßige Wachsthum allerdings kaum bemerkbar sein. Anders jedoch in späteren Stadien, wo nach Streckung der Interfoliartheile der Verticalabstand der Blätter so bedeutend wird. Hier werden zum Beispiele bei linksläufiger Segment- und also auch Blattspirale die anodischen Seiten der akroskopen Basilarstücke eine stärkere Längenentwicklung zeigen müssen, als deren kathodische Seiten. Es wird am Blatte 3 z. B. die seitlich überwachsende anodische Seite bis zur Ursprungsstelle der freien Blattfläche des Blattes 2 reichen müssen. In etwas vorgerückteren Stadien werden sich also die Blatttheile auf einer eben gelegten Cylinderfläche in der Weise ausnehmen, wie es in Taf. II, Fig. 7 schematisch dargestellt ist. Es gelang mir allerdings nicht, diese Differenz der Längen beider Seiten durch directe Beobachtung in allen Fällen mit Sicherheit nach-

zuweisen, da zur Zeit, als dieselbe überhaupt bemerkbar wird, auch die Begrenzungslinien der Segmente und Segmenttheile nicht mehr erkannt werden können. Aber es ergibt sich dieses Verhältniß nothwendiger Weise, wenn wir, wie es oben geschehen, ein überwiegendes tangenciales Wachstum der akroskopon Basilarstücke gegenüber der basiskopon voraussetzen. Diese Annahme wird aber durch die directe Beobachtung bestätigt. Man könnte allerdings auch annehmen, daß der ganze Blatttheil des Segmentes wegen der geneigt bleibenden Lage der scheidel- und grundsichtigen Hauptwände seitlich von den Blatttheilen der beiden nächst älteren Segmente umschlossen wird, und auch in diesem Falle müßte derselbe immer weniger, jeder der beiden andern mehr als ein Drittel der Peripherie einnehmen. Dann aber könnte man bei wechselnder Einstellung nicht eine so rasche Breitenzunahme des betreffenden (basiskopon) Basilarstückes scheidelwärts (und umgekehrt) beobachten; es könnte der Querschnitt nie Ansichten geben, wie sie in Taf. II, Fig. 6, Blatt 5 und Taf. III, Fig. 1 dargestellt sind.

Daß übrigens eine solche Längendifferenz der beiden Seiten des akroskopon Basilarstückes in der That vorhanden ist, dafür spricht vielleicht die Beobachtung der herablaufenden Blattränder am entwickelten Stämmchen. Wir finden nämlich dieselben selten gleich lang, sondern es ist der freie anodische (in der Blattspirale höher gelegene) Rand weiter herablaufend, als der kathodische, was nach den oben erörterten Wachstumsverhältnissen nothwendiger Weise eintreten muß. Da jedoch die basipetale Erstreckung dieser flügelartigen Anhänge durchaus nicht auch mit der der betreffenden akroskopon Basilarstücke zusammen fallen muß, so möchte ich auf diese Thatsache kein zu großes Gewicht legen. (Man vergl. Taf. III, Fig. 6—8.)

Ich gehe nun zur Entwicklung des Stengeltheiles der einzelnen Segmente über.

Ich habe schon oben erwähnt, daß die Hauptwände der Segmente zunächst der Scheitelzelle gerade, dann bogenförmig nach innen verlaufen, und daß, nach Bildung der das Segment in Blatt- und Stengeltheil trennenden Längswand, dieser allmählig in eine horizontale Lage übergeht. Unmittelbar nach Entstehung dieser Wand, also noch zu einer Zeit, wo der Stengeltheil des Segmentes eine geneigte Lage hat, sehen wir ihn durch eine Sextanten-

wand<sup>1)</sup> getheilt. Sehr deutlich sieht man diesen Theilungsvorgang an weiter von der Scheitelzelle entfernten Querschnitten, wo die Stengeltheile der Segmente als dreieckige horizontalliegende Platten erscheinen, die im Centrum zusammenstoßen (Taf. III, Fig. 1 und 5). Jede dieser dreieckigen Platten ist durch die Sextantenwand in zwei nebeneinander liegende Zellen (Sextanten) zerfallen, die in Bezug auf ihre Größe um so ungleicher sind, je weiter vom Mittelpunkte entfernt sich die Sextantenwand an eine der Seitenwände ansetzt. Dabei wird die Blattwand regelmäßig in der Mitte getroffen, daher die Sextanten an der Peripherie gleich breit sind. In den seltensten Fällen fand ich die Sextantenwände in den Segmenten eines Querschnittes homodrom. In der Regel sehen wir ihren Verlauf in der Weise, wie es in Taf. III, Fig. 1 und 5 dargestellt ist. Zwei der Sextantenwände setzen sich an den anodischen, eine an der kathodischen Seite des betreffenden Segmentes an<sup>2)</sup>. In Bezug auf die weiteren Theilungen läßt sich nur so viel erwähnen, daß in dem größeren bis ins Centrum reichenden Sextanten constant durch eine Tangentialwand eine innere Zelle abgeschnitten wird<sup>3)</sup>. In dem kleineren Sextanten treten hingegen meist radiale Wände auf, die entweder homodrom der Sextantenwand sich an der Seitenwand des Segmentes ansetzen, oder in entgegengesetzter Richtung verlaufen, und die Sextantenwand treffen. Die weitere Theilungsfolge ist für das in Taf. III, Fig. 1 dargestellte Präparat, aus dem beigegebenen Schema ersichtlich (Fig. 1 B). An diesen, wie an allen ähnlichen Präparaten beobachtet man sogleich auf den ersten Blick, daß die Theilungen vorwiegend in centrifugaler Richtung vor sich gehen, wodurch sich eine Übereinstimmung mit dem Gefäßeylinder der Wurzeln der Gefäßkryptogamen herausstellt.

Am Stämmchen von *Fontinalis* hat es übrigens weiter kein Interesse, den Theilungsvorgang in den Stengeltheilen der Segmente genauer zu verfolgen, da eine Differenzirung des Gewebes in morphologisch zu unterscheidende Elemente nicht stattfindet. Ich zweifle jedoch nicht, daß bei akrokarpischen Moosen, in deren Stämmchen

1) Entstehung und Wachstum der Wurzeln. . . pag. 79.

2) Auch in den Wurzeln setzen sich die Sextantenwände häufiger an den anodischen als an den kathodischen Seiten an (l. c. pag. 79).

3) Auch in dieser Beziehung sehen wir die vollkommenste Übereinstimmung mit den Wurzeln der Gefäßkryptogamen (l. c. pag. 79, 105).

ein Mittelstrang stets vorhanden ist, derselbe sich aus morphologisch bestimmten Zellen der Sextanten entwickelt, und es wäre dann ganz wohl möglich, daß auch in dieser Beziehung mit den Gefäßkryptogamen eine Übereinstimmung bestände.

Ich habe bis jetzt nur das Dickenwachsthum des Stämmchens besprochen. Was das Längenwachsthum desselben betrifft, so wurde oben erwähnt, daß die erste Quertheilung in dem Blatttheile jedes Segmentes schon sehr früh auftritt, da durch sie (Basilarwand) ja die Differenzirung desselben in das grund- und scheidelsichtige Basilarstück eingeleitet wird. Um diese Zeit zeigen die Zellen des axilen Stengeltheiles noch keine Querwände, und es tritt dadurch der Unterschied zwischen Stengel- und Blatttheil jedes Segmentes um so auffallender hervor (Taf. I, Fig. 2, Segment V, VI, VII). Einige Segmente tiefer, erscheinen auch die Zellen der Stengeltheile quergetheilt. Die Querwände treten mit den in den Blatttheilen entstandenen auf gleicher Höhe auf. Nur wenig tiefer am Stamme erscheinen die beiden, die Höhe eines Segmentes bildenden zwei Zelllagen nochmals quer getheilt, so daß nun der Stengeltheil des Segmentes aus vier Stockwerken von Zellen besteht. Die weiteren Theilungen lassen sich durch directe Beobachtung nicht mehr ermitteln. Es werden nämlich, in Folge einer nun eintretenden sehr starken Längsstreckung die Anfangs nahezu in derselben Ebene liegenden Querwände jedes Stockwerkes verschoben, und die Grenzen der Segmente werden ebenfalls unendlich. Doch können wir aus den fertigen Zuständen, wie sie an ausgewachsenen Stämmchen beobachtet werden, auf die Zahl der stattgefundenen Quertheilungen zurücksehliessen. Der Verticalabstand zweier übereinander stehender Blätter beträgt im Durchschnitte 2·3 Mill. Es entspricht dieser Abstand natürlich der Höhe eines Segmentes. Die übereinander liegenden axilen (dem Stengeltheil der Segmente angehörigen) Zellen des Stämmchens stoßen mit nahezu horizontal laufenden Querwänden aneinander, und haben durchschnittlich 0·26 Mm. Länge. Es kommen somit ungefähr 8 Zellen auf die Höhe eines Segmentes, was also, nach Bildung der vier Stockwerke eine nochmalige Quertheilung sämtlicher Zellen voraussetzt. Wir können also sagen, daß in den Stengeltheilen der Segmente sich die Quertheilungen dreimal wiederholen.

Die den Blatttheil der Segmente zusammensetzenden Zellen verhalten sich in dieser Beziehung anders. In entwickelten Stamm-

theilen sind sie im Ganzen doppelt so lang als die des axilen Gewebes, und an beiden Enden zugespitzt, so daß sie sich auf ziemlich weite Strecken zwischen einander einschieben. Es ist also anzunehmen, daß in ihnen eine Quertheilung unterbleibt. Nur dort, wo das akroskope Basilarstück in die freie Blattfläche übergeht, erscheinen sie besonders zunächst der Oberfläche viel kürzer. Es ist zweifellos, daß sie, nach Bildung der Blattscheitelzelle, aus dieser entstanden sind, obwohl die directe Beobachtung weder die Folge der Theilungen noch eine allfällige Regelmäßigkeit der Anordnung erkennen läßt.

Das Stämmchen von *Fontinalis* zeigt eine ungemein reiche Verzweigung. Die Knospen wachsen entweder zu vegetativen Sprossen aus, oder werden reproductiv, indem sie Antheridien oder Archegonien bilden. Die Blattspirale ist ausnahmslos der des betreffenden Muttersprosses antidrom. Da die Axen erster Ordnung fast ausnahmslos linksläufige Blatt- (also auch Segment-) Spiralen zeigen, finden wir an den Achsen zweiter Ordnung Rechtsdrehung, an denen dritter Ordnung Linksdrehung und so fort.

Die Stellung der Knospen am entwickelten Sprosse zeigt in so ferne eine gewisse Regelmäßigkeit, als die Einfügungsstelle meistens an dem herablaufenden Blattrande eines ungefähr auf gleicher Höhe stehenden Blattes liegt. Sie erscheint eben so häufig bis zu einer Stelle grundwärts gerückt, wo der herab laufende Blattrand verschwindet, als auch öfters über die Einfügungsebene des Blattes emporgehoben. Nach zahlreichen Beobachtungen an vollkommen entwickelten Stammtheilen, wie an solchen, an denen die Längsstreckung noch nicht vollendet war, glaube ich es als allgemeine Regel aufstellen zu können, daß die Knospen am anodischen Rande eines mit ihm auf ungefähr gleicher Höhe stehenden Blattes stehen; also bei rechtsumläufiger Blattspirale am linken, bei linksumläufiger am rechten Blattrande, das Blatt von außen und vom Grunde aus betrachtet. Doch auch in dieser Beziehung finden wir häufig genug Ausnahmen. So sehen wir im Schema Taf. III, Fig. 6 bei rechtsläufiger Spirale auch am kathodischen Rande des Blattes 2 eine Knospe stehen; im Schema Fig. 7 bei linksläufiger Spirale die Knospen ebenfalls am kathodischen Rande; in Fig. 8 bei linksläufiger Spirale finden wir Knospen an beiden Rändern des Blattes 3; am Blatte 4 eine solche am kathodischen Rande.

Hofmeister <sup>1)</sup> hat für *Sphagnum* die Stellung der Knospen dahin präcisirt, daß sie sich constant am linken Blattrande befinden. Aus der Betrachtung fertiger Zustände, und noch mehr durch directe Beobachtung ihrer Anlage am Scheitel kommt er zur Ansicht, daß die Anfangszelle eines Seitensprosses unmittelbar zunächst der Scheitelzelle von einer Blattmutterzelle abgeschnitten werde (p. 271). Obwohl mir Darstellung und Zeichnung (Taf. VIII, Fig. 13) nicht ganz klar ist, glaube ich Hofmeister doch recht zu verstehen, daß er eine Knospe mit linksläufiger Spirale vor sich hatte, und daß die Sproßmutterzelle aus dem kathodischen Rande einer Blattmutterzelle gebildet wird. Dann würde sich allerdings bei linksläufiger Spirale die Stellung der Knospen am linken Blattrande erklären. Bei Rechtsdrehung der Segmentspirale müßte dann in dem Falle, als wir uns die Knospenanlagen in derselben Weise gebildet denken (die sie bildenden Mutterzellen also wieder am kathodischen Rande der Blattmutterzellen abgeschnitten würden), die Knospen am rechten Blattrande gestellt erscheinen. Ist dies jedoch nicht der Fall, und stehen die Knospen constant am linken Blattrande (und Hofmeister spricht dies p. 270 absolut aus), so müßte man annehmen, daß bei Rechtsdrehung der Segmentspirale, die auch nach Hofmeister (p. 265) öfters vorkommt, die Knospenmutterzelle von dem anodischen Rande der Blattmutterzelle abgeschnitten würde. Mir fehlt demalen das Material zur Beobachtung, und ich muß mich daher auf diese Erörterung beschränken.

Ich habe schon oben erwähnt, daß wir bei *Fontinalis* nicht in allen Fällen die Knospe auf den linken Rand eines Blattes beziehen können, und daß im Gegentheile bei linksmläufiger Spirale die Knospen sich in der größten Mehrzahl der Fälle am rechten Blattrande befinden. Abgesehen davon, daß bei rechts- und linksläufiger Spirale unzweifelhaft Fälle beobachtet wurden, wo die Knospe an den rechten Rand eines Blattes gerückt war, gibt es andererseits auch Fälle, wo Knospen an beiden Rändern eines Blattes zu beobachten sind. Ein hierher gehöriger Fall wurde schon oben besprochen (Taf. III, Fig. 8). Ist dann dazu noch der Verticalabstand der Blätter schon bedeutend, so fällt jede Möglichkeit, die Knospe auf den benachbarten Rand des nächst tieferen Blattes zu beziehen, von selbst hinweg (Taf. III, Fig. 6).

<sup>1)</sup> Zusätze und Berichtigungen. . . Pringsheim's Jahrbücher III pag. 270.



Auch tritt häufig der Fall ein, daß die Knospe in Bezug auf ihren Verticalabstand genau in der Mitte zwischen zwei Blättern gelegen ist, was auch in Bezug auf ihre horizontale Divergenz gegen die beiderseits benachbarten Blattränder nicht selten beobachtet wird. Gegen die Hofmeister'sche Darstellung der Bildung der Knospenanlage sprechen aber vor Allem jene Fälle, wo zwei Knospen unmittelbar neben einander stehen (Fig. 8, Bl. 2). Ich habe dies zu wiederholten Malen beobachtet. Die beiden Knospen stehen meist etwas schief über einander, öfters auch horizontal neben, ein andermal vertical über einander. Ich habe mich mit Hilfe des Mikroskopes überzeugt, daß beide direct aus dem Stengel entspringen, daß also durchaus nicht die eine derselben als Tochterknospe der anderen angesehen werden kann, wofür weiter noch der Umstand spricht, daß sie homodrome Segmentspiralen zeigen <sup>1)</sup>. Ich glaube nicht, daß es möglich wäre, diese Stellung nach der Hofmeister'schen Darstellung der Knospenbildung bei *Sphagnum* erklären zu können.

Bei *Fontinalis* entwickeln sich die Knospen aus dem basiskopen Basilarstücke des Blatttheiles eines Segmentes. Es ergibt sich dies schon aus der Betrachtung der Längsschnitte. In Höhen, wo die Grenzen der Segmente grund- und scheidelwärts noch vollkommen scharf erkennbar sind, sehen wir an der dem basiskopen Basilarstücke eines Segmentes angehörigen Zelle eine überwiegende Längsentwicklung auf Kosten der dem oberen Basilarstücke angehörigen. Ihr freier Außenrand erscheint stark nach außen gekrümmt. Wir sehen dies in Taf. I, Fig. 1 am untersten Segmente der rechts gelegenen Reihe. In dieser Zelle sind auch schon schiefe Wände aufgetreten, durch die eine dreieckige Zelle abgeschnitten wurde. Die Aufeinanderfolge der schiefen Wände war an diesem Präparate nicht wahrzunehmen. Noch deutlicher sehen wir die Bildung dieser dreieckigen Zelle in Taf. I, Fig. 4 im unteren Segmente. Hier sieht man auch, daß von den beiden schiefen Wänden, die scheidelwärts gelegene die ältere ist. Die die dreieckige Zelle grund- und scheidelwärts begrenzenden Zellen (Theile der ursprünglichen grundsichtigen

---

<sup>1)</sup> Bei dem in dieser Abhandlung schon mehrmals erwähnten, so weit die Beobachtungen reichen, ausnahmslosen Gesetze der Antidromie der Blattspiralen an Sprossen zweier auf einander folgender Generationen ist diese Thatsache gewiß nicht zu unterschätzen.

Basalzelle) haben sich durch tangentialen Wände weiter geteilt, ein Vorgang der in dem Falle, als schiefe Wände nicht gebildet werden, im ganzen basiskopen Basilarstücke normal auftritt (Taf. I, Fig. 2 Segment VII, VIII, Fig. 3). In Taf. I, Fig. 3 sehen wir die dreieckige Zelle schon weiter entwickelt; es hat sich aus ihr eine Knospe gebildet, deren Entwicklung gleich ist der des Mutterprozesses. Weiters sehen wir an dem nämlichen Segmente die überwiegende Längsstreckung des grundsichtigen (die Knospe bildenden) Basaltheiles gegenüber dem seheitelsichtigen.

Ich glaube, daß schon aus den bis jetzt erörterten Thatsachen sich die Entwicklungsgeschichte der Knospen aus dem basiskopen Basilarstücke eines Blatttheiles ergibt. Daß diese dreieckige Zelle die Mutterzelle einer Knospe ist, ist unzweifelhaft. Es könnte vielleicht noch der Einwand gemacht werden, ob diese Zelle denn wohl dem basiskopen Basilarstücke eines Segmentes angehöre, ob sie nicht vielleicht als Randzelle eines seitlich gelegenen Blatttheiles aufzufassen sei, was bei dem starken Übergreifen der Blattränder immerhin möglich wäre. Es könnte dies besonders dann leicht der Fall sein, wenn der Längsschnitt das Segment ziemlich weit rechts oder links von seiner Mediane, die mit der Mittellinie der freien Blattfläche zusammenfällt, getroffen hat. Daß dies in den, obiger Darstellung zu Grunde gelegten Präparaten nicht der Fall war, ergibt sich wohl schon aus der genau axilen Lage der durch das Zusammenstossen der rechts und links gelegenen Segmente entstehenden Zickzacklinie. Überdies kann man sich über die Richtung der Schnittebene durch die Betrachtung der Lage der (tiefer oder höher liegenden) dritten Blattzeile vollkommen sicher überzeugen. Ist aber der Schnitt genau parallel den Flächen einer Blattzeile und zu gleicher Zeit axil geführt, so ist es namentlich nahe dem Scheitel, wo ein Übergreifen der Ränder der Blattanlagen noch unbedeutend ist, unmöglich, die seitlichen Blattränder der oberhalb oder unterhalb der Schnittebene gelegenen Blattzeile durch den Schnitt zu treffen (Taf. II, Fig. 5, 6, Taf. III, Fig. 1, 5).

Diese Verhältnisse werden uns übrigens am Querschnitte noch viel klarer, Taf. III, Fig. 4 A zeigt uns den Querschnitt eines Stämmchens. Er entspricht in Bezug auf seine Entfernung vom Scheitel ungefähr dem im Längsschnitte Taf. I, Fig. 3 dargestellten untersten Segmente. In Bezug auf die Gruppierung der durchschnitt-

tenen Segmente und deren Ausbildung hält er die Mitte zwischen den in Taf. II, Fig. 6 und Taf. III, Fig. 1 dargestellten Querschnitten. Daß die Knospe  $\alpha$  dem jüngsten der drei durchschnittenen Segmente angehört, ist wohl unzweifelhaft. Denn, würde man sie mit einem der beiden seitlich angrenzenden Segmente in Verbindung zu bringen suchen, so würde die Peripherie des Querschnittes von nur zwei Segmenten eingenommen sein. Dies ist jedoch unmöglich, da ja die Randzone jedes Querschnittes durch drei Segmente gebildet sein muß. Weiters erscheint der Knospengrund tief in das Gewebe des Stämmchens eingesenkt, was also auch eine Überwachsung des dritten Segmentes, von einer der beiden Seiten aus, durchaus ausschließt. Das älteste Segment des Querschnittes wurde in seinem akroskopischen Basilartheile durchschnitten. Es nimmt schon nahezu den halben Umfang des Querschnittes ein. In seiner Mitte, aber einem tiefer liegenden Gewebe angehörig, liegt die Knospe  $\beta$ , Fig. 4 B zeigt uns dasselbe Präparat von der anderen Seite. Hier erscheint der Grund der Knospe  $\beta$  durch den Schnitt bloßgelegt. Der peripherische Theil des ihr zugehörigen Segmentes, der früher (in der Ansicht des Präparates von der anderen Seite)  $\frac{1}{2}$  der Peripherie einnahm, erscheint auf einen viel kleineren Bogen reducirt. Es ist dies eben der viel schmaler bleibende grundsichtige Basilartheil, der hier dieselbe Entwicklung zeigt, wie in Fig. 4 A, der die Knospe  $\alpha$  tragende. Seitlich ist er begrenzt von den scheitel-sichtigen Basilartheilen zweier ihrer Entstehung nach nächst älteren Segmente, denen nämlich, die den Segmenten 2 und 3 in Fig. 4 A grundwärts anliegen (vgl. pag. 15). Auch hier reicht die Knospe tief in das Gewebe des Stämmchens hinein. Die Begrenzungswand der Knospe gegen das innere Gewebe des Stämmchens entspricht der Blattwand ( $a$  in Taf. I, Fig. 1—3, Taf. III, Fig. 1), durch die das Segment in den Blatt- und den Stengeltheil zerfällt. Taf. III, Fig. 3 zeigt ein noch jüngeres Stadium der Knospenanlage. Der Blatttheil des Segmentes ist in seiner Mitte stark radial verbreitert. Er ist seiner ganzen Breite nach durch radiale Wände getheilt. Entsprechend dem stärkeren radialen Wachsthum in seiner Mitte sind auch hier die Zellen stärker radial gestreckt, und erscheinen auch schon tangential getheilt. An dieser Figur wie auch in Taf. III, Fig. 1 (Segment 4 und 5) ist eine der radialverlaufenden Wände genau in der Mitte gelegen. Daraus folgt, daß, wenn endlich durch Bildung

von schiefen Wänden die Scheitelzelle für die Knospe gebildet wird, diese nicht in einer median gelegenen Zelle, sondern rechts oder links von der Mediane, für diesen Fall also in einer der beiden Zellen  $m$  und  $n$ , auftreten kann. Dadurch wird aber die Knospe in ihrer weiteren Entwicklung nothwendiger Weise einem der beiden seitlich gelegenen Segmente näher gerückt sein, als dem andern. Dies sehen wir auch in Fig. 4 B, wo sich die Knospe  $\beta$  zweifellos aus der Zelle  $n$  entwickelt hat. Ich halte dies für den Grund, warum wir an entwickelten Zuständen die Knospe meist so nahe an einen der Blattränder (in der Regel an den anodischen) gerückt sehen (Taf. III, Fig. 6, 7, 8). Es ist dies jedoch, wie schon oben bemerkt, keine ausnahmslose Regel; wir sehen aber dem entsprechend auch in Fig. 4 B die Knospe aus der anodisch gelegenen Zelle entspringen, also näher an den kathodischen Rand eines Blattes gelegen.

Auch die Tangentialschnitte stehen in vollkommener Übereinstimmung mit der eben gegebenen Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Knospen. Taf. III, Fig. 9 stellt einen solchen Schnitt dar. Die Blattfläche mit den dazu gehörigen Basilarstücken erscheint von innen gesehen.  $B_1, B_2$  sind die aus den beiden nächst älteren Segmenten gebildeten Blätter.  $B_3$  ist das Blatt, welches zu dem Segmente gehört, das durch die Hauptwände 1 und 2 grund- und scheidelwärts begrenzt wird. Die Wand  $b$ , welche als Basilarwand den Blatttheil des Segmentes in das grund- und scheidelsichtige Basilarstück trennt, ist stark scheidelwärts convex. Das grundsichtige Basilarstück ist daher in seiner Mitte bedeutend länger, als das scheidelsichtige. Dieses hat sich fast nur durch Längswände getheilt. In dem grundsichtigen Basilarstücke sehen wir eine Knospenanlage, deren Entwicklung schon ziemlich weit vorgeschritten ist. Mit Sicherheit läßt sich die genetische Aufeinanderfolge der Hauptwände wohl nicht mehr bestimmen. Doch wahrscheinlich geschah dies in der Weise, wie es die auf einander folgenden Zahlen angeben <sup>1)</sup>.

Nur ist es dann auffallend, daß auf die Wände 1 und 2 nicht eine Wand mit gleicher Divergenz folgt, sondern daß die dritte

<sup>1)</sup> Den Anhaltspunkt zur Bestimmung der Altersfolge der Segmente hat die schon erwähnte Thatsache, daß die Blattspirale eines Tochterprozesses der des Mutterprozesses ausnahmslos antidrom ist. Die Spirale am Mutterprozesse war hier rechts umläufig. Die Knospe wird daher eine links umläufige Spirale zeigen müssen.

Wand wieder mit 1 parallel ist. Die Folge dieses Theilungsvorganges wäre nothwendiger Weise die gewesen, daß der Knospengrund weiter scheidelwärts gerückt hätte erscheinen müssen, und es ist wohl möglich, daß in solehen Unregelmäßigkeiten, die in Bezug auf die Theilungsvorgänge bei der Anlage von Knospen vorkommen, der Grund liegt, daß dieselben gegenüber dem seitlich gelegenen Blattrande in ihrem Verticalabstande so häufig wechseln (vergl. pag. 23). Taf. III, Fig. 10 stellt einen ähnlichen Schnitt dar. Die Knospe ist weniger weit entwickelt. Das Präparat erscheint von außen gesehen.  $B_1$ ,  $B_2$ ,  $B_3$  sind die auf einander folgenden Blätter. Vom Blatte 3 ist der mediane Theil der stark gekrümmten Blattfläche durch den Schnitt entfernt. In dem scheidelwärts durch die Hauptwand 2, grundwärts durch die Basilarwand  $b$  begrenzten akroskopen Basilarstücke, sind die Ursprungszellen der Haare sichtbar (vergl. Taf. I, Fig. 4, Wand  $e$ ). Das basiskope Basilarstück zeigt die schiefen Wände 1 und 2, wie das Präparat in Fig. 9. Die dritte Wand tritt hier jedoch mit gleicher Divergenz gegen 1 und 2 auf. Es ist also die Knospenscheidelzelle schon durch die Wände 1 und 2 gebildet, während in Fig. 9 erst nach Bildung der Wand 3 die regelmäßige Theilungsfolge beginnt. Auch hier ist die Basilarwand ( $b$ ) scheidelwärts convex; doch nicht in dem Maße, wie in Fig. 9

Aus der Betrachtung der Fig. 9 und 10 ergibt sich übrigens noch eine andere, an allen ähnlichen Präparaten beobachtete Thatsache. Durch die Lage der ersten schiefen Wände ist die Lage der Segmente bedingt. Da die zwei ersten schiefen Wände gegen die Längsachse des Stämmchens gleich geneigt erscheinen, so wird die Scheitelzelle immer eine ihrer Flächen der Spitze des Muttersprosses zuwenden. Es wird dann natürlich auch eine der Segment- (und Blatt-) zeilen der Stammspitze zugewendet sein. Betrachten wir ferner, z. B. in Fig. 10 die durch die schiefen Wände 1 und 2 von der Basilarzelle abgeschnittenen Stücke, als schon zur Knospe gehörig <sup>1)</sup>, so wird das durch die Wand 3 abgeschnittene Segment das jüngste des ersten Umlaufes sein. Es ist nicht uninteressant, diese Verhältnisse mit denen zu vergleichen, wie sie von Nägeli und mir für die Entwicklung der Wurzelzweige bei Gefäßkryptogamen angegeben

<sup>1)</sup> Um die für die Wurzeln der Gefäßkryptogamen gebrauchte Anschauung festzuhalten.

wurden <sup>1)</sup>). Auch dort ist die Lage der Scheitelzelle der Tochterwurzel gegen die Mutterwurzel genau bestimmt, und zwar kehrt sie dieser eine Kante zu. Es liegt daher eine Segmentzeile von der Spitze der Mutterwurzel abgekehrt (die beiden anderen Segmentzeilen liegen ebenfalls rechts und links). Dabei ist aber schon die erste der schiefen Wände von der Spitze abgekehrt; das dadurch gebildete Segment das älteste des ersten Umlaufes. Es ist daher bei den Wurzeln das erste quergestellte Segment auch das älteste des ersten Umlaufes; im Stämmchen von *Fontinalis* dagegen das jüngste. Bei der Gesetzmäßigkeit dieses Vorganges ist es wohl möglich, daß er durch differente Wachstumsvorgänge der Mutterorgane bedingt wird. Ich vermag für jetzt allerdings nicht, in dieser Hinsicht irgend welche Beziehungen aufzufinden, und muß mich begnügen, auf diesen merkwürdigen Unterschied hinzuweisen.

Es ist weiters noch ein anderer Unterschied hervorzuheben, der zwischen der Zweigbildung an Wurzeln und der am Stämmchen von *Fontinalis* besteht. So weit unsere Beobachtungen reichten, ließ sich bei den Wurzeln in Bezug auf die Richtung der Segmentspiralen in Mutter- und Tochterwurzeln ein Gesetz nicht nachweisen. Wir fanden eben so häufig homodrome als antidrome Segmentspiralen. Nicht so ist es, wie schon oben erwähnt, bei *Fontinalis*. Die Seitensprossen sind ausnahmslos antidrom den bezüglichen Muttersprossen.

Es wäre möglich, daß diese Thatsache mit einer anderen Erscheinung im Zusammenhang stände:

In der Vegetationsspitze zeigen die jungen Blattanlagen genau die Divergenz  $\frac{1}{3}$ . Wir beobachten hier keine Drehung. Mehrere Blatteklyken entfernt, ist eine solche jedoch schon sehr deutlich wahrzunehmen. Es verhalten sich aber in dieser Beziehung die Sprosse verschieden. Solche, welche wenig Knospenanlagen entwickeln, erscheinen viel weniger stark gedreht, als andere, an denen die Knospen in großer Zahl angelegt sind. Es gibt Sprosse, an deren Spitze fast auf jedes Segment eine Knospe kommt. Diese zeigen denn auch eine ungemein starke Drehung, die dann auch weiter scheidelwärts reicht, als an Sprossen mit nur wenigen Knospenanlagen.

Die Drehung ist immer der Segmentspirale homodrom. Was immer der ursprüngliche Grund der Drehung sein mag, so viel ist

<sup>1)</sup> L. c. pag. 89.

zweifellos, daß in dem Falle, als die Knospe eine dem Muttersprosse antidrome Segment- und also auch Drehungsspirale zeigt, die Drehung am letzteren gefördert werden muß, während homodrome Drehungen hemmend auf einander einwirken müssen.

Die Erklärung des Vorkommens zweier horizontal neben einander, oder vertical oder schief über einander stehenden Knospen, dessen oben gedacht wurde, bietet keine Schwierigkeit. Es gelang mir zwar nicht, die Entwicklung derselben von ihrer ersten Anlage an zu verfolgen. Doch ist es wahrscheinlich, daß bei horizontal neben einander stehenden Knospen, in zwei der im Querschnitte neben einander liegenden Zellen des basiskopen Basilarstückes, durch Bildung schiefer Wände Knospenseitelzellen entstehen (vergl. Taf. III. Fig. 1, 3, 4, Zellen *m*, *n*). Auch die schief stehenden Knospen dürften auf ursprünglich horizontal neben einander stehende zurückzuführen sein. Es ist immer eine Knospe im geringeren Maße entwickelt als die andere, und es ist schon dadurch nothwendiger Weise eine Verschiebung ihrer Einfügungsebene bedingt. Zur Erklärung vertical über einander stehender Knospen, sind wir gezwungen anzunehmen, daß im basiskopen Basilarstücke vor Bildung einer Knospenseitelzelle eine Theilung durch Querwände stattgefunden hat.

Wenn in dem Blatttheile des Segmentes keine Knospe angelegt wurde, so verhalten sich beide Basilartheile hinsichtlich des Maßes ihres Längenwachsthumes gleich. Wir sehen dies in Taf. I. Fig. 2, wo selbst im Segmente VIII eine Längendifferenz noch nicht wahrzunehmen ist. Wenn jedoch im basiskopen Basilartheile eine Knospe angelegt wurde, so überwiegt das Längenwachsthum desselben gar bald das des akroskopen Basilarstückes. Dies ist der Fall in Taf. I. Fig. 1 im rechts untersten Segmente, das in Bezug auf seine übrige Entwicklung kaum so alt erscheint, als das Segment VIII in Fig. 2. Dasselbe beobachten wir in Fig. 4 am untersten Segmente, wo das basiskope Basilarstück nahezu doppelt so lang erscheint, als das akroskope. Im übrigen zeigt es denselben Entwicklungsgrad, wie das Segment VIII in Fig. 2. Noch größer ist die Längendifferenz der beiden Basilartheile in Fig. 3 im untersten Segmente, wo wir aber auch schon ein älteres Entwicklungsstadium vor uns haben.

Betrachten wir nun im Zusammenhange mit den eben erörterten Thatsachen die Tangentialschnitte Taf. III. Fig. 9 und 10, so sehen wir, daß diese überwiegende Längenentwicklung nicht das ganze

basiskope Basilarstück trifft, sondern vorzüglich in der Mitte vor sich geht. Es betheiligen sich dabei vor allen die durch die zwei ersten schiefen Wände (1 und 2) von der knospenbildenden Basilarzelle abgeschnittenen Stücke.

Wenn man sproßenden mit reichlicher Knospenbildung untersucht, so finden wir denn auch die Knospe an den Ursprung der freien Blattfläche, die mit ihr demselben Segmente angehört, hinaufgerückt. Da wir nun wissen, daß sich dieses Segment bis zum vertical tiefer stehenden Blatte erstreckt, und daß die Knospe dem basiskopen Basilartheile angehört, so folgt daraus, daß zur Längsstreckung des Blatttheiles des Segmentes vorzüglich das basiskope Basilarstück beiträgt. Je weiter wir nun mit der Untersuchung grundwärts fortschreiten, um so weiter rückt die Knospe von der Blattbasis nach unten und steht endlich in  $\frac{1}{3}$ , später in  $\frac{1}{2}$  des Abstandes zweier vertical über einander stehender Blätter. Daraus folgt, daß auf das überwiegende Längenwachsthum des basiskopen Basilarstückes ein stärkeres Längenwachsthum des akroskopen folgt.

Ich habe schon früher erwähnt, daß bei der Längsstreckung des basiskopen Basilarstückes der mediane Theil stärker betheiligt ist, als die seitlichen. Dadurch wird nun die Einfügungsebene der freien Blattfläche stärker gegen die Spitze geneigt. Wenn man daher an entwickelten Stämmchen Querschnitte macht, so werden jene, welche die Einfügungsstellen der Blattränder treffen, weiter grundwärts gelegen sein, als die, welche den Grund des medianen Blatttheiles durchschneiden. An letzteren Schnitten wird die Blattbasis einen viel kleineren Theil des Stengelumfangs einzunehmen scheinen, als dies in der That der Fall ist (vergl. Taf. IV, Fig. 1 und 2 sammt Erklärung).



## Erklärung der Tafeln.

---

Die nicht schematischen Figuren sind sämtlich mit dem Sömmerring'schen Spiegelehen gezeichnet; die in ( ) stehenden Zahlen geben die Vergrößerung an. In allen Figuren bezeichnet:

- h* die Hauptwand,
- s* die Sextantenwand,
- a* die Blattwand,
- b* die Basilarwand,
- c, d, e* Wände des akroskopen Basilarstückes in ihrer genetischen Folge am axilen Längsschnitt,
- t* Haare.

### Tafel I.

Fig. 1. (250). Längsschnitt durch die Terminalknospe. Der Schnitt ist parallel den Flächen der einer Blattzeile angehörigen Blätter. In dieser, wie in den folgenden Figuren ist das Gewebe der freien Blattfläche nicht gezeichnet.

Fig. 2. (250). Schnitt wie in der vorigen Figur. Die Zahlen I, II, III etc. bezeichnen die Segmente einer Längsreihe in ihrer Aufeinanderfolge vom Scheitel grundwärts.

Fig. 3. (250). Blatttheile der Segmente einer Längsreihe. Schnitt wie Fig. 2. Das unterste Segment zeigt eine Knospe im Längsschnitt. Die nach links sich fortsetzenden punktierten Linien deuten die ins Stamminnere sich fortsetzenden Hauptwände der Segmente an.

Fig. 4. (250). Wie Fig. 3. Die Blatttheile zweier Segmente darstellend. Im unteren Segmente ist die Scheitelzelle einer Knospe gebildet.

Fig. 5. (250). Schnitt wie in den früheren Figuren. Die Segmente einer Längsreihe im medianen Längsschnitte zeigend.

Fig. 6. A (250). Vegetationsspitze in der Längsansicht. Die Zahlen 1, 2, 3, etc. geben die genetische Folge der Segmente an. Segment 1 und 2 sind durchgeschnitten, die übrigen unverletzt. Segment 3 und 6 sind von der Fläche (ihrer Hauptwände) gesehen. *v* die Scheitelzelle. Im Segmente 3 ist durch den Schnitt der Blatttheil bloßgelegt, indem der Blatttheil des grundwärts anliegenden Segmentes entfernt wurde. *h* die basiskope Hauptwand des Segmentes 3. an der Stelle, wo sie an das tieferliegende Segment angrenzt. Der oberhalb *b* (Basilarwand) gelegene zur freien Blattfläche auswachsende Theil zeigt die Blattscheitelzelle gebildet. (Die punktierten Wände waren im Präparate sehr unendlich.) Das Entwicklungsstadium dieses Segmentes entspricht ungefähr des Segmentes IV in Fig. 2.

Fig. 6. B. Optischer Längsschnitt desselben Präparates

Fig. 6. C. Das Segment 3 im medianen Längsschnitte } schematisch.

Fig. 7. A. (250). Ansicht einer Vegetationsspitze von oben. Die Scheitelzelle liegt mit ihrer Außenseite über der Einstellungsebene. Sie erscheint hier im optischen Querschnitte (durch die punktierten Linien angedeutet).

Fig. 7. B. (250). Wie A. Das Bild wurde erhalten, durch successiv tiefere Einstellung, von der Scheitelzelle an, grundwärts. (Vergl. Fig. 2.)

## Tafel II.

Fig. 1. (250). Längsschnitt durch eine Vegetationsspitze. Es sind nur die Begrenzungslinien der Segmente (und Blätter) gezeichnet. Die punktierten Linien in den Segmenten A und B sind durch die Einstellung auf die (abgekehrt liegende) Oberfläche des Präparates erhalten, und stellen die Begrenzung der auswachsenden akroskopen Basilarstücke dar.

Fig. 2. (330). Junges Blatt von der Fläche gesehen. 1 und 2 die beiden ersten schiefen Wände, die die Blattscheitelzelle gebildet haben.

Fig. 3. (250). Eine Segmentzelle von innen gesehen. 1, 2, 3, 4 die scheidelwärts auf einander folgenden, die Segmente begrenzenden Hauptwände. Die grundsichtigen Basilartheile erscheinen viel niedriger als die scheidelsichtigen. (Vergl. Taf. I, Fig. 2. Segment IV, VII, VIII und Fig. 5.) Nur im untersten Segmente sind die seitlich anstossenden Blätter ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) gezeichnet. In den anderen Segmenten sind sie weggelassen. Die Figur ist theilweise schematisirt.

Fig. 4. (250). Ein Blatteklyklus von außen gesehen. Vom Blatte III sieht man die beiden Basilartheile. Die an der Hauptwand 2 entspringenden Haare scheinen durch die Blattfläche hindurch.

Fig. 5. (330). Scheitelzelle und anliegende Segmente von oben gesehen. Man sieht die convergirenden Seitenkanten der Scheitelzelle.

Fig. 6. (250). Querschnitt durch das Stämmchen, 1 Millim. von der Spitze entfernt. 1, 2, 3, 4 etc. die genetisch aufeinanderfolgenden Blätter (oder Blatttheile). Erklärung im Texte pag. 324.

Fig. 7. Die mit dem Stammgewebe verwachsen bleibenden Blatttheile auf der eben gelegten Cylinderfläche, nach erfolgter Längsstreckung. Schematisch.

Fig. 8. A. Abgerollter Blatteklyklus. Der Verticalabstand der Blätter ist noch unbedeutend. Die Blatttheile sind mit ausgezogenen, die freien Blattflächen mit punktierten Linien angedeutet. Schematisch.

Fig. 8. B. Derselbe Blatteklyklus aufgerollt und im Querschnitte dargestellt.  $x-y$  in A ist die Schnittebene für die Ansicht B. Schematisch.

## Tafel III.

Fig. 1. (330). Querschnitt durch ein Stämmchen, ganz nahe der Vegetationsspitze, vom Grunde gesehen. Das älteste Blatt 1 ist nur durch eine punktierte Linie angedeutet. Weitere Erklärung im Texte, pag. 325.

Fig. 1. B. Theilungsschema für die innerhalb der Blätter 3, 4, 5 gelegenen Stengeltheile der Segmente. In jedem Sextanten geben die Zahlen die genetische Folge der Wände an.

## 342 Leitgeb. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane.

Fig. 2. (250). Seitliche Ansicht einer Knospe. Man sieht die stark übergreifenden Blattbasen. Die punktierten Linien zeigen sich im optischen Längsschnitt. Es sind die Hauptwände der Segmente.

Fig. 3. (330). Querschnitt durch ein Segment (parallel den Hauptwänden). Der Blatttheil wurde in seinen basiskopen Basilartheile getroffen. *m*, *n* radial auswachsende Zellen (zur Bildung der Knospenanlage).

Fig. 4. A. (330). Querschnitt durch ein Stämmchen nahe der Vegetationspitze. Im jüngsten Segmente des Querschnittes und zwar im basiskopen Basilartheile ist eine Knospe ( $\alpha$ ) längs durchgeschnitten. An dem ältesten Segmente, dessen akroskopier Basilartheile durchgeschnitten ist, sieht man die Knospe  $\beta$ , die unter der Schnittebene liegt.

Fig. 4. B. (330). Das in A dargestellte Präparat, von der anderen Seite (vom Grunde aus) gesehen. Die Knospe  $\beta$  erscheint im Längsschnitt; der Blatttheil des Segmentes ist in seinem (viel schmälere) basiskopen Basilartheile getroffen. Weitere Erklärung im Texte, pag. 334.

Fig. 5. (330). Querschnitt durch eine Knospe sehr nahe der Spitze. In dem Stengeltheile der Segmente sieht man die Sextantenwände (*s*).

Fig. 6, 7, 8. Stellung der Knospen (*o*) zu den Blattbasen, auf der eben gelegten Cylinderfläche dargestellt. Fig. 8  $\frac{1}{2}$  Millim., Fig. 6 und 7 1 Centim. von der Spitze entfernt.

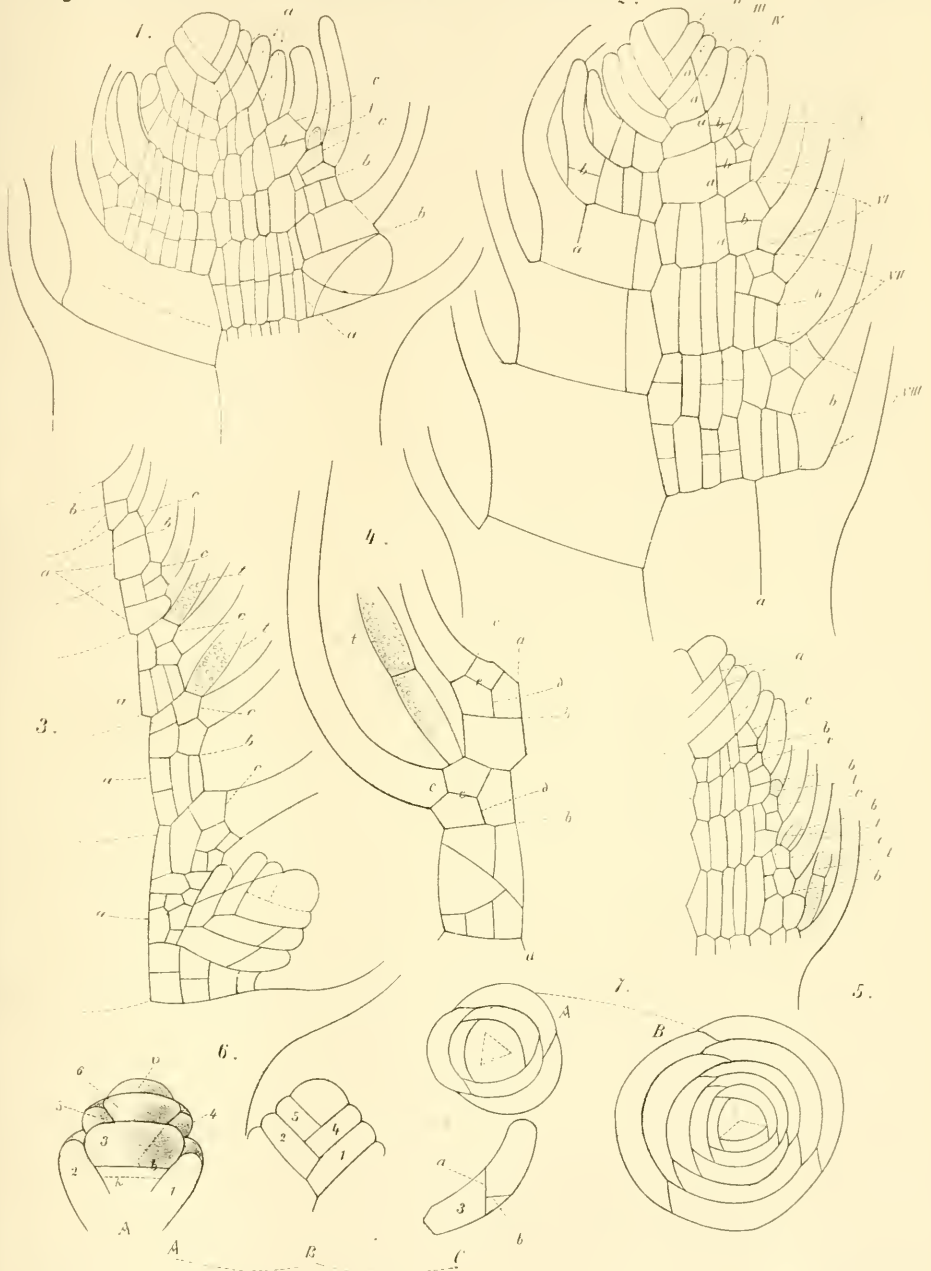
Fig. 9. (330). Längsschnitt durch den Blatttheil eines Segmentes, parallel der Blattfläche. Von innen gesehen. *B*<sub>1</sub>, *B*<sub>2</sub>, *B*<sub>3</sub> genetische Aufeinanderfolge der Blätter. (Vergl. Fig. 3 in Taf. II.)

Fig. 10. (330). Schnitt wie Fig. 9. Von aussen gesehen. Der mediane Theil der Blattfläche ist durch den Schnitt weggenommen. (Vergl. Fig. 4 in Taf. II.) Die weitere Erklärung dieser und der früheren Figur im Texte pag. 335.

## Tafel IV.

Fig. 1. (250). Querschnitt durch den älteren Theil eines Stämmchens. Bei *x* und *y* die seitlichen Ränder der herablaufenden Blattbasis.

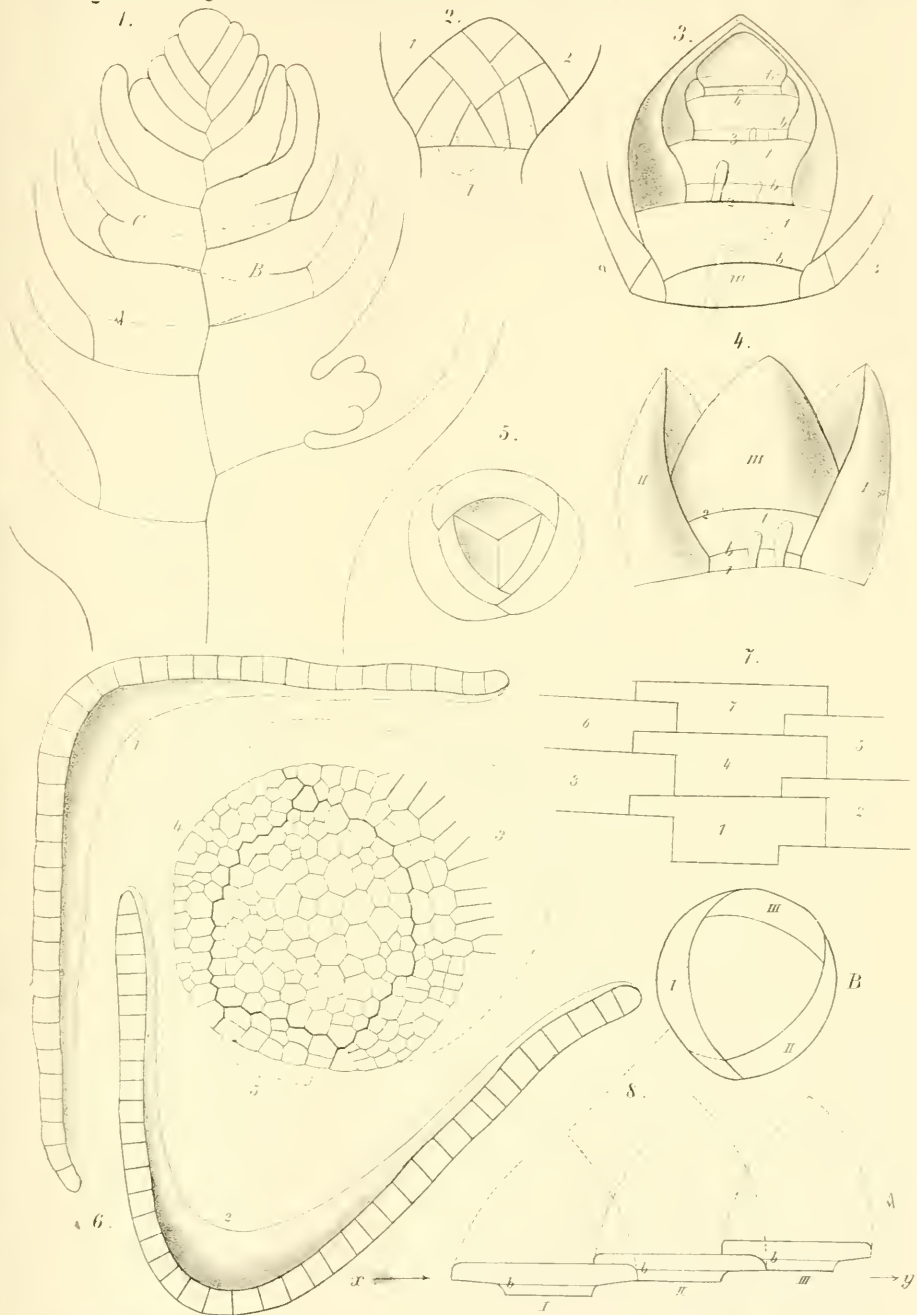
Fig. 2. (250). Nächste höherer, der Spitze näher gelegener Querschnitt. Der mit dem Stengelgewebe verwachsen bleibende Blatttheil ist nur zunächst der Blattmedianen getroffen.





II. Leitgeb. Beiträge zur Entwicklung der Pflanzenorgane.

Taf. II.



Art. Colmer, f. ch.

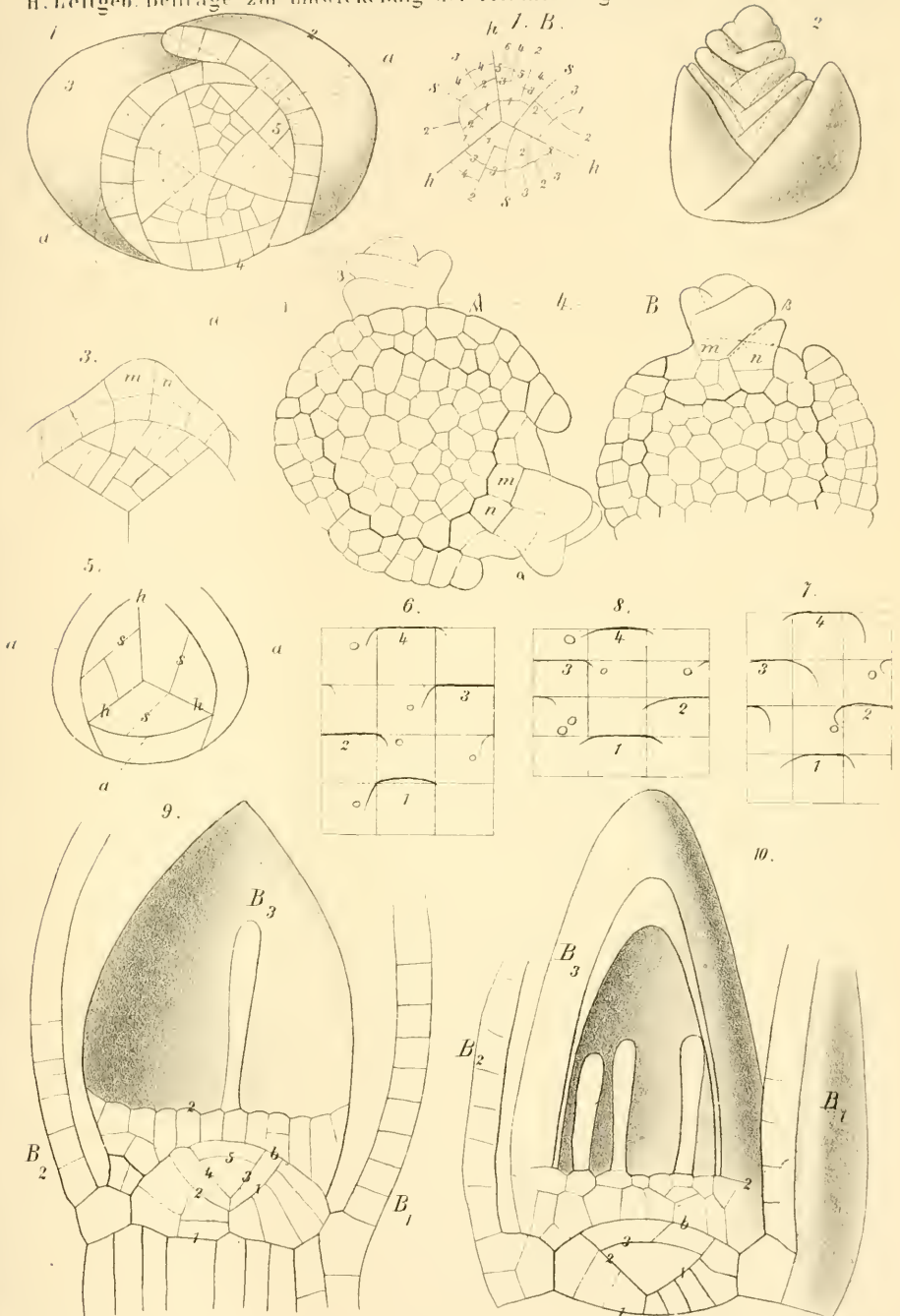
Aus d. k. k. Hof- u. Staatsdruckerei

Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. math. naturw. Cl. LVII. Bd. LAbth. 1868.



H. Leitgeb. Beiträge zur Entwicklung der Pflanzenorgane

Taf. III.



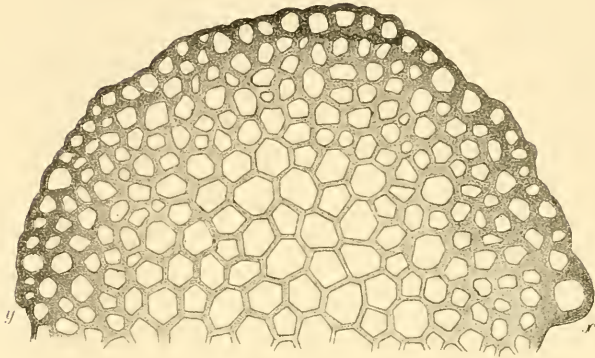
Ant. Polzer lith.

Aus d. k. k. Hof- u. Staat. Druckerei

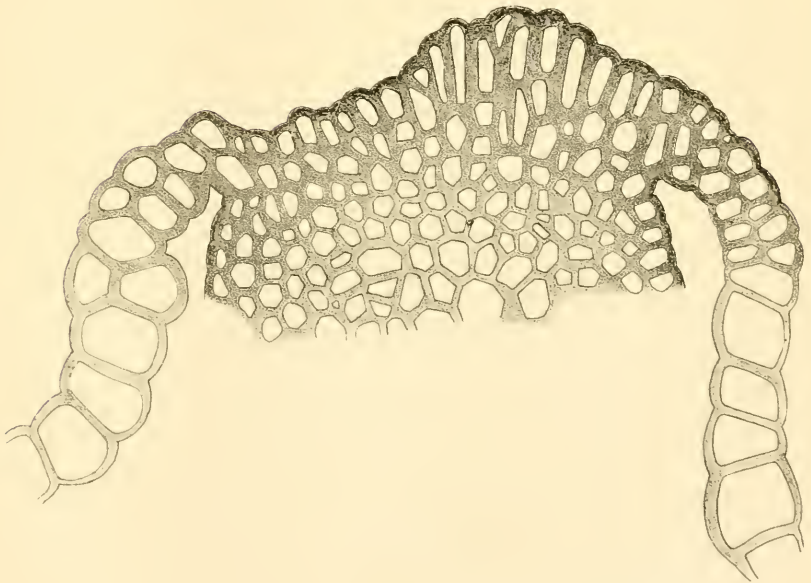




1.



2.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften  
mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1868

Band/Volume: [57](#)

Autor(en)/Author(s): Leitgeb Hubert

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der  
Pflanzenorgane. 308-342](#)