Der tiefschwarze Psaronius Haidingeri von Manebach in Thüringen.

Von

H. Grafen zu Solms-Laubach.

Mit 7 Textfiguren.

LIBRARY NEW YORK BOTANICAL GARDEN

Einleitung.

Die Psaronien gehören nach dem allgemeinen Urtheil zu den bestbekannten fossilen Pflanzenresten mit erhaltener Structur. Die genauere Kenntniß derselben dankt man in erster Linie Corda (1), dann vor allem Stenzel (1, 2), Göppert (1), die zu wiederholten Malen auf dieses Lieblingsthema zurückkamen und endlich Zeiller (1), der den Gefäßbündelverlauf im Stamm wesentlich klar stellte. Als ich im Jahr 1887 meine Palaeophytologie erscheinen ließ, schien mir an dieser Stelle alles so klar gelegt, daß ich glaubte, mich einfach an Stenzels Darlegungen halten zu dürfen, ohne eingehendere Untersuchungen am Material, zu denen mir die nöthigen Schliffe fehlten, anstellen zu müssen. Wie verkehrt diese Anschauung war, hat sich dann freilich mit der Zeit zur Genüge herausgestellt. Nach Zeillers klaren und eingehenden Studien über den Centralcylinder des Psaronienstammes wird über diesen Punkt fürderhin nicht mehr viel hinzugefügt werden, er kann also im Folgenden gänzlich unberücksichtigt bleiben. Anders aber steht es mit dem Parenchymmantel, der, enorme Mächtigkeit erreichend und die Basaltheile unzähliger herabsteigender Adventivwurzeln umschließend, in der Regel als Rindentheil des Stammes bezeichnet wird. Über sein Wesen und Zustandekommen bestehen bis zum heutigen Tag gewisse Zweifel, die Stenzel (2) auch mit seiner letzten Publication nicht hat aus der Welt schaffen können, die vielmehr in allerneuester Zeit wieder mit der größten Schärfe hervortreten.

NOV 29 1911

Zwei Ansichten stehen sich bezüglich der Entwicklung dieser parenchymatischen Gewebsmasse gegenüber. Die ältere, die Stenzel unentwegt verfochten hat und der im Allgemeinen auch die heutigen Autoren noch mehr oder weniger zugethan sind, erkennt darin einen Rindenkörper, der von den eingeschlossenen Wurzeln durchbohrt wird. Der Vergleich mit den Wurzeln von Marattia und Angiopteris, die solches Verhältniß thatsächlich aufweisen, lag nahe und wurde vielfach herangezogen. Ein Unterschied augenfälligster Art konnte freilich nicht übersehen werden. Denn die Marattiawurzeln sind mit scharf begrenzter Epidermis versehen, zerstören das nächstangrenzende Gewebe und geben sich so dem ersten Blick als von außen eingedrungene Fremdkörper zu erkennen. Bei den Psaronien dagegen ist eine scharfe Außengrenze der Wurzeln nicht wahrzunehmen; ihre sclerenchymatische Hülle steht mit den angrenzenden Zellen des Parenchyms, in welches sie eingebettet sind, in einer, man möchte sagen, organischen Verbindung. Das verstand Stenzel als eine innige Verwachsung der beiderlei Gewebe. Und er setzte sich über gewisse, nachher zu behandelnde Schwierigkeiten, die schon Cordas (1) Darstellung ahnen läßt und deren Discussion durchaus erforderlich gewesen wäre, ohne weiteres hinweg. Die Art, wie Stenzel sich die Entwicklung dieses seines von Wurzeln durchzogenen Rindenkörpers denkt, hat er in seiner letzten Arbeit über den Gegenstand (2) in aller Kürze in folgenden Sätzen zusammengefaßt: »Die eigenthümlichsten Veränderungen, die diese (die Wurzeln) dabei erleiden, werden uns aber nur verständlich durch die merkwürdigste Erscheinung im Leben der Psaronien, durch deren nachträgliches Rindenwachsthum. Nach allem, was wir darüber wissen, ist, wie wir weiter unten näher ausführen werden, die Rinde des ganzen Stammes anfänglich sehr dünn gewesen. Erst wo die Blätter abgestorben waren, fing sie, zugleich mit dem Herabsteigen von Nebenwurzeln in ihr, die wir deshalb innere oder Innenwurzeln nennen wollen, in die Dicke zu wachsen an. Die Strecke der Blattbündel von der Außenfläche des Holzkörpers bis zu der des ganzen Stammes hatte nicht mehr die Fähigkeit, diesem Wachsthum zu folgen; die äußerste Rindenschicht mit den Blattnarben riß von ihnen

und dem sie umgebenden Parenchymgewebe ab, sie selbst wurden von neu gebildetem Rindenparenchym überwachsen. Soweit gleicht dieser Vorgang dem Abreißen der Blattspurstränge vom Holzkörper beim Wachsthum des secundären Holzes der Nadelhölzer und von holzartigen Dicotyledonen nach dem Abfallen der Nadeln oder Blätter, so verschieden der Wachsthumsvorgang ist, der ihn hervorruft«.

Bis zum Jahre 1902 sind nun Stenzel's Anschauungen in allen Handbüchern widerspruchslos vorgetragen worden. Da aber traten Farmer und Hill (1) mit einer ganz entgegengesetzten Auffassung des Thatbestandes hervor, die sie freilich nur mehr gelegentlich geäußert und nicht derart eingehend begründet haben, wie dies wohl wünschenswerth und nothwendig gewesen wäre. Danach wäre nämlich die die Wurzeln einhüllende Parenchymmasse nicht von der Stammrinde abzuleiten, die dünn war und stets dünn blieb. Die Wurzeln würden vielmehr, sich an der Außenfläche des Stammes allmählich übereinanderschichtend, wie bei gewöhnlichen Baumfarrenstämmen herunter wachsen, sie würden durch Verschmelzen ihrer peripheren Gewebe miteinander, ihrerseits dem Parenchym, welches sie umschließt, secundario modo den Ursprung geben. Nachdem sie den in Frage kommenden Thatbestand kurz recapitulirt haben, sagen die Autoren S. 383 das Folgende: Is it possible that these cells of the supposed cortex belong to the periphery of the roots themselves and are really of the nature of hairy outgrowths, which have become woven into a pseudoparenchymatous tissue? Whilst retaining an open mind on this question we are inclined to see in the suggestion a solution of some difficulties, which, in the face of the evidence we have been able to collect, appear to us to render the commonly accepted interpretation somewhat inconclusive«. In fast allen den später erschienenen Arbeiten und Handbüchern wird diese neue Auffassung wennschon nicht acceptirt, so doch überall in Betracht gezogen und discutirt. Und die starken Zweifel, die ihr bei Rudolph (1), sowie bei Scott (1) und Seward (1) entgegentreten, werden nicht am wenigsten auf die kurze und überaus vorsichtige Darstellung, die ihre Autoren gegeben haben, zurückzuführen sein. Sowohl Scott und Seward als auch

Rudolph neigen doch schließlich Stenzel's Anschauung zu, wenngleich letzterer (1) S. 5 zugiebt, daß der Anschluß dieses Parenchyms an die Wurzeln vielfach den Eindruck einer Entstehung desselben nach dem von Farmer und Hill postulirten Modus hervorrufe. Schließlich meint Rudolph S. 6: »Nach all' diesem läßt sich das Gewebe weder vollkommen mit einem Periderm beziehungsweise Phelloderm noch mit Haarbildungen vergleichen. Es steht gewissermaßen in der Mitte zwischen beiden und ist ganz eigener Art. Das ist indessen nicht Fisch und nicht Fleisch, da das fragliche Parenchym eben doch entweder der einen oder der anderen Entstehung sein muß. Welche Unklarheit bei diesem Autor vorherrscht, zeigt auch der darauffolgende Satz, der wiederum bis zu einem gewissen Grade für die Farmer- und Hill'sche Ansicht plaidirt. Er lautet: »Der Haarfilz bei verschiedenen Cyatheaceen, z. B. Cibotium, ist ihm jedenfalls physiologisch verwandt und vielleicht auch entwicklungsgeschichtlich homolog«.

Wennschon nun Farmer und Hill ihre Anschauung zum erstenmale in bestimmter Weise formulirt haben, so ist dieselbe, wie gesagt, trotzdem in den ersten Andeutungen schon bei Corda (1) zu finden. Denn dieser sagt gelegentlich seiner Besprechung des Ps. helmintholithus S. 98 das Folgende: »Die äußere Rindenschicht der Wurzeln besteht aus einem lockeren aus sechsseitigen Zellen gebildeten Gewebe, welches sich bei den gegenseitig sich berührenden Wurzeln oft verwachsen findet, jedoch vom Stamm entfernter mehr nach außen zu fast stets isolirt und sehr häufig durch Fäulniß zerstört findet«. Hier ist die Unterscheidung von Außen- und Binnenwurzeln und die Entstehung der letzteren durch Gewebsverwachsung postulirt. Schöne Illustrationen dazu werden für die Binnenwurzeln gegeben auf Taf. XXXII (Ps. helmintholithus) und Taf. XXXVII (Ps. radiatus), für die Außenwurzeln auf Taf. XL (Ps. Zeidleri), Taf. XLI (Ps. Cottai, dieses eine besonders gute Figur), Taf. XLIII (Ps. elegans). Und für Ps. medullosus hat Corda beide Fälle nebeneinander auf derselben Tafel (XXXIX) dargestellt. Gegen diese Zeichnungen und ihre Deutung seitens Corda's polemisirt nun Stenzel (2) in seiner letzten Arbeit in ganz unberechtigter Weise. Seine Interpretation der Corda'schen Bilder kann in

keiner Weise aufrecht erhalten werden. Von Taf. XXXIX, Fig. 3, die ganz sicher Außenwurzeln des Ps. medullosus und sogar die leeren dreieckigen Zwickel darstellt, die da, wo sich drei derselben berühren, vorzukommen pflegen, sagt er das Folgende S. 103: »Weiter nach außen erscheinen diese Wurzeln gegen einander abgegrenzt durch so schmale Spalten, daß für Rindengewebe kein Platz da ist. Sie sind aber, wie ihre ganze Beschaffenheit, sowohl auf den in natürlicher Größe wiedergegebenen Abbildungen, wie an den vergrößerten Bildern zeigt, keine bereits frei gewordenen, sondern innere Wurzeln; ihre sehr ungleiche, dünnwandige Außenrinde ist nichts anderes, als die Rinde des Stammes; die sie trennenden schwarzen Striche wahrscheinlich Streifen bei der Versteinerung stark zusammengedrückter Zellen dieser Rinde«. Schon die leeren Zwickel zwischen den Wurzeln, die doch nur bei Außenwurzeln vorkommen können, lehren, daß diese Erklärungsweise vollkommen unmöglich ist. Nur Stenzel's Voreingenommenheit kann also eine solche Umdeutung der Figuren zur Last gelegt werden. Insofern freilich hat Corda zu ihr einen gewissen Anlaß gegeben, als er Taf. XXXIX, Fig. 2 diese Außenwurzeln an eine Stelle eingezeichnet hat, wo sie unmöglich vorkommen können. Die Figur stellt ein Stück des Stammcentrums von Ps. medullosus mit seiner sclerenchymatischen Grenzscheide und der anstoßenden Wurzelhülle dar. Hier nun, also an der innersten Grenze der letzteren, sind die fraglichen Außenwurzeln eingezeichnet. Daß es hier nicht so ausgesehen haben kann, ist ganz zweifellos. Wer indeß die geniale Flüchtigkeit kennt, mit der Corda zu arbeiten pflegte, die übrigens in diesem Werk noch viel weniger als in anderen hervortritt, der wird einfach annehmen, daß Corda, weil die Wurzelquerschnitte an der abgebildeten Stelle des Präparates nicht gut genug erhalten waren, anderswo beobachtete an ihrer Stelle eingezeichnet hat. Das konnte ihm in gutem Glauben um so leichter passiren, als er den Unterschied der Außen- und Binnenwurzeln doch nur ahnte, aber nicht klar und sicher erkannt hatte. Würde Stenzel Farmer's und Hill's Arbeit, die ihm offenbar entgangen ist, gekannt haben, so würde er ganz gewiß auch ihr mit Schärfe entgegengetreten sein.

Die Fossilien mit denen sich diese Arbeit in erster Linie beschäftigt, sind im Anfang des 19. Jahrhunderts in den Kohlenflötzen von Manebach gefunden und zuerst durch von Hoff (1) S. 349 und 350 erwähnt worden. Er sagt darüber das Folgende: »Die Steinkohle ist immer gegen 1 Fuß mächtig, sind die Flötze mächtiger, so finden sie sich mit Kieselschiefer durchzogen (verschwühlt) . . . Als eine besondere Seltenheit haben sich unter den kieseligen Schwühlen der Manebacher Steinkohlenflötze auch große Stücke von Holzstein gefunden und zwar von einer Art von Holz, die aus Röhrchen und nicht aus Jahrringen zusammengesetzt, zu den Monocotyledonen zu gehören scheint und unter dem Namen »Staarstein« den Mineralogen bekannt ist«. Diese großen Stücke scheint man in Handstücke zerschlagen zu haben, die dann durch von Hoff an verschiedene Seiten vertheilt worden sind. Eine größere Anzahl derselben hatte Blumenbach von ihm erhalten, sie wurden, freilich etikettlos, von mir in der Göttinger palaeontologischen Sammlung aufgefunden. Außerdem kenne ich solche aus dem Museum zu Breslau, Göppert's Nachlaß entstammend, dann zu Dresden und aus der Fossiliensammlung des botanischen Institutes zu Leipzig. Sie werden wohl noch sonstwo zerstreut sein, zumal wäre im Museum zu Jena und im Goethehaus in Weimar danach zu suchen. Es sind harte homogene Kieselmassen von absolut schwarzer Farbe, auf dem Querschnitt mit zahlreichen weißen Tupfen bezeichnet, die den den Bündelstrang bergenden Hohlräumen der einzelnen Wurzeln entsprechen. Auf dem Längsbruch sieht man sie als weiße Linien von einer Querbruchsfläche zur anderen hindurchziehen. Genauere Besichtigung der Stücke lehrt, daß in ihnen die Stammaxe nirgends erhalten ist, daß sie nur der Wurzelhülle entstammen, wie denn überhaupt von dem P. Haidingeri bislang nach Stenzel erst ein einziges Exemplar mit Stammcentrum aus dem Rothliegenden Böhmens bekannt geworden ist.

Wenn ich in dieser Arbeit speciell an diese Manebacher, dort späterhin nie wieder gefundenen, Exemplare anknüpfe, so geschieht das einmal, weil sie zu den besterhaltenen Psaronien gehören, die ich kenne und weil sie andererseits von Stenzel für seine Untersuchung nur sehr wenig benutzt worden sind.

Jeder Palaeontologe von heute weiß, daß tiefdunkle oder schwarze Fossilien durchweg die beste Chance für gute Structurerhaltung bieten, wenn Dünnschliffe von ihnen hergestellt werden. Für Stenzel jedoch, der nur die polirten Schnittflächen seiner Psaronien bei scharfer Beleuchtung mit der Loupe untersuchte, kamen solche Stücke natürlich nicht oder kaum in Betracht und es ist merkwürdig, daß er die Manebacher Reste auf seine Weise überhaupt hat bestimmen und am richtigen Platz in seinem System einreihen können. Noch in seiner letzten Arbeit (2) sagt er ausdrücklich, daß alle Abbildungen bei auffallendem Licht nach den Schnittflächen der Stücke gezeichnet seien, da ihm Dünnschliffe nicht zu Gebote gestanden hätten.

Gute Dienste haben mir bei der vorliegenden Untersuchung vor allem noch eine größere Anzahl von Psaronien geleistet, die ich durch die Güte Orville Derby's aus dem Museum zu Rio de Janeiro zur Untersuchung erhielt und die großentheils den Staaten Maranhão, Piauhy und Goyaz entstammten. Eine eingehendere Behandlung dieser schönen Suite soll anderen Ortes erfolgen.

Wir haben oben gesehen, wie man seit Stenzel zwischen Binnen- und Außenwurzeln unterscheidet. Erstere entsprechen Querschnitten des proximalen, die anderen solchen des distalen Abschnitts ihres Gesammtverlaufes. In jedem vollständigen Stück aus der Stammbasis müssen natürlich beide vorhanden sein, an solchen aus dem oberen Stammtheil können die Außenwurzeln fehlen. Und wenn man nur so sehr selten beide in demselben Schliff zu sehen bekommt, so liegt das gewöhnlich daran, daß es unthunlich ist, die kostbaren Exemplare derart entzwei zu schlagen, daß die Grenzlinie zwischen ihnen für die Schliffe erreichbar wird. Die Bruchstücke des Manebacher Psaronius nun bieten theils die eine, theils die andere Wurzelbeschaffenheit; es ist aber darunter ein solches, welches besagte Grenzlinie enthält, von dem also Schliffe mit Querschnitten beiderlei Art erzielt werden konnten.

Betrachten wir zunächst die Außenwurzeln, Fig. 4 bei a, so sehen wir da zu äußerst parenchymatische Rinde, die mancherorts von unzweifelhafter Epidermis bedeckt ist und die nach Innen ohne scharfe Grenze in eine Ringzone sehr dickwandiger

Sclerenchymfasern übergeht. Dann folgt ein Binnenparenchym, welches seinerseits in zwei scharf geschiedene Abschnitte zerfällt und endlich das radiale Gefäßbündel mit tetrarchem bis hexarchem Trachealstrang und mit normal gelagerten Baststrängen.

Unter den kleinen niedrigen Epidermzellen findet sich also eine mehr oder minder mächtige Masse polygonaler Parenchymelemente mit derben braunen Wandungen. Es ist höchst auffallend, wie sehr deren Dicke selbst in einer und derselben Wurzel schwanken kann. Besonders da, wo die Oberflächen zweier Wurzeln einander anliegen, ist oftmals die Außenrinde der einen sehr schmal, während die der andern beträchtliche Dicke aufweist. Dazu kommt, daß bei zunehmender Mächtigkeit, in dieser Rinde vielfach secundäre Theilungen Platz greifen, denen dann radiale Zellreihen entstammen, die durchaus den Eindruck eines Periderms erwecken und die, wo sie bei gegenseitiger Berührung aneinander gepreßt werden, einem regellosen Grenzstreifen und zerknitterten Membranresten Entstehung geben.

Die Sclerenchymscheide, die sich ohne bestimmte Abgrenzung der Außenrinde anschließt, besteht aus ziemlich kleinen polygonalen Zellquerschnitten, die gegen Außen und Innen an Durchmesser zu-, an Wanddicke abnehmen. In normaler mittlerer Ausbildung weisen sie sehr stark verdickte, intensiv schwarzbraun gefärbte Membranen auf. Hier und da kommt partielle oder vollständige Loslösung des secundären Schichtencomplexes von der Primärlamelle vor, es scheinen dann rundliche dickwandige Zellchen von den Maschen eines polygonalen Membranfachwerks umschlossen zu werden. Der Längsschnitt zeigt, wie Pelourde (1) für andere Psaronien schon nachwies, daß sie spitz endende Faserzellen darstellen. Die ganze Sclerenchymschicht, stets aus mehreren Zelllagen aufgebaut, schwankt übrigens an verschiedenen Stellen sehr in ihrer Dicke und kann local gelegentlich überhaupt schwinden, sodaß solchenorts Außen- und Binnenparenchym unmittelbar aneinander stoßen. Das ist, wie sich zeigt, ganz besonders in der Nachbarschaft der Austrittsstellen von Seitenwurzeln nachweisbar.

Für die Betrachtung der Binnengewebe der Wurzel geht man zweckmäßig von dem centralen Gefäßbündel aus. Dieses

ist, was den Bau des meist sechs-, seltener vier-, sieben- oder achtstrahligen Holzstranges anbelangt, bei dem Manebacher Psaronius sehr gut erhalten, mitunter sind auch die Bastgruppen und das sie umgebende, die Holzbuchten ausfüllende Parenchym wohl conservirt. Noch viel vollständiger und geradezu tadellos ist jedoch der Erhaltungszustand aller dieser inneren Gewebe bei einem, gleichfalls tintenschwarz gefärbten Exemplar des Museums zu Rio de Janeiro, von dem ich einen Abschnitt zur Untersuchung erhielt (coll. Solms, No. 592).

Es ist das der von mir seinerzeit (Solms (1) S. 23) besprochene und nach einer Skizze Schwackes abgebildete Stamm, der zwar sicher aus Brasilien kommt, dessen näherer Fundort indeß unbekannt ist. Mit Ps. brasiliensis, zu dem ihn, wie ich damals angegeben, Orville Derby zu ziehen geneigt war, hat er gar nichts zu thun und sind deßwegen die auf dieser Annahme basirenden Folgerungen jenes Aufsatzes durchaus hinfällig geworden. Auch bei ihm sind die Holzsterne der Binnenwurzeln 6—7 strahlig, in der Mitte oft zusammenhängend, oft aber auch an dieser Stelle durch dünnwandige polygonale Parenchymelemente unterbrochen. In den Tracheidenmembranen erkennt man, genau wie an recenten Farnwurzelpräparaten, die Durchschnitte der Treppentüpfel. Und in den Buchten ist das gesammte, den Baststrang umhüllende Parenchym vollkommen erhalten, kleine polygonale Zellquerschnitte und ziemlich zahlreiche eiförmige Inhaltserfüllte Elemente bietend, wie man solche gewöhnlich als Gummibehälter bezeichnet findet. Auch die Baststränge, aus je einer Gruppe weitlumiger Siebröhren gebildet, treten aufs schönste hervor, ohne indeß Siebplatten erkennen zu lassen. Für alle diese Details mag auf Fig. 5 verwiesen werden, die einen Querschnitt des Psaronius coll. Solms 592 darstellt. Eine der darin enthaltenen Wurzeln ist mit ihren inneren Geweben ausgezeichnet worden.

Dem bisher gesagten ist noch hinzuzufügen, daß das ganze Bündel von einer geschlossenen mehrschichtigen Hülle breittafelförmiger parenchymatischer Zellen umgeben wird, die aus 4 oder 5 aneinanderschließenden Lagen besteht. Obschon es nun unzweifelhaft ist, daß eine dieser Lagen der Endodermis entspricht, so habe ich doch nicht mit Sicherheit feststellen

können, welche das ist. Die Charactere der Endodermis, die ich bei so gutem Erhaltungszustand sicher erwartete auffinden zu können, waren eben doch nicht nachweisbar. Zum Vergleich untersuchte Wurzeln lebender Angiopteris evecta haben mir übrigens ergeben, daß sie auch bei diesen, wenn genau transversale dünne Schnitte ohne vorgängige Färbung untersucht werden, durchaus nicht ganz leicht zu erkennen ist. Das hängt mit der außerordentlichen Ausdehnung des veränderten Membranstreifens zusammen, der die ganze Breite der Radialwand einnimmt und deshalb nicht als Casparyscher Punkt hervortreten kann. Man vergleiche hierzu das bei Rumpf (1) über die Endodermis der Marattiaceen gesagte. — Bei dem Manebacher Psaronius ist diese Gewebszone überall zerstört, das Gefäßbündel in Folge dessen in einem weiten Hohlraum gelegen, der nach außen hin von dem gleich zu besprechenden Lückenparenchym begrenzt wird.

Dieses Lückenparenchym nun stellt die Verbindung zwischen den bisher besprochenen Geweben der Wurzel her, es setzt gegen innen an die zarte parenchymatische, das Bündel umgebende Scheide, auswärts an die Innenseite der Sclerenchymscheide an. Bei dem brasilianischen Psaronius coll. Solms No. 592 ist es vollständig erhalten, seine Netzmaschen sind indessen eng und nur in tadellosen Wurzeln ganz deutlich; es enthält zahlreiche Gummischläuche, die die Knoten des Netzes einnehmen und an Größe die früher erwähnten, im Umkreis der Endodermis gelegenen, weit übertreffen. In der Fig. 5, auf die hier abermals zu verweisen ist, sind diese Schläuche, um das Bild nicht zu compliciren, nicht hervorgehoben worden. Ähnlich verhält es sich, soweit das Lückengewebe erhalten ist, auch beim Manebacher Psaronius, doch sind hier die Lücken des Netzwerks viel weiter und deutlicher; seine Zellen bieten auf den Berührungsflächen große flache Tüpfelfelder, die ihrerseits mit zahlreichen einzelnen oder gruppenweise vereinigten Poren besetzt sind. Die Gummischläuche, gleichfalls in den Knoten des Netzwerks gelegen, sind viel kleiner und minder zahlreich.

Für die Unterscheidung der Arten in unserer Gattung ist von Corda und Stenzel in erster Linie die lacunöse oder dichte Beschaffenheit des Wurzelbinnengewebes verwandt worden. Aber

Zeiller (1) S. 199 ist geneigt, diesem Character geringere Bedeutung beizulegen. Er meint von Ps. Demolei und Ps. Espargeollensis: »ils ont sans doute des raçines lacuneuses, mais si les lacunes sont bien visibles sur les plus grosses de leurs raçines, elles sont souvent indiscernables sur les petites, si bien que le Ps. Demolei a pu étre classé par M. Renault parmi les Helmintholithi« und weiterhin: »des espèces étroitement alliées les unes aux autres peuvent différer entr'elles à cet égard; . . . peut être même ce caractère n'est il pas constant dans une même espèce«. Ich möchte mich, gestützt auf die große Serie der mir vorliegenden Psaronien, diesen Zweifeln an dem Werth besagten Characters vollständig anschließen. Bei der Untersuchung derselben war ich oftmals vollkommen überzeugt, es mit dichtem Wurzelbinnengewebe zu thun zu haben, bis mich der Fund einer oder der anderen besonders gut erhaltenen Wurzel dennoch belehrte, daß das Gegentheil statt hatte. Nur bei einem der brasilischen Exemplare (coll. Solms, No. 582) konnte ich überhaupt nirgends Lückengewebe finden, 5 andere ließen solches in günstigen Fällen nachweisen, und unter diesen befand sich eines (coll. Solms, No. 583), welches ich wegen seiner sonstigen Übereinstimmung mit No. 582 für identisch mit diesem erachten muß. Und da Pelourde (1) die Gewebslücken im Binnenparenchym der Wurzeln des Ps. brasiliensis aufgefunden hat, einer Art, der selbst Zeiller durchaus dichtes Gewebe zuschrieb, so neige ich am ersten zu der Annahme, daß alle Psaronienwurzeln mit Lückenparenchym ausgerüstet gewesen sein mögen, wennschon ihr Erhaltungszustand einen sicheren Nachweis desselben heute nicht mehr überall erlaubt. Und es ist jedenfalls klar, daß, wenn Dünnschliffe so vielen Zweifeln Raum lassen, auf die nur an den polirten Schnittflächen gewonnenen Befunde Stenzel's für diese Frage nur wenig Gewicht gelegt werden kann.

Im Jahre 1899 beschrieb Butterworth (1) einen Psaronius Cromptonensis aus der Kohlenformation von Lancashire. Er behauptete, in einzelnen Wurzeln desselben secundäres Dickenwachsthum nachgewiesen zu haben und sagt S. 2 seiner Arbeit: »I shall be able to show you that in several instances a second vascular tissue starts off from the above named starshaped centre

in one case entirely inclosing it in a cylinder of compact secondary vascular tissue of a finer character, while in other instances the secondary growth is only just starting from the primary vascular centre.« Wegen der Unzulänglichkeit der beigegebenen photographischen Abbildungen wurden diese Angaben als unverständlich wenig beachtet, bis sie neuerdings Scott (1) wieder hervorhob und hinzufügte, daß auch er die gleiche Anomalie in einem aus Deutschland stammenden Psaronienschliff gesehen habe. Inzwischen war mir ein Schliffpräparat in die Hände gekommen, welches mich bei der ersten Besichtigung an diesen Butterworth'schen Secundärzuwachs erinnerte. Es war ein Schliff durch die Wurzelhülle des großen Psaronius Weberi des Chemnitzer Musei, der Außenwurzeln und mit diesen verflochten eine diarche Fremdwurzel mit mächtigem Secundärholz enthielt. Über den Ps. Weberi vergleiche man Sterzel (1). Der Schliff wurde mir von Sterzel zugesandt mit der Bitte, mich über besagte Fremdwurzel zu äußern. In ihm aber fanden sich 2 Wurzeln vor, die die Butterworth'sche Anomalie darboten. Und der von Scott gesehene Schliff, im Besitz von University College bot. Department in London, den mir Oliver freundlichst leihweise überließ, stimmte, wennschon minder gut erhalten, durchaus mit dem, was ich an dem Ps. Weberi gesehen, überein. Es war ein Wurzelschliff, ausschließlich Binnenwurzeln bietend, als Ps. Putoni bezeichnet, und von Crantz in Bonn erworben. Seine Erhaltung war im Allgemeinen gut. Die gleichen oder ähnliche Dinge ergaben sich weiterhin beim Studium der brasilischen Suite in den Nummern coll. Solms 581, 582, 588 und auch bei dem Manebacher Ps. Haidingeri.

In dem aus Chemnitz erhaltenen Präparat ist in den beiden in Frage kommenden Wurzeln je nur einer der Strahlen des Trachealsterns afficirt. Er wird, sonst normaler Beschaffenheit, durch eine mehrschichtige Hülle von Tracheiden verstärkt, wie Fig. 1 das anzeigt. Aber diese Tracheiden sind senkrecht zur Wurzelachse gestreckt und divergiren rings um die querdurchschnittenen des Sterns gegen Außen. Sie sind gestreckt cylindrisch, ganz dünnwandig, offenbar noch jugendlichen Alters Sie weisen zarte schmale Verdickungsleisten auf, die quer verbreiterte Maschenfelder, in mehrreihiger Anordnung, umschließen.

Und nach den Durchschnittsbildern, die ihre Membranen bieten, muß ich annehmen, daß diese Maschen revera Hoftüpfel darstellen, die nur, schlecht erhalten, in der Flächenansicht nicht als solche zu erkennen sind. Die Form dieser Tracheiden und die Richtung ihrer Längsstreckung, die durchaus nicht zu einem Secundärzuwachs zu stimmen scheinen; ihr Vorkommen nur in einzelnen von den zahlreichen Wurzeln des Schliffpräparates erregte mir nun sofort den Verdacht, man möge es hier mit dem Gewebe zu thun haben, welches den Ansatz des Holzstranges der Seitenwurzel an den ihrer Mutterwurzel vermittelt und welches van Tieghem (1) als »pédicule« bezeichnet hatte. In dieser Voraussetzung durchmusterte ich dann weiterhin meine Schliffe und fand nichts, was gegen dieselbe gesprochen hätte. Zunächst ergab der brasilische Psaronius coll. Solms, No. 581 einen wesentlich ähnlichen Fall, nur daß hier die supernumerären Tracheiden eine blos einschichtige Hülle um den Sternstrahl bildeten. Und bei dem Manebacher Fossil wurde eine Stelle gefunden, die die hier versuchte Deutung über jeden Zweifel erhob. Sie ist in Fig. 2 wiedergegeben. Hier sind 3 neben einander gelagerte Strahlen afficirt, die zwischen ihnen befindlichen Basttheile zerdrückt und undeutlich. Die supernumerären Trachealelemente sind vor dem mittleren in größerer Zahl, vor den beiden seitlichen nur sehr spärlich zu erkennen, sie sind denen des Chemnitzer Schliffes wesentlich ähnlich; ihre Tüpfelung, die etwas unregelmäßig ausfällt, ist viel besser als dort erhalten. Von dem Mittelstrahl entspringt nun, in zur Mutterwurzel senkrechter Richtung verlaufend, ein schmales Gefäßbündel unzweifelhafter Natur, welches auf eine längere

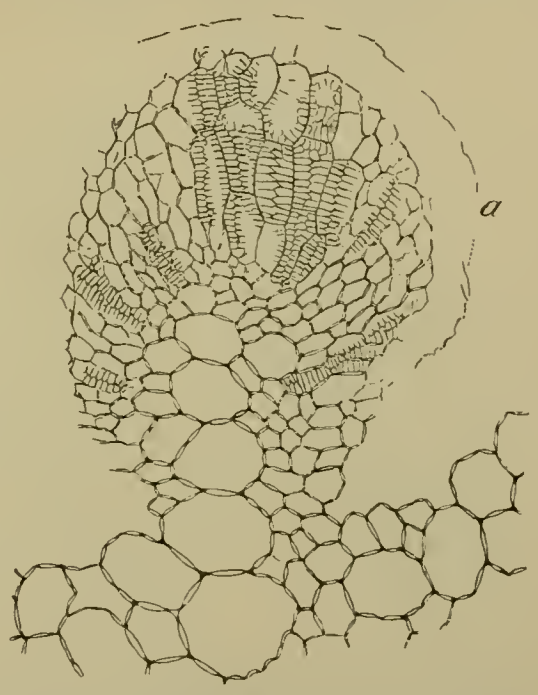

Fig. 1. Psaronius Weberi mus. Chemnitz. Pédicule d'insertion einer Seitenwurzel. Seitliche Schnittführung.

Strecke erhalten vorliegt. An seinem proximalen Ende freilich ist es so seitlich getroffen, daß nur seine schlecht erhaltenen peripheren zartwandigen Elemente sichtbar sind, weiterhin dagegen treten in seiner Mitte langstreckige Tracheiden in größerer Zahl und normaler paralleler Lagerung hervor, deren Treppentüpfelung noch viel klarer als bei den Ansatztracheiden zur Geltung kommt. Wir werden sehen, daß es sich hier nicht um einen Medianschnitt der Seitenwurzel handeln kann, sowenig wie auch bei dem Chemnitzer Präparat. Einen solchen habe ich überhaupt nicht gefunden. Der Zusammenhang dieses

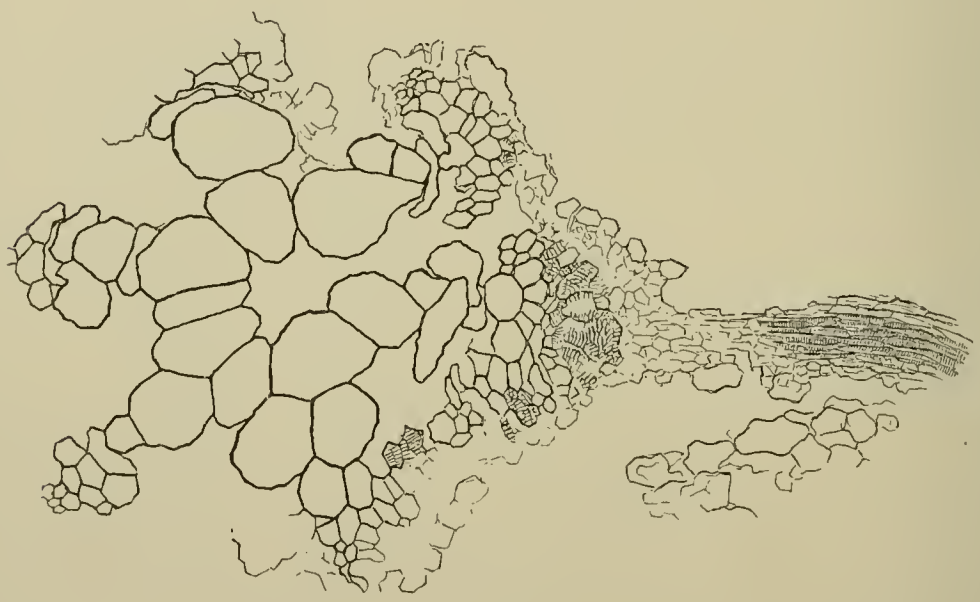

Fig. 2. Psaronius Haidingeri, Manebach coll. Solms. Basis einer Seitenwurzel mit Ansatz an 3 Strahlen des Gefäßsterns der Mutterwurzel. Seitliche Schnittführung.

Bündels der Seitenwurzel mit dem umgebenden Gewebe der Mutterwurzel ist nicht gut erhalten. Eine Lücke scheidet es von dem lacunösen Binnenparenchym derselben. Weiter nach Außen ist die Sclerenchymscheide der Mutterwurzel für seinen Austritt unterbrochen, sodaß hier deren Binnengewebe direct mit der parenchymatischen Außenrinde communicirt. Weiterhin endlich bricht unser Gefäßbündel ab, wahrscheinlich deßwegen, weil die betreffende Seitenwurzel abgestorben und nicht zu vollständiger Entwicklung gelangt war.

Nach van Tieghem (1) p. 384 seq. zeichnen sich nun gerade die Marattiaceen durch ein derartiges Verhalten aus, sie haben

einen mächtig entwickelten »pédicule d'insertion«, der sich bedeutend verlängert und von dem Basaltheile der Epistele umgeben wird. Und wenn die Seitenwurzel sich vor einem Gefäßstrahl der Mutterwurzel entwickelt, dann setzen die im pédicule auftretenden Tracheiden nicht nur an diesen, sondern auch an die beiden benachbarten Strahlen an, während nur 2 Gefäßstrahlen in Mitleidenschaft gezogen werden sollen, wenn die Anlage vor einem Basttheil den Ursprung nimmt. Da aber van Tieghem in seinen Bildern nur die allerjüngsten Zustände berücksichtigt, die man für den Vergleich mit unseren Befunden an den Psaronien nicht gebrauchen kann, so suchte ich mir durch eigene Untersuchung ein Bild von den in den Marattiaceenwurzeln obwaltenden Verhältnissen zu machen. Ich konnte freilich nur den Stumpf einer Seitenwurzel von Angiopteris evecta studiren, deren Spitze abgestorben war, allein es ergab sich schönste Übereinstimmung mit van Tieghem's Befunden sowohl, als mit denen an den Psaronien. Nur zeigte sich, daß der Gefäßansatz im pédicule noch ausgedehnter war, als man zunächst glauben konnte, indem er nicht an 3, sondern sogar an 5 nebeneinander liegenden Holzstrahlen der Mutterwurzel Platz griff. Die Epistele war deutlich begrenzt und bis hinunter ins Rindenparenchym scharf abgesetzt. Es kam Alles wesentlich auf ein ähnliches Bild heraus, wie das, welches

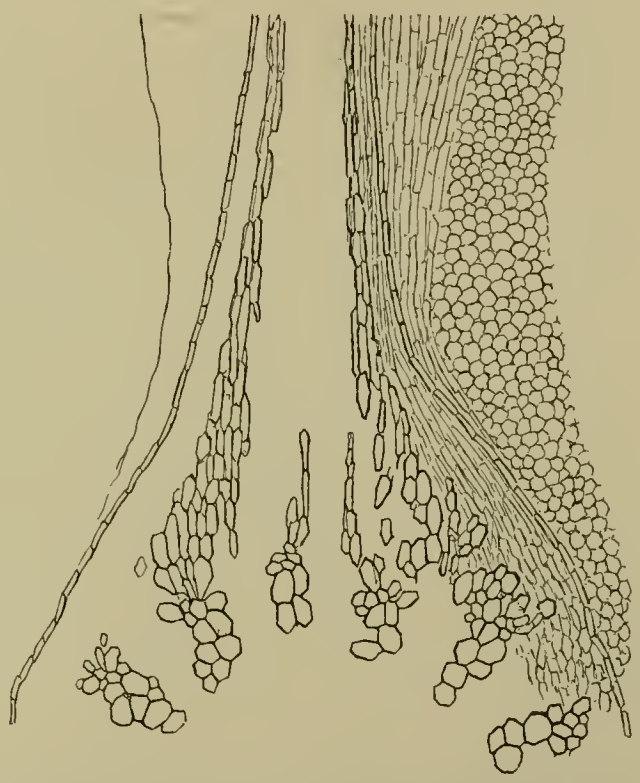

Fig. 3. Angiopteris evecta. Medianschnitt durch den Ansatz einer Seitenwurzel an die Mutterwurzel. Zu beiden Seiten ist das breite Band der Schutzscheide schematisch angegeben, rechts auch die scharfe Grenze des Epistels gegen die Rinde der Mutterwurzel.

Rywosch (1) S. 255 für Monstera deliciosa zeichnet, nur daß hier nicht 5, sondern sogar 13 Mutterholzstrahlen als Ansatzpunkte dienen müssen. Freilich ist in dem Fall von Monstera Wurzelanlage, Epistel und pédicule alles pericyclischer Entstehung, währenddem bei den Pteridinen die Wurzel selbst der Weiterentwicklung der Endodermis ihren Ursprung verdankt.

Alles dieß dürfte, den echten Farnen gegenüber, deren Seitenwurzeln nur an einem Gefäßstrahl des 2- oder 3strahligen Centralstranges ansetzen, einen neuen Grund dafür abgeben, die Psaronien an die Marattiaceen anzugliedern. Sie werden ja vielleicht eine eigene ihnen parallel verlaufende Gruppe bilden.

Ich habe schon oben hervorgehoben, daß die im bisherigen beschriebenen Befunde an Psaronius nur seitlicher Schnittführung entsprechen können, was uns durch den Vergleich mit Angiopteris ad oculos demonstrirt wird. Und wenn, wie wahrscheinlich, das besprochene Präparat von Psaronius Haidingeri einer abgestorbenen Wurzel angehört haben sollte, so läßt sich auch für den Fall von Ps. Weberi etwas ähnliches vermuthen. Denn hier zeigt sich um den pédicule d'insertion herum, in einigem Abstand von demselben, eine gebogene Grenzlinie, Fig. 1 bei a angedeutet, die ich nur für die Außengrenze der jungen Anlage halten kann. Deren Absterben wird erfolgt sein, bevor die Gewebsausbildung über den pédicule hinaus vorgeschritten war. Wenn nun Butterworth an einem der von ihm dargestellten Wurzelquerschliffe sein »secundäres Gewebe« ringsum an allen Holzstrahlen entwickelt fand, so liegt mir das gleiche Verhalten bei dem brasilischen Psaronius coll. Solms No. 588 vor. Zur Erklärung solchen Befundes lassen sich nun mehrere Vermuthungen heranziehen. Einmal kann man annehmen, daß der Schnitt in solchem Fall zufällig mehrere in gleicher Höhe entsprungene Seitenwurzeln betroffen habe, oder daß ausnahmsweise nicht bloß 3 oder 5, sondern alle Gefäßstrahlen der Mutterwurzel für die Bildung einer Seitenwurzel in Mitleidenschaft gezogen worden seien. Möglicherweise könnte man es auch mit Anomalien zu thun haben, die mit dem hypothetischen frühen Absterben der Wurzel-

anlage in Beziehung stehen. Und für letztere Annahme mögen vielleicht gewisse eigenthümliche Vorkommnisse sprechen, die solchenorts gelegentlich beobachtet werden, von deren ausführlicher Darstellung ich indessen, weil sie uns zunächst nicht weiter bringen, absehe. Vielleicht daß größere Häufung des Schliffmaterials noch mancherlei ergeben würde.

Es liegen vielerlei Anzeichen dafür vor, daß das parenchymatische Gewebe der Außenwurzeln, sowohl das außerhalb als

Fig. 4. Psaronius Haidingeri, Manebach coll. Solms. Stück aus der Grenzzone, wo die Außenwurzeln an die Binnenwurzeln anstoßen. Bei a die normale Rinde einer Außenwurzel. Rechts eine Außenwurzel mit Lappenbildung der Rinde und auffallender Zellvermehrung in derselben.

das innerhalb der Sclerenchymzone gelegene, oftmals der Sitz einer ausgiebigen Zellvermehrung gewesen ist. Im palaeontologischen Museum zu Straßburg liegt ein Psaronius vom Val d'Ajol in den Vogesen, der nur ein Paquet von Außenwurzeln darstellt, die schön lacunöses Binnengewebe zeigen, deren Gefäßbündel aber schlecht erhalten sind. Die unregelmäßig gebuchteten Umrisse einzelner Wurzeln veranlassten mich einen Schliff davon anfertigen zu lassen (coll. Solms No. 345). Der ergab dann merkwürdige breite gerundete aus Rindenparenchym gebildete Vorsprungswülste wie sie Fig. 4 darstellt.

In diesen Vorsprüngen sind die Zellen in radialer Richtung verlängert, sie bilden ziemlich regelmäßige Reihen, im allgemeinen radialen Verlaufs, in denen 30-40 Elemente gezählt werden konnten. Und daß diese Zellreihen nicht etwa einem Phellogen entstammen, daß sie sich vielmehr aus Tangentialtheilungen aller Zellen der Rinde herleiten, das lehrt der Umstand, daß man sie vielerorten noch zu kleinen Gruppen vereinigt sieht, wie sie sich aus wiederholter Theilung einer Zelle ergaben. Bei der Compactheit des gesamten Gewebes und der scharfen Begrenzung seiner Oberfläche, wird man Persistenz der Epidermis annehmen dürfen, wenn schon eine scharfe Differenz zwischen der Außenlage und dem übrigen nicht sicher nachweisbar war. Damit haben wir also eine, unter Umständen eintretende, mächtige Wucherung der primären Wurzelrinde constatiert.

Auf der anderen Seite ergaben Präparate des Ps. Haidingeri, die die Grenzlinie zwischen Außen- und Binnenwurzeln betreffen, in der Region der ersteren vielfach eine ganz analoge secundäre Zellvermehrung, die in der Peripherie des innerhalb des Sclerenchymrings gelegenen Lacunargewebes ihren Sitz hat. Auch in diesem Fall waren lückenlos nebeneinander liegende, jenen ersterwähnten vollkommen ähnliche, Zellreihen entstanden. Es fiel auf, daß vor ihnen die Sclerenchymschicht jedesmal viel dünner war als im sonstigen Umkreis der Wurzel, daß sie eventuell auch ganz fehlen konnte und daß in der Nähe solcher lokaler Dickenzuwachsstellen öfters die Ansatzpunkte von Seitenwurzeln sich fanden. Es ist deswegen möglich, daß diese Verhältnisse mit dem Austritt solcher Wurzeln in directer Beziehung stehen. Das ist indeß mit dem vorliegenden Material nicht sicher erweisbar und muß deßwegen dahingestellt bleiben.

Wenden wir uns nun zu den Innenwurzeln, so stimmen diese im Bau des Gefäßbündels und der Innenrinde mit den vorher besprochenen vollkommen überein. Aber die Sclerenchymhülle ist auffällig viel dicker und mächtiger als bei jenen. Sie weist zudem in sehr vielen Fällen kleine scharf begrenzte Unterbrechungsstellen auf, die sie in eine wechselnde Anzahl von Stücken zerlegen. Von diesen wird bei Stenzel (2),

Zeiller (1) und Rudolph (1) eingehend gehandelt und wir werden deshalb weiterhin auf sie zurückzukommen haben. Betrachten wir die Verhältnisse, die jetzt in Frage kommen, an dem Beispiel des brasilischen Psaronius coll. Solms No. 592, dem die beistehende Figur 5 entnommen ist. Sie giebt ein Querschnittsbild der sogenannten Wurzelrinde mit den eingeschlossenen Wurzelquerschnitten. Die Erklärung ihrer Details ist aus dem folgenden zu entnehmen.

Bei den Außenwurzeln hatten wir außerhalb der Sclerenchymzone die Außenrinde. Diese fehlt indessen bei den Innenwurzeln gänzlich; sie liegen direkt eingebettet in das parenchymatische Gewebe, welches Stenzel für die Stammrinde erklärt, welches aber im folgenden nach Rudolph's Vorgang als das Füllgewebe bezeichnet sein mag.

Dieses Gewebe besteht nun ausschließlich aus strang- oder büschelartig verbundenen Reihen von langgestreckten gleichartigen Elementen durchaus gleicher Membrandicke, die in genere radial von Innen nach außen laufend, doch mancherlei lokale Abweichungen von diesem Verlauf und mannigfache kleinere Unregelmäßigkeiten zeigen. Sie streichen zwischen den eingeschlossenen Wurzeln derart hindurch, daß sie sich seitlich in der Regel unmittelbar und fest an deren Sclerenchymmantel anlehnen. Doch treten an diesen Wurzelflanken nicht selten auch spaltenförmige Zwischenräume hervor, die, von größerer oder geringerer Länge, ihrerseits stets durch Gewebslagen resp. Zellen ausgefüllt erscheinen, die von der seitlich benachbarten Wurzel hergeleitet werden müssen. Die Fig. 5 wird das ohne Weiteres und besser als jede Beschreibung erläutern. Verfolgt man dann diese Zellstränge in ihrem Verlauf, so sieht man sie an den tangentialen Schmalseiten der Wurzelquerschnitte an deren Sclerenchym derart ansetzen, daß der Eindruck einer organischen Verbindung entsteht. In radialer Richtung ziehen diese Büschel von Wurzel zu Wurzel, manchmal bald wieder ansetzend und demgemäß kurz bleibend, manchmal in Form langer Gewebszüge sich zwischen den Wurzeln durchschlängelnd, bevor sie wieder ganz oder theilweise zum Ansatz an eine solche gelangen. In der bisherigen Literatur ist die beste, aber freilich auch noch unvollkommene

Beschreibung des Thatbestandes von Rudolph (1) S. 168 gegeben worden. Auch seine Abbildung ist nicht übel, erweckt aber doch zu sehr den Eindruck eines ordnungsmäßigen lückenlos geschlossenen Gewebes, und trägt gewissen wichtigen nachher zu besprechenden Erscheinungen keine Rechnung. Im übrigen ist es in diesem Fall ganz besonders schwierig, eine adaequate Darstellung der Verhältnisse im Bild zu geben, wenn man nicht in der Lage ist, Zeichnungen von außergewöhnlicher Ausdehnung zu liefern. Man vergleiche Rudolph's Bild, Taf. I, Fig. 3 mit der hier angefügten Fig. 5.

Es wird nun weiterhin zweckmäßig sein, zunächst die Stenzel'sche Anschauung der erforderlichen Kritik zu unterziehen und zu sehen, was sich etwa für oder gegen dieselbe anführen läßt. Zunächst mag ihm unmittelbar zugegeben werden, daß seine Erklärung des Fehlens von Blattspursträngen im Inneren der Wurzelrinde vollkommen ausreicht und daß, wenn das Wachsthum der supponirten Rinde erst nach der Ablösung der Blätter den Anfang nahm, dieser Fragepunkt vollkommen ausscheidet. Das hat schon Rudolph (1) S. 169 gegen Farmer und Hill, die hieran Anstoß nahmen, zur Genüge hervorgehoben. Auf S. 102 sagt Stenzel (2); »Sie (die Rinde) besteht durchweg aus dem wesentlich gleichen dünnwandigen Parenchym, nirgends sehen wir in ihr einen besonderen Bildungsherd; wir können nur annehmen, daß ihre Zellen, wenn überhaupt, erst spät in einen Dauerzustand übergegangen sind, zuerst in der Umgebung des Holzkörpers, dann mit den in ihr herabsteigenden Nebenwurzeln nach außen fortschreitend, aber auch hier, wie wir zeigen werden, noch weit nach Innen hinein fähig zu wachsen und sich zu theilen, eine Eigenheit, die in diesem Umfang wenigstens von keiner anderen fossilen oder lebenden Pflanze bekannt ist«. Letzteres ist ja gewiß richtig; ich halte aber den in diesen Sätzen postulirten Entwicklungsmodus dem Thatbestand gegenüber für durchaus unmöglich. Denn die zahlreichen in dem Füllgewebe fixierten Wurzeln würden doch einen derartigen Widerstand entgegensetzen, daß es, wäre ein solches langdauerndes Rindenwachstum vorhanden, mit Nothwendigkeit zu ausgedehnter Zusammendrückung von Zellen und Ge-

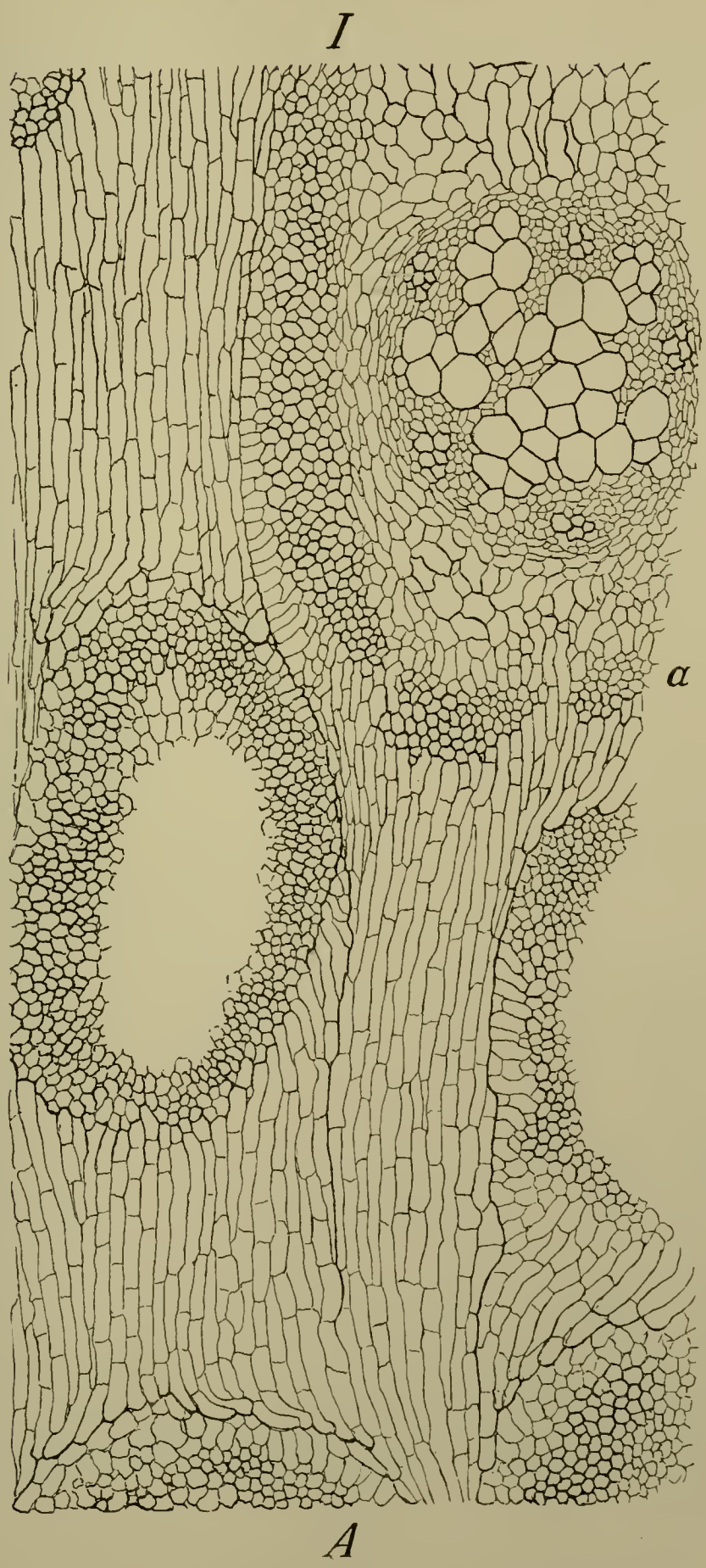

Fig. 5. Psaronius musei Janeirensis. Coll. Solms No. 592. Erklärung im Text.

webspartien kommen müßte. Davon aber hat sich gar nichts gezeigt, etwaige zarte Theilungswände einzelner Zellen, die ein solcher Entwicklungsmodus erwarten lassen würde, sind trotz der vorzüglichen Erhaltung des Materials nie und nirgends beobachtet worden. Alle Zellen sind vielmehr einander gleich und deuten demgemäß auf rasch erfolgte Definitivausbildung hin.

In unmittelbarer Beziehung zu dem vorher citirten Satz Stenzels steht der folgende (2) S. 101: »Aber an der Außenfläche der mit diesen in die Dicke gewachsenen Rinde suchen wir vergebens nach Spuren einer Narbe, die an Festigkeit und Dicke mit denen der lebenden Baumfarne auch nur zu vergleichen wäre. Sie muß ganz besonders dünn geblieben sein und haben wir wenig Aussicht, durch ein allem Anschein nach so schwaches und wenig widerstandsfähiges Gebilde viel Aufklärung über die Oberflächenbeschaffenheit des Stammes zu erhalten. Vielleicht rühren die verlängerten, senkrecht gegen die Außenfläche gerichteten Zellen, Taf. VII, Fig. 51 bei c_3, von einer Blattnarbe her, die sich unverändert erhalten hat, während die fortbildungsfähige Rinde um sie her den Umfang des Stammes vergrößert.« Dieser Passus enthält wiederum eine, nach meiner Meinung unmögliche Vorstellung. Was Stenzel dabei eigentlich hat sagen wollen, ist mir nicht vollkommen klar geworden. Ein so ausgiebiges Dickenwachsthum setzt, wie schon vorher angedeutet, ein subepidermales Meristem voraus, von dem doch nichts zu finden ist. Sein Fehlen hat ja auch Rudolph einigermaßen bedenklich gemacht. Sehen wir aber einmal von dieser Schwierigkeit ab, so ergeben sich bei der Annahme solchen Dickenzuwachses weitere Bedenken. Entweder nämlich war derselbe an der Stammoberfläche gleichmäßig verbreitet; dann mußte in Folge der Verlängerung der Radien die Blattnarbenfläche einer ganz ungeheuren Vergrößerung unterliegen. Einer solchen konnten aber ihre abgestorbenen Verschlußgewebe unmöglich folgen, sie mußten deshalb zerstört und abgeworfen werden, als solche gänzlich verschwinden. Wie soll man nachher die Narbe erkennen können? Außerdem müßte dabei eine rapide Zunahme der Füllgewebsreihen eintreten, die sich in Verzweigung derselben und Längstheilung ihrer Zellen äußern

würde. Von alledem hat Niemand je etwas gesehen. Und endlich müßten in Folge davon die Wurzeln gegen Außen in progressivem Maß auseinander rücken, ihre Interstitien müßten successive in regelmäßiger Folge zunehmen. Auch davon habe ich, so viele Psaronien ich auch untersuchte, niemals etwas bemerkt. Oder das besagte Dickenwachsthum hatte nur in der Umgebung der Blattnarben und ohne deren Betheiligung statt. Dann mußten diese überwallt werden, an ihrer Stelle mußten weiterhin im Nachwuchs Spaltenräume auftreten. Auch von solchen ist keine Spur bekannt geworden. Leider ist nun mit der von Stenzel citirten Abbildung auch gar nichts anzufangen. Denn da die Tafelerklärung, die von seiner Hand vorlag, durch einen unglücklichen Zufall vor dem, nach seinem Tod begonnenen Druck, verloren ging und nur nothdürftig und in den gröbsten Zügen ersetzt werden konnte, so fehlt jede Erklärung der Buchstaben sowohl, als auch der Hinweis auf das Exemplar, von dem das Bild entnommen ist. So wird denn eine Nachcontrolirung unmöglich. Die Figur zeigt zwei Innenwurzeln, von dem radial gestreckten Füllgewebe umgeben, aber dann außerhalb dieses letzteren eine breite Zone isodiametrischer Parenchymzellen, deren äußerste Partie wieder etwa bis zur Tiefe zweier Elemente radial gestreckt erscheint. Man behalte dabei im Auge, daß sie nicht nach einem Dünnschliff, sondern nach der polirten Schnittfläche des Exemplars gezeichnet ist.

Es läßt also Stenzel die Wurzeln, solange sie, von der Parenchymhülle umgeben, den Character der Binnenwurzeln an sich tragen, im Innern einer geschlossenen fortwachsenden Rinde sich hinunter drängen, in ähnlicher Weise, wie solches bei den lebenden Marattiaceen thatsächlich der Fall ist. Man würde also erwarten dürfen, in beiden Fällen einen analogen Thatbestand vorzufinden und Rudolph hat von diesem Gesichtspunkt aus eine im Stammparenchym eingebettete Angiopteriswurzel untersucht. Er findet dieselbe von einer starken »Schleimschicht« umgeben, die offenbar aus zusammengedrückten Zellen des Stammparenchyms entstanden ist, wovon ihr »maschiger Bau«, sowie die eingeschlossenen Stärkekörner Zeugniß ablegen. Über das umgebende Stammgewebe und seine Beschaffenheit giebt die Figur indessen wenig Aufschluß, weil

dieses in zu geringer Ausdehnung gezeichnet ist. Ich habe deßwegen selbst eine junge etwa faustgroße Pflanze — die einzige, die mir in der Straßburger Sammlung zu Gebote stand — herangezogen und eine ähnliche, aus zerdrückten Zellen gebildete »Schleimschicht«, nur von geringerer Mächtigkeit, auf der Grenze zwischen Wurzel und Stammparenchym vorgefunden. Aber von der auffallenden Radialstreckung der Elemente des Stammgewebes, die wir im Füllgewebe der Psaronien haben, war keine Spur zu entdecken. Außerhalb der Verdrückungszone haben die Zellen sich im Gegentheil ausschließlich in zur Wurzel tangentialer Richtung verbreitert, sie haben hier und da, zu ihr radiale, Theilungen erfahren, die man leicht an der Zartheit der betreffenden Scheidewände erkennen kann. Das ist also das normale Verhalten bei constant einwirkendem, von einem Fremdkörper ausgeübten Druck. Und wenn sich das Ausbiegen der langen Füllzellbüschel zur Seite der Wurzeln, wie es bei den Psaronien statt hat, nach Stenzel's Anschauung wohl einigermaßen begreifen ließe, so bleibt dabei doch die Radialstreckung der Zellen da, wo sie von einer Wurzel zur anderen leiten, unverständlich. Rudolph (1) S. 168 meint freilich: »Während so ein Theil der Zellreihen seitlich ausbiegt, werden die anderen direct durch die Wurzeln quer gesprengt und setzen mit den Rändern wieder an diese an, um mit ihnen zu verwachsen. Auffallend ist hier zunächst nur die Anordnung der Zellen des Grundgewebes in radialen Längsreihen.« Allerdings sehr auffallend und solcherorts geradezu unmöglich! Ein Secundärzuwachs mit einer derartigen Zellanordnung würde ein Unicum sein, dem im Gewächsreich nichts ähnliches an die Seite gesetzt werden könnte.

Da entsteht nun weiterhin die Frage, wie weit denn eigentlich das Gewebe der eingeschlossenen Wurzeln reicht, wo deren Außengrenze gelegen ist. Stenzel läßt sie nach Außen mit der Sclerenchymscheide abschließen und diese Ansicht ist auch im bisherigen vertreten worden. Auf jeden Fall unterliegt es keinem Zweifel, daß diese noch zur Wurzel gehört. Für die aufrecht wachsenden Lycopodien, bei denen schon Brongniart (1) die im Stamm herabsteigenden Wurzeln erkannt hatte, die ja auch verschiedentlich als Vergleichsobjecte für die Psaronien

benutzt wurden, glaubte indeß Strasburger (1) seiner Zeit, in einer allzukurzen Notiz den Beweis geführt zu haben, daß ihre umhüllende Sclerenchymschicht dem durchbohrten Stammgewebe und nicht der Wurzel selbst angehöre. Stenzel (2), S. 107, zweifelt offenbar an der Richtigkeit dieser Angabe und ich muß dieselbe nach eigener Untersuchung an Lycopodium Selago für durchaus unrichtig halten. Strasburger sagt am angezogenen Ort, die Sclerenchymscheide gehe ununterbrochen in die entfernteren dünnwandigen Zellen der Stammrinde über, die dünnwandigen Elemente des Wurzelinnern hingen aber gar nicht mit den sclerenchymatischen zusammen. Daher könne man auf Längsschnitten die Wurzel ohne weiteres aus der sie umgebenden stammbürtigen Sclerenchymscheide herausziehen. Was hier Strasburger für die ganze Wurzel hält, ist in Wirklichkeit das Gefäßbündel nebst dem es zunächst umhüllenden Parenchym. Zwischen diesem Innencylinder und der Außenrinde aber liegen große Intercellularräume, durch welche hindurch beide nur vermittelst Einzelzellen oder kurzen Zellreihen in Verbindung stehen. Sie reißen natürlich sehr leicht durch, sodaß dann der Innencylinder gern herausfällt und aus dem Längsschnitt herausgezogen werden kann. Und andererseits ist zwischen Wurzelsclerenchym und Stammparenchym kein Übergang, wie Strasburger meint, vielmehr scharfe Trennung zu constatiren, die besonders da deutlich wird, wo außerhalb dieses Sclerenchyms, in Form von weißen Streifen, Zerdrückungsproducte der Parenchymzellen vorliegen. Wenn sich diese bei L. Selago mehr local und nicht ringsum finden, so dürfte das auf Rechnung des lockeren Parenchyms der Stammrinde zu setzen sein, in welchem die Wurzel sich auch ohne sehr weitgehende Gewebszerstörung Platz schaffen konnte. Bei dem von mir gleichfalls untersuchten, zur Phlegmariagruppe gehörigen L. phyllanthum von den Sandwichinseln, ist das periphere Wurzelsclerenchym viel mächtiger und stärker verholzt, seine Verbindung mit dem Binnencylinder ist viel ausgiebiger und deutlicher. Und die die Wurzel umhüllende Zone zerquetschten Parenchyms ist ringsum auf den ersten Blick zu erkennen. Aus der Literatur ersehe ich übrigens, daß auch schon Saxelby (1) die Sache so aufgefaßt hat.

Wenn man das Füllparenchym als Stammrinde deutet, dann ist offenbar die Sclerenchymscheide der Binnenwurzel ihrerseits aequivalent der der Außenwurzel plus deren Außenrinde. So scheint auch Stenzel die Sache angesehen zu haben. Wir werden auf diese Fragestellung späterhin nach Behandlung aller dazu nothwendigen Details zurückzukommen haben. Einer solchen reinlichen Scheidung von Wurzeln und Füllgewebe widerspricht nun aber die intime Verbindung, in der die Zellen des letzteren mit der Sclerenchymscheide stehen. Schon Zeiller (1), S. 196, hat auf diesen Punkt hingewiesen und Stenzel (2), S. 106, sagt, indem er seinen Satz mit einer ganz guten Abbildung belegt, Taf. VII, Fig. 55, ausdrücklich das Folgende: »Bei den Psaronien legen die Rindenzellen sich so an die Sclerenchymscheide der Wurzel an, daß sie die einspringenden Winkel, welche die eckigen Wände derselben bilden, ausfüllen und so ineinandergreifen, wie auf der anderen Seite der Sclerenchymscheide die Zellen des Innenparenchyms der Wurzel, das mit ihr zugleich aus demselben Gewebe hervorgegangen ist.« Diese Beschreibung ist an sich vortrefflich, man könnte aber ebensogut daraus folgern, daß sowohl Wurzelinnenrinde, als auch das Füllgewebe demselben Meristem ihren Ursprung verdanken, daß das Füllgewebe also den miteinander verschmolzenen peripheren Geweben der ursprünglich freien Wurzeln entspreche. Mir wenigstens erscheint eine solche Schlußfolgerung genau so berechtigt, als Stenzel's Verwachsungstheorie von Rinde und Wurzeln, die dann Rudolph (1), S. 168, noch weiter ausgebaut hat. Ich hoffe auch im Folgenden zeigen zu können, daß einiges für jene spricht, was mit Stenzel's Theorie nur sehr schwer in Einklang gebracht werden kann.

Betrachten wir zunächst gegebene Zellstränge des Füllgewebes etwas genauer (Fig. 5), die, wie oben gesagt, in radialer Richtung zwischen 2 Wurzelquerschnitten, an ihnen beiden angeheftet, verlaufen, so sehen wir, daß deren Anheftungsstellen nicht genau die gleiche Beschaffenheit aufweisen. Nur eine derselben entspricht wirklich Stenzel's oben citirter Beschreibung, es sieht aus, als wenn die Zellreihen von den äußersten Zellen der Sclerenchymschicht nach Art von Haaren entsprängen und ganz unbehindert und geradlinig weiter verlaufen. Weiter,

und das ist sehr wichtig, läßt sich feststellen, daß diese Beschaffenheit stets und ausschließlich an der gegen die Peripherie gerichteten Seite der Wurzel sich findet. Die centrumwärts gerichteten Anheftungsstellen sehen wesentlich anders aus, wofür man Fig. 5 vergleichen möge, in welcher A die nach Außen, I die gegen Innen gerichtete Seite bezeichnet. Hier sieht man nämlich die Füllgewebsbüschel sich so zu sagen gegen die Wurzel abplatten. Ihre Zellen biegen mehr oder weniger stark nach links und rechts aus, um sich dann mit der schrägen Fläche ihres etwas deformirten, kolbenförmig anschwellenden Endes an die Außenseite des Sclerenchymmantels anzulegen. Unregelmäßigkeiten verschiedener Art, gelegentliche locale Zellverdrückungen, die im erstbehandelten Fall garnicht vorkommen, treten hier recht häufig auf, zumal solcherorts, wo 2 voreinander liegende Wurzeln nur durch einen ganz kurzen Zwischenraum getrennt sind. Aus dieser so auffallenden Differenz im Verhalten der beiden Seiten der Wurzel schließe ich nun auch auf eine ganz differente Entstehung. Ich nehme deßwegen an, daß auf der centrumwärts gewandten Seite der Wurzel Anwachsung des Füllgewebes im Sinne Stenzel's, an der gegen Außen gerichteten dagegen actives Auswachsen von deren Oberflächenzellen aus stattgehabt haben wird.

Überall da, wo ein solches Fadenbüschel des Füllgewebes ungehindert an den Seitenflächen der Sclerenchymmäntel mehrerer voreinander liegender Wurzeln hingleitet, entstehen nun natürlich beim Übergang desselben von einer zur anderen Zwickel, von je nach dem Krümmungsradius der Wurzeloberflächen größerer oder geringerer Ausdehnung. Und diese findet man dann stets, wie oben schon hervorgehoben wurde, durch eine Anzahl einzelner Zellen oder kurzer Zellreihen ausgefüllt, die von den äußersten nicht mit sclerotisirten Elementen der Hartschicht der benachbarten Wurzel entsendet wurden, um den Raum zu erfüllen. Ihre Wachsthumsrichtung steht in der Regel senkrecht oder doch schräg geneigt zu der des vorbeigleitenden Büschels, gegen dessen Seitenflächen sie sich ganz unzweifelhaft mit ihren Endigungen anstemmen, hier und da sogar locale Zellverdrückungen desselben bewirkend.

Wie früher schon erwähnt, hat Stenzel (2), S. 106, eine aus-

führliche Beschreibung der so häufigen Fälle gegeben, in welchen man locale, mit dünnwandigem Gewebe erfüllte Unterbrechungsstellen der Sclerenchymscheide der Wurzeln findet. Bereits Corda (1) hatte dergleichen für Ps. helmintholithus und Ps. radiatus beschrieben und abgebildet. Nach Stenzel soll es die mechanische und zersetzende Wirkung sein, die das in rascher Streckung und Theilung seiner Zellen begriffene Füllparenchym auf die Scheide ausübt; das die Lücken ausfüllende Gewebe soll, von Außen in die Scheide hereingewachsen, vom Füllparenchym herstammen. Es mögen ja vielleicht dergleichen durch mechanische Zersprengung bewirkte Lücken vorkommen, sie sind aber gewiß Ausnahmen und mir nirgends untergekommen. Und von dem Hineinwachsen eines Gewebes von Außen her kann gar nicht die Rede sein. Die richtige Erklärung für dieses Phänomen hat zuerst Rudolph (1) gefunden, wenn er sagt: »Dagegen stimmen die Zellen (die die Sclerenchymlücke ausfüllen) in ihrer Anordnung und ungefähren Größe sehr gut mit den Bastzellen überein, und sind offenbar nur eine unverdickte Partie der äußeren Wurzelrinde inmitten des Bastringes.« In manchen Fällen, zumal da, wo zahlreiche solche parenchymatische Unterbrechungsstellen des Sclerenchymringes nahe bei einander auftreten und dieser daher streckenweise in kleine Stücke zerlegt erscheint, findet man diese Fragmente nun in ziemlich beträchtlichem Maaße gegen einander verschoben, einzelne derselben soweit nach Außen gerückt, daß sie mitten in das Füllgewebe zu liegen zu kommen scheinen. Extremfälle dieser Art finden sich bei Stenzel (2), Taf. VII, Fig. 52, 53, und stärker vergrößert Fig. 56, abgebildet. Er äußert sich darüber S. 106 dahin, daß die kleinen unregelmäßigen Gruppen von der nachwachsenden Rinde zerstreut und hier und dahin fortgeführt werden. Er scheint also, wenn ich ihn recht verstehe, einen von Außen auf die Sclerenchymabschnitte wirkenden Zug als Ursache von deren Zerstreuung anzunehmen.

Im Gegentheil halte ich nach Allem, was ich von solchen Fällen beobachten konnte dafür, daß das Parenchym, welches. die Lücken erfüllend, an Stelle der Fasern trat, seine Zellen streckt, und daß die periphere Lage des Wurzelbinnengewebes an diesem Wachsthum unter Zellvermehrung Theil nimmt. Es

ist früher schon erwähnt worden, daß an dieser Stelle nicht selten Meristembildung und Zellvermehrung vorkommt. Erfolgt das nun nicht an allen Orten mit gleicher Intensität, dann müssen Verschiebungen Platz greifen, die aber keinem Zug von Außen her, sondern einem vom Wurzelinnern her wirkenden Druck ihre Entstehung verdanken. Vgl. Fig. 5 bei a.

Wenn das im bisherigen Dargelegte allerorten Resultate ergeben hat, die die Farmer und Hill'sche Anschauung bestens zu unterstützen geeignet sind, so muß es endlich möglich sein, das ursprüngliche Rindengewebe des Stammes nachzuweisen, welches die proximalen Theile der adventiven, aus seinem Innern als solche hervorbrechenden Wurzeln umschließt. Das stößt indessen auf Schwierigkeiten, denn einmal muß es in der nächsten Umgebung des centralen Bündelsystems des Stammes gelegen sein, an einer Stelle, der man ohne Zerschlagung der werthvollen Stücke nur sehr selten mit Dünnschliffen beikommen kann. Und dann lehrt die Erfahrung, daß gerade diese Gegend selbst bei guten Exemplaren durchweg sehr schlechte Erhaltung bietet und selbst bei solchen häufig ganz von homogener Kieselmasse ersetzt erscheint. Der einzige Autor, bei dem ich über diesen Punkt etwas angegeben finde, ist Rudolph (1). Er sagt S. 169: »Ich beobachtete aber ferner an Schliffen von Psaronius helmintholithus mit Sicherheit, daß diese Zellreihen (des Füllgewebes) zunächst von der, den ganzen Stamm umgebenden, Bastscheide, also vom Stamme selbst ausgehen, und daß sie, zweifellos unter einander verwachsen, ein geschlossenes, allerdings etwas unregelmäßiges Gewebe bilden. Man kann beim weiteren Verfolg dieser Zellreihen deutlich sehen, wie dieselben, sobald sie auf Wurzeln treffen, diesen seitlich ausweichen, beziehungsweise von ihnen auseinander gedrängt werden und wie sie, an den Wurzeln vorbeiziehend, nur seitlich mit ihnen verwachsen.« Leider ist die in diesem Satz enthaltene wichtige Beobachtung nicht durch eine Abbildung belegt, es fehlt auch die genauere Bezeichnung des Präparates und des Ortes, wo dieses zu finden.

Ich konnte nun in der That an den wahrscheinlich zusammen- und zu P. Demolei Ren. gehörigen brasilischen Stücken coll. Solms No. 577 und 580 etwas ganz ähnliches feststellen. An

der innersten Grenze der Wurzelhülle, da wo diese an die Stammaxe anstößt, fand ich nämlich eine ziemlich breite Zone (Fig. 6 bei a) vor, die aus polygonalen, isodiametrischen Elementen von mäßiger Größe besteht und in der eine Anzahl kleiner, kreisförmiger Wurzelquerschnitte gelegen sind. Ein solcher, leider recht mäßig erhalten, ist in Fig. 6 bei c abgebildet worden. Das sind also Durchschnitte aus der noch im Gewebe der Stammrinde eingeschlossenen Wurzelbasis. Als solche documentieren sie sich schon dadurch, daß sie ringsum vollständig scharf begrenzt sind und eine oberflächliche Zellschicht aufweisen, die ganz den Eindruck einer aus schmalen, pallisadenförmigen Zellen erbauten Epidermis machen. Und dazu kommt, daß die Rindenzellen in ihrer nächsten Umgebung in der That mehrfach das zu erwartende, zur Wurzel tangentiale Wachsthum zeigen und parallel zur Wurzeloberfläche gedehnt erscheinen. An der in Fig. 6 abgebildeten Wurzel freilich ist diese Dehnung der umgebenden Rinde nicht merklich; es lohnte aber nicht, deßwegen die Zahl der Bilder noch zu vermehren. An diese vielleicht selbst sclerotisirte Epidermis schließt unmittelbar die Sclerenchymscheide an, deren verdickte Wandungen indessen nur sehr stellenweise nachweisbar sind, indem in der Regel nur die scharf begrenzten dünnen Mittellamellen derselben erhalten blieben. In dem schlecht erhaltenen Innern sind nur geringe Reste des sternförmigen Holzquerschnitts zu erkennen.

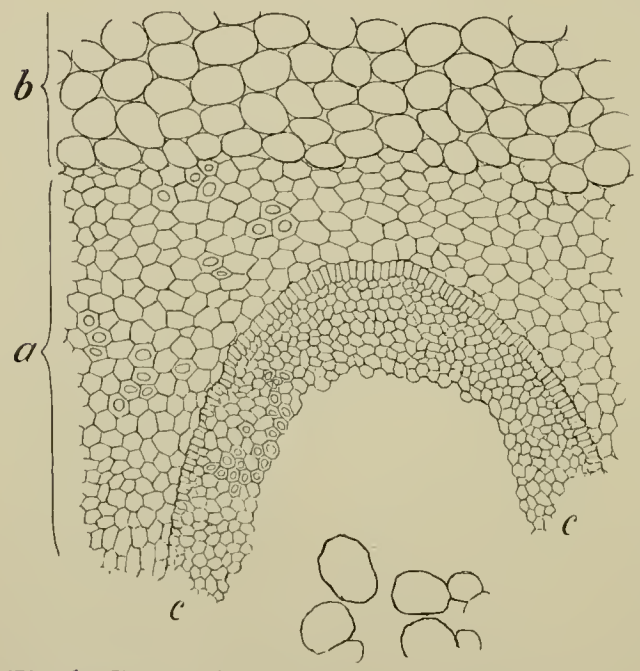

Fig. 6. Psaronius Demolei? Museum zu Rio de Janeiro. Coll. Solms No. 580. Querschnitt der Stammrinde mit einer eingelagerten Wurzel bei c. — b das Grundgewebe des Stammes, a die hypodermale Sclerenchymscheide desselben.

Daß die polygonalen Rindenzellen, in deren Mitte besagte

Wurzelquerschnitte sich finden, der sclerotischen Scheide des Stammes selbst angehört haben, so, wie es in dem angezogenen Satz Rudolph's postulirt wird, ist nun aber vollständig sichergestellt. Sie stellen, wie gesagt, eine bandförmige Zone gegebener Breite dar, die einwärts unvermittelt an ein meist schlecht erhaltenes, großzelliges Parenchym anschließt, dessen Zellen dreieckige Intercellularzwickel zwischen sich lassen. Dieses Parenchym (Fig. 6 bei b) halte ich für das Grundgewebe des Stammes, dem sowohl die Gefäßbündel, als die Sclerenchymbänder eingelagert sind. Freilich sind die Elemente der Sclerenchymzone in der Regel, ebensowenig wie in den Wurzeln dieser Region, als solche zu erkennen, sie bieten eben wiederum nur die Primärlamellen ihrer Wandung dar. Nur hier und da zeigen einzelne derselben die Verdickungsschichten, die dann manchmal als dicke, braungefärbte Lamellen, mitunter auch nur in Form glasheller Kieselhöfe erscheinen, die zwischen Primärlamelle und Zellraum durch differente Lichtbrechung deutlich werden.

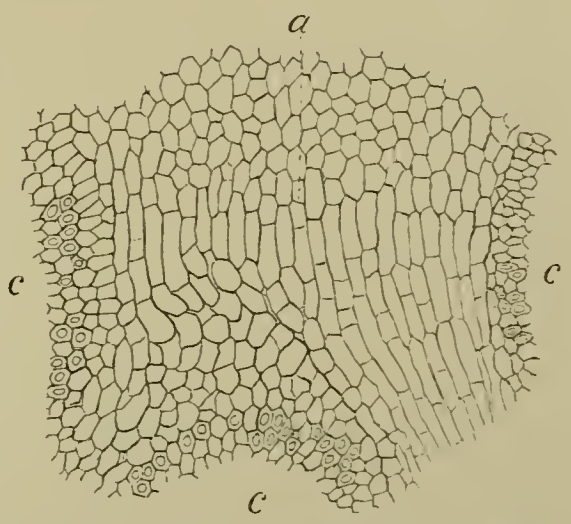

Fig. 7. Psaronius Demolei? Museum zu Rio de Janeiro. Coll. Solms, No. 577. Querschnitt der Stammrinde und des stammbürtigen Füllgewebes. Bei c, c, c die Ränder eingelagerter Wurzeln.

Wie Rudolph mit Recht sagt, ist es weiter unzweifelhaft, daß von der Außengrenze dieses Sclerenchymbandes direct normale Fadenbüschel des Füllgewebes den Ursprung nehmen. Man muß annehmen, daß sie von der oberflächlichsten Schicht des Sclerenchyms entspringen, die eine andere Verwendung gefunden hat, die Außengrenze des Stammes, also dessen Epidermis bildet. Daß diese als solche so wenig hervortritt, wird wohl daher kommen, daß alle ihre Zellen gleichmäßig in der Füllgewebserzeugung aufgegangen sind. Man vergleiche hierzu die Fig. 7 bei a. Mit c sind die Sclerenchymhüllen dreier Wurzeln bezeichnet. Wir hätten dann bei dem Psaroniusstamm

ganz einfach eine hypodermale Sclerenchymscheide und es würde die von Farmer und Hill betonte und mit Recht angezweifelte anomale Lagerung derselben, tief im Inneren des Rindengewebes, wie sie bei Stenzel's Deutung der Verhältnisse unabweislich, eo ipso in Fortfall kommen.

Wie die früher besprochenen Wurzelbürtigen, so halten auch diese von der Stammepidermis herzuleitenden Füllzellreihen radiale Verlaufsrichtung ein, zwischen ihnen sieht man gegen außen die normalen größeren elliptischen Wurzelquerschnitte auftreten, zwischen denen sie hindurchziehen, sich nach und nach in immer größerer Ausdehnung an deren innere Flanken in bekannter Weise ansetzend und so ihr Ende erreichend. Nach verhältnismäßig kurzem Radialverlauf sind sie denn auch durch successives Anwachsen gänzlich aufgebraucht. Und von da ab werden sie durch das gegen außen hin von den Wurzeloberflächen selbst producirte, im Übrigen ganz ähnliche Füllgewebe ersetzt. Wir haben demnach zweierlei Füllgewebe, Stamm- und Wurzelbürtiges zu unterscheiden.

In Anschluß an das Gesagte mögen endlich nur noch ein paar Worte über die Homologien Platz finden, wie sie sich für die Zellen des Füllgewebes und für die Außenrinde der Außenwurzeln ergeben. Wir haben gesehen, daß das zuletzt besprochene Stammfüllgewebe aus der Stammepidermis derivirt, daß es also aus haarartigen Gebilden besteht. Das Gleiche gilt nun auch für diejenigen Füllgewebsstränge, die an der Außenflanke der Binnenwurzeln entspringen. Daraus folgt, daß auch deren Sclerenchymschicht hypodermal ist, wobei dann nicht ausgeschlossen erscheint, daß die inneren Wände der Epidermzellen gleichfalls an der Sclerotisierung participieren. Und wenn an den Seiten der Wurzeln die Epidermis so wenig deutlich hervortritt, so kommt das offenbar daher, daß hier, in Folge des engen Anliegens der von älteren Wurzeln herstammenden Fadenbüschel, kein oder doch nur ein gelegentliches und rudimentäres Auswachsen ihrer unscheinbaren Zellen Platz greifen kann.

Nicht ganz so einfach liegen die Dinge, wenn wir die Gewebshomologien der parenchymatischen Rinde der Außenwurzeln ins Auge fassen. Da hier die Epidermis häufig erhalten

und nachweisbar ist, so haben wir nur zwei Möglichkeiten zu erörtern. Entweder nämlich nimmt dann das gesammte Rindenparenchym, so mächtig es auch im gegebenen Fall sein mag, aus der fortgesetzten Theilung der Epidermiszellen seinen Ursprung. Das dürfte indeß sehr unwahrscheinlich sein. Oder es stieß in diesem Fall die Sclerenchymschicht nicht unmittelbar an die Epidermis an, ließ vielmehr unter derselben für eine oder mehrere Lagen von Parenchymelementen Raum, die dann der ganzen Außenrinde den Ursprung gaben. Für eine Deutung in dieser Richtung dürfte der Umstand sprechen, daß man bei den Außenwurzeln die Sclerenchymscheide stets viel weniger mächtig findet als bei den andern, wie dies früher hervorgehoben wurde. Indessen ist es nicht möglich, den absoluten Beweis eines derartigen Verhaltens zu führen. Denn dazu brauchte man die Entwicklungsgeschichte der Außenwurzeln, die, da wir sie nur im fertigen Zustand vor uns haben, nicht festgestellt werden kann. Das aber steht fest, daß die primäre Rinde der Außenwurzeln, mit den Zellreihen des Füllgewebes direct nicht homologisirt werden kann.

Ein vortreffliches Beweismittel für die im bisherigen vorgetragenen Anschauungen über die Entstehung der sogenannten Wurzelrinde der Psaronien wäre gewonnen worden, wenn es gelungen wäre, fremdartige Stämme oder Wurzeln, etwa Ankyropteriden oder dergleichen zwischen den Binnenwurzeln im Füllgewebe nachzuweisen. Ich habe deswegen eifrig nach dergleichen gesucht, leider aber vergeblich. Da kam nun die Notiz von H. Pohlig (1) über Xylopsaronius zu meiner Kenntnis. Von der Firma Crantz in Bonn erhielt ich auf meinen Wunsch eine Platte des Fossils zur Ansicht übersandt. Sie war indeß leider so schlecht erhalten, daß Dünnschliffe keinen weiteren Aufschluß versprachen. Deshalb verzichtete ich angesichts des hohen Preises auf ihre Erwerbung. Allerdings lag hier ganz dicht neben dem Stammcentrum und zwischen den Binnenwurzeln der Querschnitt eines Fremdkörpers von rother Farbe. In der sehr verschönerten Abbildung Pohlig's ist er, vielleicht nach einem besseren Schnitt, als Querschnitt einer Stele eingezeichnet. Ich war aber nicht einmal im Stande, mich mit Bestimmtheit für den organischen Ursprung des mir vorgelegenen Objekts

zu entscheiden. Daß es dem Psaronienstamm selbst angehöre, wie der Autor annimmt, davon kann meines Erachtens gar keine Rede sein. Im besten Fall, und der wäre für unsere Beweisführung interessant genug, ist es ein fremdes zwischen die Binnenwurzeln eingelagertes Stämmchen. Alle daran geknüpften Betrachtungen Pohlig's, worin es mit einer Medullosastele verglichen und zur Konstruktion eines Zwischengliedes zwischen Psaronius und Medullosa verwerthet wird, kommen also, ebenso wie die darauf begründete Gattung Xylopsaronius, in einfachster Weise zur Erledigung.

Mehr als das im bisherigen dargelegte, hat das in meinen Händen befindliche Material nicht hergegeben. So erübrigt es denn jetzt nur noch eine kurze, die Summe aus dieser Abhandlung ziehende, Übersicht über die Entwicklung der wurzelumhüllten Psaronien zu geben, wie ich diese für wahrscheinlich halte und einigermaßen begründet zu haben glaube.

Der Psaronienstamm hatte eine dünne Rinde, die gegen die Epidermis mit einer ziemlich mächtigen hypodermalen Sclerenchymscheide abschloß, welch' letztere indeß bei manchen Arten (evaginati) vielleicht geringer Sclerotisierung halber wenig oder gar nicht hervortrat. Sie wurde von den Adventivwurzeln, die ihren Ursprung im Stamminnern, vermuthlich in ganz normaler Weise, genommen, seitlich durchbrochen. Von der Epidermis ihrer Außenfläche nahm eine aus Zellreihen bestehende haarartige Wucherung, das stammbürtige Füllgewebe den Ausgang. Die hervorgetretenen Wurzeln nehmen sogleich ihren Weg nach unten, der Stammoberfläche angeschmiegt verlaufend, und sich in Folge dessen zwischen die Haare des Füllgewebes einbettend, gleichzeitig auch an der inneren Flanke mit denjenigen derselben, die hier anstoßen, verwachsend. Von dem weiter wachsenden Stamm werden nun den erst betrachteten in rascher Folge neue Lagen von Adventivwurzeln nachgesandt, sich über die älteren hinschichtend. Aber diese bilden inzwischen an ihrer Außenflanke ähnliches aber rhizogenes Füllgewebe aus ihren Epidermzellen und dessen Stränge verwachsen wieder mit den Innenflanken der darüber streichenden Wurzeln. Im Verlauf dieser, in gleicher Weise fortdauernden Entwicklungsweise, wird das ursprüngliche stamm-

bürtige Füllgewebe allmählig, und zwar ziemlich bald, durch Anwachsen seiner Elemente an die darüber gelagerten Wurzeln aufgebraucht und an weiterer Entwicklung gehemmt. Aber an seine Stelle treten nun, die Oberfläche einnehmend, zahlreiche neue und zwar rhizogene Füllgewebssysteme, deren Herkunft ja bereits besprochen worden ist. Die ganze Masse der sogenannten Psaroniusrinde besteht also aus dem primären stammbürtigen und zahlreichen secundären rhizogenen übereinander geschichteten und untereinander verwachsenen Systemen. Jedes einzelne System schließt seine Entwicklung verhältnißmäßig rasch ab, und daher kommt es, daß man nirgends meristematische Gewebstheile entdecken kann. Damit steht es auch im Zusammenhang, daß die Zahl der das Füllgewebe aufbauenden Zellreihen mit der Vergrößerung des Gesammtradius stets zunimmt, ohne daß doch jemals eine Verzweigung dieser nachgewiesen werden könnte. Es werden deren eben in jedem neuen System neue, von stets vermehrten Ausgangspunkten aus erzeugt.

Wäre es möglich, eine einzelne Wurzel in ihrem ganzen Verlauf zu verfolgen, was leider nicht der Fall, dann würde sich diese in 3 Theile gliedern lassen, einen basalen, in welchem sie die Stammrinde durchbricht, einen mittleren, in dem die Sclerenchymhülle unmittelbar unter der Epidermis gelegen, sodaß diese allein als Producentin des Füllgewebes angesehen werden muß, und in einen Endabschnitt, in welchem ein subepidermales Rindengewebe zur Ausbildung kommt, während die Füllgewebsreihen wegfallen. Die sogenannten Binnen- und Außenwurzeln entsprechen den beiden letztgenannten Entwicklungsabschnitten. Warum freilich die Binnenwurzel in gegebenem Moment sich in eine Außenwurzel umwandelt, womit dieser auffällige Wechsel des inneren Baues in Beziehung steht, das bleibt völlig dunkel. Und ebenso ist die Erzeugung von mehrzelligen Füllgewebshaaren, an den wurzelbürtigen Systemen wenigstens, eine Besonderheit der Psaronien, da man hier doch einfache Wurzelhaare erwarten würde. Unter den lebenden Farnen ist bis jetzt nichts ähnliches bekannt, an einem von mir eingesehenen Cyatheaceenstamm waren nur einfache Wurzelhaare zu finden. Indeß muß man bedenken, daß lebende Marattiaceen mit äußerem Wurzelpelz, wie sie für einen frucht-

baren Vergleich mit den Psaronien erfordert würden, nicht existiren. Immerhin könnte genauere Untersuchung der Wurzelhüllen tropischer Farne, die meines Wissens noch aussteht und zu der mir heute das Material fehlt, vielleicht noch Anhaltspunkte in der angedeuteten Richtung ergeben. Ich verhehle mir übrigens nicht, daß auch bei dieser meiner Darstellung der schwierigen Materie noch mancherorts Einzelpunkte bestehen bleiben, die weiterer Aufklärung bedürftig sind. Mögen denn neue Funde hier helfend eintreten.

Litteratur.

Brongniart, A. 1. Histoire des végétaux fossiles. 1828.

Butterworth, J. 1. Further research on the structure of Psaronius a tree Fern of the Coal Measures. Mem. and proc. Manchester. litt. phil. soc. 1898—1899. **43.** Manchester. 1900. No. 2.

Corda, A. J. 1. Flora protogaea. Beiträge zur Flora der Vorwelt. Ed. II. 1867.

Derby, A. O. 1. Un fossil interessante do Museu nacional. Annuario do Estado do Rio grande do Sul. 1908.

Farmer, J. B., and Hill, T. G. 1. On the arrangement and structure of the vascular strands in Angiopteris evecta and some other Marattiaceae. Ann. of bot. 1902. **16,** 371 seq.

Göppert. 1. Die fossile Flora der permischen Formation. Palaeontographica. 1864—1865. **12.**

von Hoff. 1. Beschreibung des Trümmergebirges und des älteren Flötzgebirges, welche den Thüringer Wald umgeben. C. C. Leonhard, Taschenbuch für die gesammte Mineralogie. Jahrg. 8. Abth. II. 1814. S. 350.

Pelourde, F. 1. Recherches comparatives sur la structure de la racine chez un certain nombre de Psaronius. Bull. soc. bot. France. (Ser. IV. **8.**) 1908. **55.**

Pohlig, H. 1. Xylopsaronius. Les premières Filicinées caractérisées par la formation du bois. Bull. de la soc. belge de Géologie. 1910. **24,** 353.

Rudolph, K. 1. Psaronien und Marattiaceen. Vergl. anatom. Untersuchung. Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien math. natw. Cl. 1905. **78.**

Rumpf, G. 1. Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel. Bibliotheca botanica. 1904. Heft 62.

Saxelby, M. 1. The origin of the roots in Lycopodium Selago. Ann. of bot. 1908. **22,** 21. No. 85.

Scott, D. H. 1. Studies in fossil Botany. Ed. II. 1908. **1.** .

Seward, A. C. 1. Fossil plants a textbook for students of Botany and Geology. 1910. **2.**

Solms-Laubach, H. Graf zu. 1. Über die Schicksale der als Psaronius brasiliensis beschriebenen Fossilreste unserer Museen. Festschrift zur Feier des 70. Geburtstages von P. Ascherson 4. Juni 1904, herausgegeben von J. Urban und P. Graebener. 1904. S. 18 seq.

Stenzel, C. G. 1. Über die Staarsteine. Nova Acta Leop. Carolina. 1854. **24.**

2. Die Psaronien. Beobachtungen und Betrachtungen. Beiträge zur Palaeontologie und Geologie Österreich Ungarns und des Orients. 1906. **19.**

Sterzel, T. 1. Über den großen Psaronius in der natw. Sammlung der Stadt Chemnitz. X. Bericht der natw. Gesellschaft zu Chemnitz 1884—1886. Chemnitz. 1887.

Strasburger. 1. Einige Bemerkungen über Lycopodiaceae. Die inneren Wurzeln von Lycopodium. Bot. Zeitg. 1873. **31,** 109.

Tieghem, Ph. van, et Douliot, H. 1. Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. sc. nat. Bot. Ser. VII. 1889. **8.**

Zeiller, R. 1. Flore fossile du Bassin houiller et Permien d'Autun et d'Épinac part. I 1890 in Étude des gîtes minéraux de la France publiée sous les auspices du Ministre des travaux publics.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Solms-Laubach Hermann zu

Artikel/Article: Der tiefschwarze Psaronius Haidingeri von Manebach in Thüringen. 721-757